

mitten unter ihnen zu sitzen pflegt. Für die übrigen zahlreichen *Hetaerini*, die, nach der stärkeren Entwicklung ihrer Exsudat-trichome zu urteilen, auf einer höheren Stufe der Symphylie stehen als unser *Hetaerius ferrugineus*, ist anzunehmen, dass ihre Ernährungsweise ebenfalls eine für den Bestand der Wirtskolonie unschädliche ist. Wheeler<sup>3)</sup>, der den nordamerikanischen *Hetaerius brunneipennis* näher beobachtet hat, berichtet über seine Fütterung aus dem Munde von *F. subsericea*; außerdem lebt er von toten und verwundeten Ameisen und anderen Insektenresten gleich unserem *H. ferrugineus*. Wollte man einen *Clariger* oder einen *Hetaerius* deshalb, weil er gelegentlich auch eine kranke Ameisenlarve anfrisst, zu den „Parasiten“ der Ameisen rechnen, so würde eine biologische Einteilung der Myrmekophilen und Termitophilen überhaupt illusorisch gemacht. (Fortsetzung folgt.)

## Spekulatives zur *Balanoglossus*-Entwicklung<sup>1)</sup>.

Von K. Heider in Innsbruck.

Im Verlaufe dieses Sommers konnte ich einige Beobachtungen über die erste Entwicklung der *Tornaria* von *Balanoglossus clarigerus* anstellen und ich habe hierüber im Zoologischen Anzeiger berichtet<sup>2)</sup>. Diesbezüglich hier nur kurz folgendes:

Auf eine totale, annähernd äquale Furchung folgt eine Cöloblastula mit ziemlich dicker, aus hohen prismatischen Zellen bestehender Wand und entsprechend verengtem Blastocöl. Die Gastrula ist eine typische Invaginationsgastrula, deren Blastoporus sich bald durch zirkuläre Verengerung der Urmundränder verschließt. Diese Stelle entspricht der späteren Afteröffnung der *Tornaria*. Am gegenüberliegenden Pole (animaler Pol), welcher durch die Richtungskörperchen gekennzeichnet ist, entwickelt sich als Ektodermverdickung die Scheitelplatte (Fig. 1, *sp*) der Larve. Die vordere, apikale Partie des Urdarms wird als sogen. Wassergefäßblase (Anlage des Eichelcöloms) frühzeitig abgeschnürt (Fig. 1, *w*). Letztere gewinnt bald bei seitlicher Betrachtung dreieckige Gestalt, so dass wir drei Zipfel der Wassergefäßblase unterscheiden (Fig. 1). Von diesen wächst der vordere, apikale Zipfel, den ich als Scheitelfortsatz der Wassergefäßblase bezeichne, gegen die Scheitelplatte

3) Studies on Myrmecophiles. II. *Hetaerius*. (Journ. New-York Entom. Soc. XVI, Nr. 3, 1908, p. 135—143.)

1) Der vorliegende Aufsatz ist die Wiedergabe eines Vortrages, den der Verfasser in der Abteilung 10 (Zoologie) der 81. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Salzburg am 22. Sept. 1909 gehalten hat.

2) K. Heider. Zur Entwicklung von *Balanoglossus clarigerus* Delle Chiaje. Zool. Anz. Bd. XXXIV, Nr. 22/23, 1909.

aus, an die er sich ansetzt (Fig. 2). Er wird später zu dem bekannten, die Scheitelplatte mit der Wassergefäßblase verbindenden muskulären Strange (Fig. 5). Im übrigen liefert er auch Mesenchymzellen. Die beiden anderen Zipfel (Fig. 1) der Wassergefäßblase sind ungleich lang. Der längere kennzeichnet die Dorsalseite des Embryos. Er verbindet sich nun mit dem Ektoderm (Fig. 2) und öffnet sich am Rücken nach außen (Fig. 3). Dieser so gebildete „Rückenporus oder Hydroporus“ der Larve wird später zum Eichelporus des ausgewachsenen *Balanoglossus* (vgl. Fig. 6).

Fig. 1.

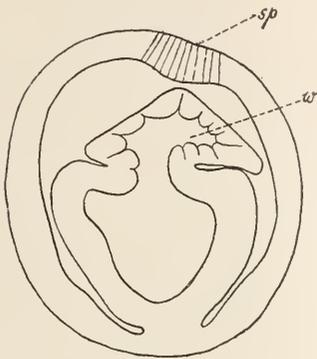


Fig. 2.

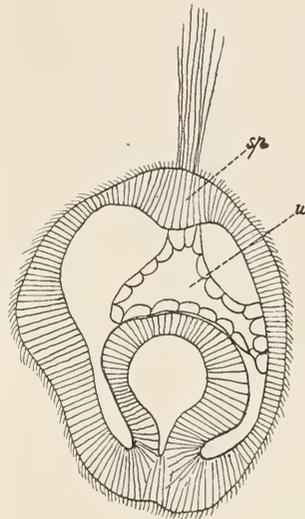


Fig. 1. Embryo von *Balanoglossus clavigerus* in seitlicher Ansicht.  
*sp* Scheitelplatte, *w* Wassergefäßblase.

Fig. 2. Eben ausgeschlüpfte, freischwimmende Larve von *Balanoglossus clavigerus*.  
*sp* Scheitelplatte, *w* Wassergefäßblase.

Der ventrale Zipfel ist der kürzeste. Er liefert die Muskulatur des Ösophagus und vielleicht auch Mesenchymzellen.

Der Darm des Embryos entsendet nun einen Fortsatz in die Gegend, in welcher später die Mundöffnung zum Durchbruch kommt (vgl. Fig. 1, 2 u. 3).

Die aus den Eihüllen ausschüpfende junge Larve (Fig. 2) ist zunächst — wie bereits Spengel<sup>3)</sup> wusste — allseitig bewimpert. An der Scheitelplatte befindet sich ein mächtiger Wimpereschopf.

3) J. W. Spengel. Die Enteropneusten in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 18. Monogr. 1893, p. 382.

Nun brechen Mund- und Afteröffnung durch (Fig. 3). Der Mund entsteht, indem der oben erwähnte Fortsatz des Darmes sich mit einer kleinen ektodermalen Mundbucht in Verbindung setzt, der After einfach durch Wiedereröffnung der Stelle, an welcher der Blastoporus zum Verschlusse kam. Der Darm gliedert sich nun in drei Abteilungen: Ösophagus, Magen und Intestinum, welche sämtlich aus dem entodermalen Mesenteron hervorgehen.

Die Umwandlung der jungen Larve in die ausgebildete *Tornaria* vollzieht sich, indem, wie erwähnt, der Scheitelfortsatz der

Fig. 3.

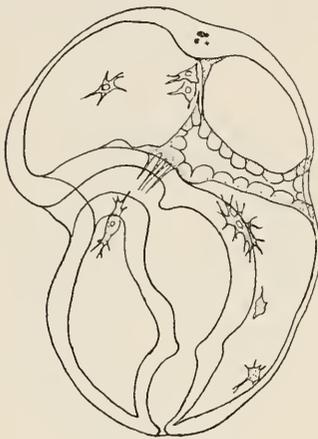


Fig. 4.

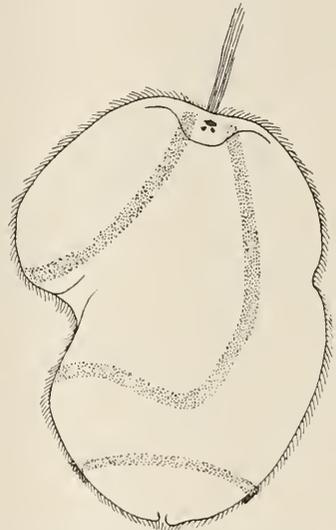


Fig. 3. Jüngstes *Tornaria*-Stadium von *Balanoglossus clavigerus*.

Fig. 4. Oberflächenansicht desselben Stadiums, wie Fig. 3.

Wassergefäßblase unter Abgabe von Mesenchymzellen in einen muskulösen Strang umgewandelt wird (Fig. 3). Es bildet sich die Ringmuskulatur des Ösophagus, die Augenflecken der Scheitelplatte und die typischen Wimperreifen (Fig. 4), welche später durch sekundäre Buchtenbildungen einen komplizierten Verlauf gewinnen (Fig. 6). Auffällig sind an der jungen *Tornaria* zwei Divertikel der Wassergefäßblase, die sogen. Hörner derselben, welche den Ösophagus rechts und links umfassen (Fig. 5). Man hat in ihnen die Anlage der sogen. Sporne der Wassergefäßblase zu erblicken.

Später treten in der *Tornaria* neue Organbildungen auf. Es entstehen die rätselhafte Herzblase und am hinteren Ende des Darmkanals zwei neue Paare von Cölomsäcken, die Anlagen des Kragencöloms  $c^2$  und des Rumpfcöloms  $c^3$  (Fig. 6). Von diesen wird das

Rumpfcölo $m$   $c^3$  zuerst angelegt und zwar in der Form paariger Divertikel des Intestinums (Bourne, Spengel)<sup>4</sup>). Vgl. das Schema Fig. 9 B,  $c^3$ . Das Kragencölo $m$ , welches sich etwas später entwickelt, liegt anfangs seitlich dem hinteren Ende des Magens an. Nach Bourne und Spengel wird es vom Rumpfcölo $m$  nach vorne abgeschnürt, während man nach den Angaben von Morgan<sup>5</sup>) für die *Tornaria* von New-England schließen möchte, dass es aus dem Magen in der Form selbständiger kleiner Proliferationen hervorst wächst. Im übrigen sind die Angaben über die erste Entstehung der verschiedenen Cölo $m$ abteilungen bei den differenten Formen der Enteropneusten ungemein divergent. Ich komme hierauf später zum Teil zurück, ohne im übrigen eine erschöpfende Darstellung des Sachverhaltes geben zu wollen.

Das in Fig. 6 B abgebildete, nach Angaben Morgan's entworfene Schema bezieht sich auf die Metamorphose der *Tornaria*, d. h. auf die Umwandlung der Larve in die ausgebildete Form. Durch das Auftreten von Einschnürungen wurden die drei Körperregionen: Eichel *E*, Kragen *K* und Rumpf *R*, voneinander geschieden. Es sind in *km* die Anlage des dorsalen Kragenmarkes, in *dn* dessen Fortsetzung, der dorsale Nervenstrang der Rumpffregion angedeutet. Was an dem Schema nicht ersichtlich ist, ist, dass am Ösophagus nun die Kiemenspalten sich auszubilden beginnen.

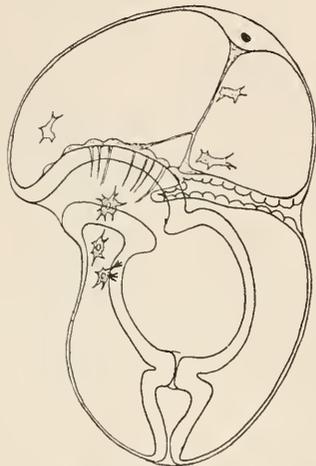


Fig. 5. *Tornaria* von *Balanoglossus*, etwas älter wie Fig. 3 u. 4.

In theoretischer Hinsicht wäre folgendes zu bemerken. Der After (*an* in Fig. 6) des ausgebildeten Tieres entspricht der Lage nach der Stelle des verschlossenen Blastoporus (vgl. Fig. 1 u. 2). Da wir nun andererseits aus Beobachtungen über die Metamorphose der *Tornaria* (so z. B. von Morgan in Journ. Morph., Vol. IX, 1894) wissen, dass die Scheitelplatte der *Tornaria*, an welcher im Embryo die Richtungskörperchen zu beobachten sind, sich später an der vordersten Spitze der Eichel vorfindet (vgl. Fig. 1, 2 u. 6),

4) Bourne, G. C. On a *Tornaria* found in British seas. Journ. Mar. Biol. Assoc. (2), Vol. 1, 1889.

Spengel, J. W. Die Enteropneusten in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 18. Monogr. 1893, p. 425ff.

5) Morgan, T. H. The anatomy and transformation of *Tornaria*. J. Hopkin's Univ. Circ., Vol. X, Nr. 88, 1891 and Journ. Morph., Vol. V, 1891.

so ergibt sich, dass die Körperachse der ausgebildeten Form mit der Gastrulaachse und der primären Biachse zusammenfällt. Derartige Formen hat Hatschek als *Protaxonia* bezeichnet und er rechnet hierzu die Stämme der Spongiaria, Cnidaria und Ctenophora<sup>6)</sup>. *Balanoglossus* tritt durch dieses Verhalten in einen merkwürdigen Gegensatz zu sämtlichen Bilaterien, welche als *Heteraxonia* im Sinne von Hatschek zu betrachten sind. Die isolierte Stellung der Enteropneusten wird schon durch dieses Verhalten gekennzeichnet.

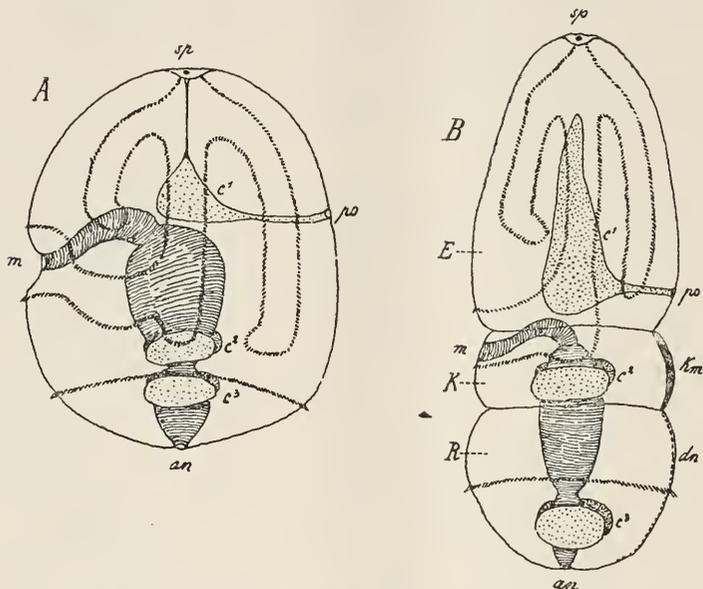


Fig. 6. A *Tornaria*, B *Tornaria* in Metamorphose, Schemata im Anschluss an Morgan.

an After, c<sup>1</sup> Eichelcolom, c<sup>2</sup> Kragencolom, c<sup>3</sup> Rumpfcöлом, dn Dorsalnerv, E Eichelregion, K Kragenregion, km Kragenmark, m Mund, po Rückenporus, R Rumpfregion, sp Scheitelplatte.

Im übrigen treten im Bau der *Tornaria* und in ihrer Entwicklung ziemlich nahe Beziehungen zu den Echinodermen zutage. Der Besitz eines dorsal gelegenen Hydroporus (Mündung der Wassergefäßblase) wurde schon seit langem in diesem Sinne gedeutet. Es kommt noch hinzu, dass in beiden Gruppen der Blastoporus ausschließlich Beziehungen zur Afteröffnung aufweist und dass die drei Abschnitte des Darmkanals, welche ich als Ösophagus, Magen und Intestinum (Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm) bezeichne, hier wie dort entodermalen Ursprungs sind. Auch in der Art der Entstehung und der späteren Verwendung der

6) Hatschek, B. Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888, p. 40 u. 69.

Cölomsäcke sind gewisse allgemeine Ähnlichkeiten nicht zu verkennen. Es fragt sich, wie weit wir die Homologien hier führen dürfen. Für die Echinodermen nimmt man ja derzeit auf Grund der Untersuchungen von Bury, McBride u. a. das Vorhandensein von drei Paaren hintereinander gelegener Cölomsäcke an. Ich verweise diesbezüglich nur auf das von Bather<sup>7)</sup> in Ray Lankester's Treatise on Zoology entworfene Schema der Echinodermen-*Dipleurula* (Fig. 7), welches auch von Delage und Hérouard<sup>8)</sup> in ihrem *Traité de Zoologie Concrète* abgebildet ist. Es liegt die Versuchung nahe, diese drei Paare von Cölomräumen den bei *Balanoglossus* als Eichelcölom, Kragencölom und Rumpf-

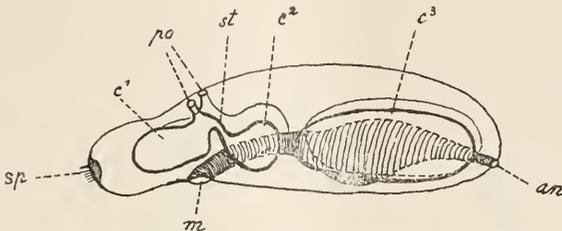


Fig. 7. Schema der hypothetischen Echinodermen-*Dipleurula* (nach Bather). *an* After, *c*<sup>1</sup> vorderstes Paar von Cölomsäckchen = Anlage des Axialsinus, *c*<sup>2</sup> mittleres Paar von Cölomsäckchen = Anlagen des Hydrocöls (von *c*<sup>1</sup> und *c*<sup>2</sup> erhalten sich im ausgebildeten Echinoderm nur die Bildungen der linken Körperseite), *c*<sup>3</sup> hinteres Paar von Cölomsäckchen = Anlage der Leibeshöhle, *m* Mund, *po* Hydroporus, *sp* Scheitelplatte, *st* Steinkanal.

cölom unterschiedenen Kompartimenten der Leibeshöhle zu vergleichen. In diesem Falle würde der Eichelporus dem Hydroporus der Echinodermen gleichzusetzen sein, während wir im Kragencölom das Homologon des ambulakralen Gefäßringes der Echinodermen zu erblicken hätten. Es ist aber auch eine andere Annahme denkbar. Man kennt schon seit längerer Zeit die oben erwähnten zwei Divertikel der Wassergefäßblase der *Tornaria*, welche den Ösophagus halbkreisförmig umfassen (Fig. 5). Diese sogen. Hörner der Wassergefäßblase wurden von Morgan<sup>9)</sup> für die *Tornaria* von den Bahamas beschrieben und ich habe sie an der *Tornaria* von *Bal. clavigerus* als die Anlagen der sogen. Sporne der

7) E. Ray Lankester, A treatise on Zoology Part. III. The Echinoderma by Bather, Gregory and Goodrich. London 1900, p. 4ff.

8) Delage et Hérouard, *Traité de Zoologie concrète*. Tome III. Les Echinodermes. Paris 1903, p. 432 ff.

Bezüglich der Berechtigung dieses Schemas vgl. auch Caswell Grave. On the occurrence among Echinoderms of Larvae with cilia arranged in transverse rings, with a suggestion as to their significance. *Biol. Bull.*, Vol. V, 1903.

9) Morgan, T. H. The development of *Balanoglossus*. *Journ. Morph.*, Vol. IX, 1894.

Wassergefäßblase gedeutet. Man könnte geneigt sein, in ihnen ein Homologon des ambulakralen Gefäßringes der Echinodermen zu erblicken. In diesem Falle müsste das Kragencölom als eine dem *Balanoglossus* eigentümliche Bildung aus dem Vergleiche mit den Echinodermen ausgeschaltet werden. Die erstangeführte Annahme wird wohl manchem wahrscheinlicher dünken. Ich sehe derzeit keine Möglichkeit, zwischen diesen beiden Varianten exakt zu entscheiden.

Man wird vielleicht gegen eine Homologisierung der Cölomabteilungen von *Balanoglossus* und den Echinodermen einwenden, dass die Art der Entstehung dieser Bildungen in beiden Gruppen eine verschiedene ist. Über die Art der Entstehung der Cölomsäcke bei

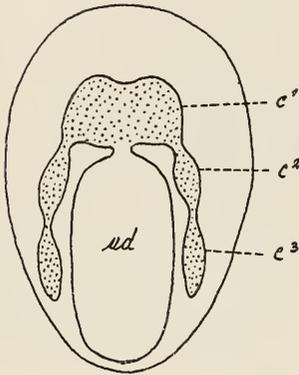


Fig. 8. Schema der Entstehung der Cölomräume bei *Dolichoglossus pusillus* (nach Davis).

$c^1$  Eichelcölom,  $c^2$  Kragencölom,  $c^3$  Rumpfcölom, *ud* Urdarm.

den einzelnen Enteropneusten-Formen sind die mannigfaltigsten Angaben gemacht, die sich noch nicht gut vereinigen lassen. Bekannt ist das Bateson'sche Schema, wonach Kragen- und Rumpfcölom als seitliche paarige Urdarmdivertikel angelegt werden<sup>10)</sup>. Für die *Tornaria* kann wohl folgendes als festgestellt angesehen werden: das Eichelcölom (Wassergefäßblase) entsteht frühzeitig als abgeschnürter Teil des vordersten, apikalen Endes des Urdarms (Fig. 1). Später legt sich das Rumpfcölom in der Form paariger Divertikel des Enddarms (Intestinums) an (Bourne, Spengel). Das Kragencölom entwickelt sich zuletzt. Ob es, wie Bourne und Spengel meinen, vom Rumpfcölom nach vorne abgeschnürt wird, oder ob es sich, wie man nach Angaben von Morgan für die *Tornaria* von New England (1891) schließen möchte, in der Form selbständiger Zellproliferationen des Magens anlegt, will ich dahingestellt sein lassen. Jedenfalls wird man derzeit daran festhalten können, dass bei jenen Enteropneusten, die sich durch eine *Tornaria* entwickeln, das Eichelcölom und das Rumpfcölom zeitlich und örtlich verschiedenen Ursprungs sind. Das erstere entwickelt sich frühzeitig an dem Scheitel des Urdarms, das letztere später durch paarige Ausstülpung am Enddarm, also hinten in der Nähe der Blastoporusstelle.

Bei den Echinodermen entwickeln sich im allgemeinen die

10) Vgl. Korschelt u. Heider. Lehrbuch der vgl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere Spec. Th. 1. Heft, p. 252.

verschiedenen Abteilungen der Leibeshöhle aus einer einheitlichen Anlage, welche sich als gemeinsame Hydro-Enterocölblase von dem Scheitel des Urdarms abschnürt, also ganz ähnlich, wie die Eichelcölomanlage (Wassergefäßblase) bei *Balanoglossus*. Von dieser gemeinsamen Anlage werden die Cölomsäcke (Lateralscheiben) und die ursprünglich paarigen Hydrocölsäckchen seitlich nach hinten abgeschnürt. Es muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass eine ganz übereinstimmende Art der Abschnürung des Kragen- und Rumpfcöloms von B. M. Davis<sup>11)</sup> für eine Enteropneustenform, nämlich für *Dolichoglossus pusillus* angegeben worden ist

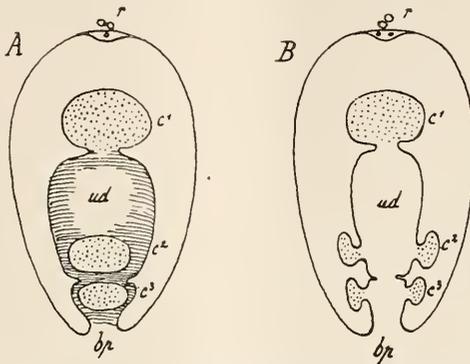


Fig. 9. Schema der Abschnürung der Cölomsäcke bei *Balanoglossus*. A in der Ansicht von der linken Seite, B Dorsalansicht. Es sind in dem Schema Bildungen vereinigt, welche in Wirklichkeit zeitlich weit auseinander liegen. Vgl. Fig. 9 A mit Fig. 6 A. Die Entstehung des Kragecöloms  $c^2$  durch Abschnürung von der Magenregion, wie sie das Schema angibt, ist in Wirklichkeit zweifelhaft.  
 $bp$  Blastoporus,  $c^1$  Eichelcölom,  $c^2$  Kragecölom,  $c^3$  Rumpfcölom,  $r$  Richtungskörperchen,  $ud$  Urdarm.

(Fig. 8). Ich halte derartige Differenzen in der Art der Ausbildung der einzelnen Cölomkompartimente im Kreise der Enteropneusten für möglich. Auch im Kreise der Echinodermen ist das oben angedeutete Schema der Cölombildung keineswegs allgemein gültig. Bei *Comatula* wird, wie man aus der Arbeit von Seeliger<sup>12)</sup> ersehen kann, die gemeinsame Anlage von Hydrocöl ( $c^2$ ) und Parietalkanal ( $c^1$ ) vom Scheitel des Urdarms abgegeben, während sich die Cölomsäcke ( $c^3$ ) hinten in der Nähe der Blastoporusstelle auf eine eigentümliche Weise abschnüren. *Comatula* würde sonach in bezug auf ihre Cölomentwicklung mit den Tornarien übereinstimmen, während die übrigen Echinodermen sich dem Schema von *Dolicho-*

11) Davis, B. M. The early life-history of *Dolichoglossus pusillus* Ritt. Univ. of Calif. Publications in Zoology, Vol. 4, 1908.

12) Seeliger, O. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden. Zool. Jahrb., Anat. Abt., 6. Bd., 1892.

*glossus pusillus* anschließen würden. Kurz, wir finden in beiden Gruppen anscheinend parallel laufende Differenzen in der Art der Cölombildung und ahnen so die Möglichkeit eines ihnen allen zukommenden gemeinsamen Schemas. Nach meinen Vorstellungen würde sich dieses Schema dem oben angeführten Bateson'schen nähern (Fig. 9.)

Es sei noch auf eine Übereinstimmung hingewiesen, welche sich zwischen der Entwicklung der *Comatula* und der *Tornaria* findet. Seeliger beschreibt (auf p. 257) einen hohlen Fortsatz des Parietalkanals (erstes Cölomsäckchen) von *Comatula*, welcher sich nach vorne bis unter die Anheftungsgrube (neben der Scheitelplatte) erstreckt und in welchem ich das Homologon des von mir sogen. Scheitelfortsatzes der Wassergefäßblase der *Tornaria* erblicke.

Wir würden auf diesem Wege vielleicht dazu geführt, die Eichel von *Balanoglossus* mit dem Vorderende der *Comatula*-Larve, mit dem larvalen Anheftungsorgan der *Asterina*-Larve und mit den *Brachiolaria*-Armen zu vergleichen. Eine Homologisierung des sogen. Eichelglomerulus von *Balanoglossus* mit dem Axialorgan der Echinodermen läge dann im Bereiche der Möglichkeit. Derartige Ausblicke sollen hier nur mit einigem Vorbehalt vorsichtig angedeutet werden.

W. E. Ritter<sup>13)</sup>, welcher in einem Sammelreferat die Ergebnisse von Davis an *Dolichoglossus* bespricht, lenkt die Aufmerksamkeit auf die Tatsache, dass sich zwischen der Entwicklungsweise dieser Form und von *Amphioxus* wenige Ähnlichkeiten ergeben. Diese Tatsache, die unbestreitbar ist, wird vielleicht manchem eine gewisse Enttäuschung bereiten. Dass nach Davis im Furchungsablauf von *Dolichoglossus* Anklänge an die von Cerfontaine neuerdings so eingehend dargestellte *Amphioxus*-Furchung gegeben sein sollen, ist eine etwas magere Kompensation. Nach den Mitteilungen und Abbildungen von Davis möchten wir diese Übereinstimmung nicht allzu hoch veranschlagen.

Ich glaube überhaupt, dass man von falschen Voraussetzungen ausgegangen ist, wenn man von der Entwicklungsweise von *Balanoglossus* und *Amphioxus* besonders auffallende Übereinstimmungen erwartete. Die nähere Durchführung dieses Vergleiches hat für mich etwas ungemein Anziehendes. Ich gehöre zu jenen Zoologen, welche in *Balanoglossus* etwas wie eine entfernte Vorstufe von *Amphioxus* erblicken. Ich glaube (mit Ritter, gegen Willey), dass man den sogen. Eicheldarm von *Balanoglossus* mit dem Vorderende der Chorda von *Amphioxus* homologisieren darf, das dorsal

13) W. E. Ritter, Recent Literature on the Enteropneusta. Am. Nat., Vol. 42, 1908.

gelegene Kragenmark der ersteren Form dem Vorderende des Neuralrohres der Chordaten. Auch im Bau des Kiemenkorbes beider Gruppen scheinen mir übereinstimmende Züge gegeben zu sein. Zwar hat Spengel<sup>14)</sup> auf gewisse sekundäre Differenzen in dieser Richtung hingewiesen; doch ist nach meiner Ansicht eine gewisse übereinstimmende Grundlage nicht zu verkennen. Auch möchte jenen Vorstellungen, auf Grund deren MacBride<sup>15)</sup> eine Zurückführung der Cölomverhältnisse von *Amphioxus* auf die von *Balanoglossus* versucht hat, eine gewisse Berechtigung zuzuerkennen sein.

Wenn trotzdem in der Entwicklungsweise beider Formen nur verhältnismäßig geringe Übereinstimmungen zu erkennen sind, so erkläre ich mir das auf folgende Weise. Die Entwicklung von *Balanoglossus* führt uns auf entfernte Vorstufen, auf Urzeiten und Urformen zurück, von denen sich in der *Amphioxus*-Entwicklung nur spärliche Reste erhalten haben. Vor allem fehlt in der *Amphioxus*-Entwicklung ein der *Tornaria* vergleichbares Stadium.

Der *Balanoglossus*-Entwicklung gegenüber erscheint die *Amphioxus*-Entwicklung in ihren ersten Stadien abgekürzt und zusammengedrängt. Daher werden hier frühzeitig Organanlagen produziert, welche bei *Balanoglossus* verhältnismäßig geringere Bedeutung besitzen und dementsprechend in der Ontogenie erst recht spät in Erscheinung treten (Chordarudiment und Neuralrohr). In den späteren Gastrulastadien von *Amphioxus*, wenn der Urmund sich verkleinert hat und die abgeflachte Dorsalseite kenntlich wird, ist jedenfalls bereits ein recht aussehlicher Teil der Rumpfregeion angelegt, während in der viel kleineren Gastrula von *Balanoglossus* von der späteren Rumpfregeion noch kaum etwas vorhanden ist. Wir dürfen nicht vergessen, dass eigentlich die ganze *Tornaria* nur die Anlage der späteren Eichel repräsentiert (vgl. Fig. 6), dass die Kragen- und Rumpfregeion in der *Tornaria* nur einem kleinen hinteren Abschnitte entspricht und erst durch spätere Wachstumsprozesse hinzugebildet werden. Bei *Amphioxus* werden sofort nach erfolgter Verengerung des Blastoporus die Medullarplatte, die Chordaplatte und die Ursegmente gebildet. Bei *Balanoglossus* entsteht von den Cölomsäckchen nur das vorderste (die Wassergefäßblase) annähernd ebenso frühzeitig, das Kragen- und Rumpfcölom werden viel später erst in der *Tornaria* gebildet. Das Chordarudiment und das Kragenmark entstehen noch viel später, erst während oder nach vollzogener Metamorphose der *Tornaria*.

Im einzelnen ist folgendes zu beachten. *Balanoglossus* ist, wie wir eingangs hervorgehoben haben, ein Protaxonier. Bei *Amphioxus*

14) J. W. Spengel. Beitrag zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. Zool. Jahrb. An. Abt., Vol. 4, 1890.

15) E. W. McBride. The early development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 40, 1898.

ist die primäre Eiachse gegen die spätere Körperlängsachse schräg gelagert, derart, dass der animale Pol vorne ventralwärts, der vegetative hinten dorsalwärts liegt. Dementsprechend ist der Blastoporus bei *Amphioxus* eine dorsale Bildung, während er bei *Balanoglossus* am hinteren Körperende liegt. Bei *Amphioxus* treten frühzeitig die Medullarplatte und die Chordaanlage auf und beide Bildungen haben entschiedene Beziehungen zum Blastoporus, sie gehören dem Urmundrande an, wenn wir uns, wie dies Hatschek und Cerfontaine taten, auf den Boden der sogen. Konkreszenztheorie stellen. Bei *Balanoglossus* entstehen das Kragenmark und das Chordarudiment erst spät und vom Urmundrande weit entfernt (vgl. das Schema Fig. 10). Über die Entwicklung des Kragen-

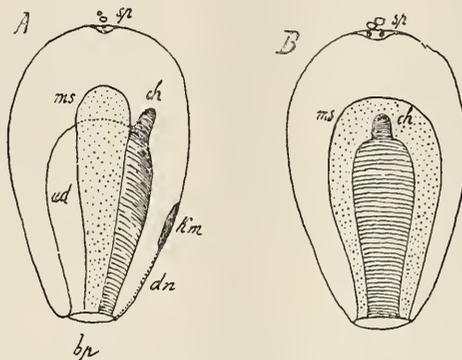


Fig. 10. Schema der Verteilung der Anlagen von *Balanoglossus* und ihrer Lagebeziehungen zum Blastoporus. Auch in diesem Schema sind, wie in Fig. 9, Bildungen vereinigt, die zeitlich auseinander liegen. Man vgl. Fig. 10 A mit Fig. 6 B. Es sind hier die einzelnen Cölomsäcke zu einer gemeinsamen Mesodermbildungszone *ms* zusammengezogen gedacht.

A Ansicht von der linken Seite, B Ansicht von der Dorsalseite. *bp* Blastoporus, *ch* Eicheldarm = Chordarudiment, *dn* Dorsalnerv, *km* Kragenmark, *ms* Mesoderm, *sp* Scheitelplatte, *ui* Urdarm.

markes von *Balanoglossus* wissen wir einiges durch die Untersuchungen von Morgan. Ebenso über die Entstehung des Chordarudimentes (Eicheldarms). Wenn die *Tornaria* sich metamorphosiert und die ersten Kiemenspalten sich anlegen, ist von der Anlage des Eicheldarmes noch nichts zu erkennen. Doch kann es keinem Zweifel unterliegen, dass er als Divertikel des Ösophagus nach vorne hervorwächst. Die Tatsache, dass Chordarudiment und Kragenmark von *Balanoglossus* keine Beziehungen zum Blastoporus aufweisen, während sie bei *Amphioxus* an diesen angeschlossen sind, ist recht auffallend. Aber wir dürfen nicht vergessen, dass beide Bildungen der Enteropneusten nur dem vordersten Abschnitt der entsprechenden Anlagen von *Amphioxus* gleichzusetzen sind. Das Kragenmark von *Balanoglossus* (*km* in Fig. 6 B und 10 A) setzt

sich nach hinten in den dorsalen, epithelialen Nervenstrang (*dn*) fort, welcher bis an den After, also bis an die Region des Blastoporus heranreicht. Auch das Chordarudiment setzt sich bei manchen Enteropneusten etwas weiter nach hinten fort. W. E. Ritter<sup>16)</sup> hat nachgewiesen, dass bei einem von ihm untersuchten Enteropneusten, *Harrimania maculosa*, der Eicheldarm in Zusammenhang steht mit einer durch die Kragenregion sich erstreckenden dorsalen Darmrinne, deren Epithel Chordacharakter besitzt und an welche sich Muskeln der Kragenregion inserieren (ähnliche Beobachtungen von Spengel und Morgan). Hier hat sonach die Chorda eine Tendenz, sich im Darmkanal dorsalwärts nach hinten auszudehnen. Es ist vielleicht nicht zu gewagt, wenn wir annehmen, dass bei den Enteropneusten auch im Darmkanal der Rumpffregion bis nach hinten entsprechend der dorsalen Mittellinie chordabildende Potenzen vorhanden sind (vgl. die gestrichelte Partie der Darmwand im Schema Fig. 10) oder sich doch vorbereiten und unter diesen — wie ich zugebe, recht spekulativen — Voraussetzungen wäre auch bei *Balanoglossus* sowohl der dorsale Nervenstrang, als auch die von uns als verlängert gedachte Chordaanlage an den After, also an die Blastoporusregion angeschlossen. Da das spätere Längenwachstum von *Balanoglossus* sich doch wahrscheinlich unter starker Beteiligung der zirkumanalen Region vollzieht, so könnten wir uns vorstellen, dass hier wie bei *Amphioxus* die Hinzubildung neuer Partien des dorsalen Nervenstrangs und jener Partien der Dorsalwand des Darmkanals, welche wir der Chordaanlage gleichstellen, von der Analregion, also von der Gegend des Blastoporus aus stattfindet. Freilich nur mit einer gewissen Einschränkung. Während bei *Amphioxus* ein entschieden terminales Körperwachstum vorliegt, indem hier die neugebildeten Partien der Rumpffregion vom neurenterischen Kanal, d. h. vom hinten gelegenen Blastoporusrest auswachsen, hat Morgan nachgewiesen, dass in den jüngsten auf die Metamorphose der *Tornaria* folgenden Stadien von *Balanoglossus* das Anwachsen der Rumpffregion durch interstitielles Wachstum stattfindet. Es ist nicht bekannt, ob und inwieweit in den späteren Stadien der Entwicklung von *Balanoglossus* terminales Wachstum eine Rolle spielt.

Immerhin möchten vielleicht die vorstehenden Überlegungen dazu dienen, die Differenzen, welche anscheinend zwischen der Entwicklung von *Balanoglossus* und von *Amphioxus* sich finden, einigermaßen zu überbrücken. Wenn wir an einem schematischen Querschnitte durch die hintere Körperregion einer *Tornaria* (Fig. 11 B), an welcher eben die Rumpfcölome (*c*<sup>3</sup>) aus dem Enddarm hervor-

---

16) W. E. Ritter. *Harrimania maculosa*, a new genus and species of Enteropneusta from Alaska. Proc. Washington Ac. Sc., Vol. II, 1900.

sprossen, uns die Stelle notieren, an welcher im Ektoderm später der dorsale Längsnervenstrang zur Differenzierung kommt (*dn*) und wenn wir hier im Sinne der obigen Spekulationen den dorsal gelegenen Teil der Darmwand (*d*) der Chordaanlage gleichsetzen, so ergibt sich eine ziemliche Übereinstimmung mit der Anlagenverteilung im *Amphioxus*-Embryo, wie aus Fig. 11 A und B ersichtlich ist.

Mit einem Worte: die Differenzen, welche in der Entwicklung von *Balanoglossus* und *Amphioxus* vorliegen, sind nach meiner Ansicht keine prinzipiellen, sondern mehr gradueller Natur. Bei *Balanoglossus* tritt die Anlage von Chorda und Kragenmark ontogenetisch verhältnismäßig spät auf (die *Tornaria* hat ja ihr eigenes

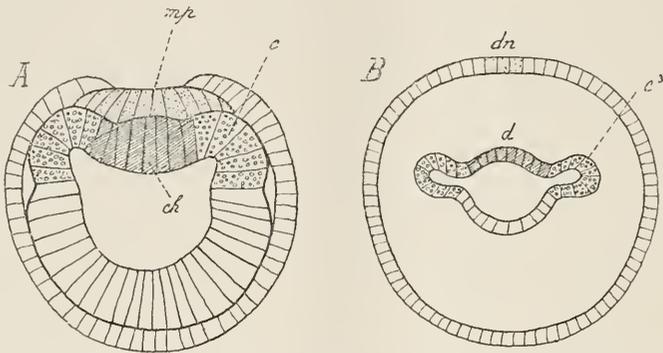


Fig. 11. A Schematischer Querschnitt durch einen *Amphioxus*-Embryo mit der Anlage des ersten Ursegmentpaares (nach Hatschek). *mp* Medullarplatte, punktiert; *c* Cölomsäcke, geringelt; *ch* Chordaanlage, gestrichelt.  
 B Schematischer Querschnitt durch das Hinterende einer *Tornaria* im Zeitpunkte der Entstehung des Rumpfcöloms *c*<sup>3</sup>. Die Stelle, an welcher sich später der Dorsalnerv entwickelt, ist durch Punktierung gekennzeichnet (*dn*). Die dorsale Wandpartie des Enddarms (*a*), welche der Lage nach der Chordaanlage von *Amphioxus* entspricht, ist gestrichelt.

larvales Nervensystem). Die Beziehungen beider Bildungen zum Blastoporus sind mehr indirekte. Bei *Amphioxus* ist die Anlage von Medullarrohr und Chorda — dieser Fundamentalorgane des Chordontypus — in die frühesten Stadien der Ontogenese verlegt und diese Anlagen erscheinen an den nun dorsalwärts verlagerten Blastoporusrand angeschlossen. Man könnte vermuten, dass zwischen diesen beiden Erscheinungen (frühzeitiges Auftreten der genannten Primäranlagen und dorsale Verlagerung des Blastoporus) ein inniger, vielleicht kausaler Zusammenhang besteht. Der Blastoporusrand, als jene Region, in welcher sämtliche Keimblätter zusammenstoßen, enthält vielleicht das indifferente, bildungsfähigste Keimesmaterial. Er rückt in die Region intensivster Organbildung des Embryos. Das ist bei den Chordaten die Dorsalseite des

Keimes. Wir hätten so ein leises Verständnis dafür angebahnt, auf welche Weise aus Protaxoniern Heteraxonier hervorgegangen sind. Doch führen uns diese Überlegungen vielleicht allzuweit in spekulative Gebiete.

Die Beziehungen der *Tornaria* zur *Trochophora*, der Enteropneusten zu jenen Formen, die sich durch eine *Trochophora* entwickeln, sind meiner Ansicht nach recht entfernte. Allerdings hat die *Tornaria* eine Scheitelplatte, welche an die der *Trochophora* erinnert. Auch besitzt ein Teil ihrer Wimperreifen eine quer-gestellte präorale und postorale Lage und der hintere Wimperreifen der *Tornaria* ließe sich dem Paratroch der *Trochophora* vergleichen. Ferner ist die allgemeine Konfiguration des hufeisenförmig gekrümmten Darmkanals in beiden Larventypen eine ähnliche. Damit sind die Übereinstimmungen zwischen diesen Formen so ziemlich erledigt. Ihnen stehen wichtige Differenzen gegenüber. Der *Tornaria* fehlt das für die *Trochophora* charakteristische Exkretionsorgan; bei der *Tornaria* ist der Ösophagus entodermalen Ursprungs, bei der *Trochophora* finden wir ein ektodermales Stomodäum. Die Art der Bildung der Cölomsäcke ist in beiden Formen eine verschiedene. Bei der *Tornaria* geht aus dem Blastoporus nur die Afteröffnung hervor und die Mundbucht hat keine Beziehungen zum Urmund. Bei der *Trochophora* hat sowohl die Mund- als die Afteröffnung Beziehungen zum Blastoporus, da die Stomatoblasten und die „Analzelle“  $2d^{22}$  dem Urmundrande angehören. Hier schließt sich bekanntlich der Blastoporus in einer von hinten nach vorne sich verlängernden ventral verlaufenden Urmundnaht. Bekanntlich hat Grobben<sup>17)</sup> — wie schon früher Goette<sup>18)</sup> — auf diese letztere Differenz eine Einteilung der Bilaterien gegründet, indem er als *Protostomia* alle jene Formen zusammenfasst, bei denen das Stomodäum Beziehungen zum Urmund aufweist, wie dies bei der *Trochophora* der Fall ist, während als *Deuterostomia* jene Bilaterien bezeichnet werden, bei denen der Urmund nur zum After Beziehungen hat und der Mund vom Blastoporus entfernt angelegt wird. Zu letzteren gehören die Chaetognathen, die Enteropneusten, die Echinodermen und die Chordaten. Ich halte diese Aufstellung für durchaus berechtigt, und schon aus diesem Grunde erscheinen mir die Beziehungen der Enteropneusten zu den *Trochophora*-Tieren recht entfernte. Überhaupt muss man aussprechen, dass durch die neuere Cell-lineage-Forschung der *Trochophora*-Typus als ein so wohl charakterisierter und scharf abge-

---

17) Grobben, C. Die systematische Einteilung des Tierreiches. Verh. Zool botan. Gesellsch. Wien. 1908 und Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl., 1909.

18) Goette, A. Lehrbuch der Zoologie 1902, S. 123.

schlossener erkannt wurde, dass man ihm nur mit Vorsicht andere Formen wird anreihen dürfen, bei denen von diesem typischen Furchungsbilde nichts zu erkennen ist.

Zum Schluss noch ein paar Worte über anscheinende Ctenophoren-Ähnlichkeiten in der Entwicklung der *Tornaria*. Es besteht ja seit längerer Zeit bei vielen Zoologen eine gewisse Neigung, die hypothetischen Stammformen der Bilaterien zu Ctenophorenähnlichen Wesen in Beziehung zu setzen. Dieser Neigung wurde durch das auffallende Hervortreten vierstrahliger Radiärsymmetrie an den Furchungsbildern der *Trochophora*-Tiere neue Nahrung zugeführt. Was die *Tornaria* anbelangt, so könnte man darauf hinweisen, dass sowohl die präorale als auch die postorale Wimpernschnur mit ihren longitudinal verlaufenden Abschnitten nach vorne bis an die Scheitelplatte heranreichen<sup>19)</sup>. Man könnte sagen, dass von der Scheitelplatte in radiärer Richtung vier Wimperstreifen ausgehen, von denen die beiden ventralen sich vor dem Munde, die beiden dorsalen hinter dem Munde vereinigen. Ferner sei daran erinnert, dass jene muskulöse Verbindung, welche sich zwischen der Scheitelplatte und der Wassergefäßblase der *Tornaria* ausdehnt und als Retraktor der Scheitelplatte fungiert, im Embryo als ein hohler Fortsatz der Wassergefäßblase angelegt wird. Dieser Fortsatz, welchen ich als Scheitelfortsatz der Wassergefäßblase bezeichnet habe und welcher sich auch, wie erwähnt, in der *Comatula*-Larve vorfindet, erinnert durch seine Beziehungen zur Scheitelplatte einigermaßen an das Trichtergefäß der Ctenophoren.

---

## Über organoide Gallen.

Von Ernst Küster in Kiel.

In der Lehre von den Geschwülsten des menschlichen Körpers unterscheidet man zwischen organoiden und histioiden Bildungen.

Eine ähnliche Unterscheidung wird, wie ich glaube, auch den Gallen der Pflanzen gegenüber zweckmäßig sein, die — ungeachtet aller Unterschiede<sup>1)</sup> — in mehr als einer Beziehung mit den Geschwülsten tierischer Organismen verglichen werden dürfen.

Ich will versuchen, die Kennzeichen der „organoiden“ Gallen im folgenden auseinanderzusetzen; vielleicht bewährt sich die vorgeschlagene Einteilung als Grundlage für ein „natürliches“ System der Gallen. —

Bei der zusammenfassenden Besprechung der Gallen nach anatomischen Gesichtspunkten, die ich vor einigen Jahren gegeben

---

19) Vgl. Morgan. Journ. Morph., Vol. V, Pl. XXIV, Fig. 2, 4 u. 7.

1) Vgl. Küster, E., Vergleichende Betrachtungen über die abnormalen Gewebe der Tiere und Pflanzen (Münch. mediz. Wochenschr. 1904, Nr. 46).

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Heider Karl

Artikel/Article: [Spekulatives zur Balanoglossus-Entwicklung 102-116](#)