

und Direktträger. Da diese Infektionsversuche aber noch kein abschließendes Urteil zulassen, sei hier nur auf sie hingewiesen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich unter den bereits im Handel befindlichen, größtenteils ausländischen Hybriden noch mehrere Sorten als pervastatrix-immun herausstellen werden. Da aber in Deutschland erst wenige immune Reben auf ihren praktischen Wert als Unterlagsreben erprobt worden sind, ist die Mehrzahl der pervastatrix-immunen Reben nach dieser Richtung noch zu prüfen.

Es harren also der Reblausforschung wie der Weinbautechnik umfangreiche und wichtige Arbeiten, deren tatkräftigste Förderung allen denen am Herzen liegen wird, die an einer Erhaltung und Kräftigung unseres mit vielen widrigen Faktoren schwer kämpfenden Weinbaues unmittelbar und mittelbar interessiert sind. Unsere eigenen nächstkünftigen Arbeiten werden neben der Fortführung der Studien über die Anfälligkeit der Rebensorten gegen Reblaus und deren Vererbung insbesondere dem Nachweis der Verbreitung der Pervastatrix-Rasse innerhalb der deutschen Infektionsgebiete gewidmet sein.

Die praktische Bedeutung der Pervastatrix-Frage ist bereits vor kurzem in einem Artikel der elsass-lothringischen Landwirtschaftlichen Zeitung durch Herrn Ökonomierat Wanner beleuchtet worden. Aus seinen Ausführungen sei hier nachdrücklichst die Mahnung wiederholt, wegen der Gefahr einer Einschleppung der südeuropäischen Reblausrasse den Import von ausländischem Rebmateriale auf das notwendige Mindestmaß zu beschränken und möglichst ganz in die Hände des Staates zu legen, was um so eher geboten erscheint, als wir die im Auslande über Reblausanfälligkeit gemachten Erfahrungen nicht mehr ohne Nachprüfung seitens deutscher Anstalten auf unsere deutschen Verhältnisse übertragen können.

St. Julien bei Metz, den 11. Dezember 1913.

Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (Limulus-Theorie).

Kritische Zusammenstellung der älteren und neuesten Literatur.

Von Dr. Nicolai Kassianow, Moskau.

Inhalt:

I. Einleitung.

1. Ähnlichkeit zwischen den Arachnoideen und den Merostomen in ihrer ganzen Organisation.
2. Ableitung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen als ein Teil der *Limulus*-Theorie.

II. Kiementheorie bis zu unseren Tagen (und Bau der fertigen Lunge).

1. Embryologische Literatur.
2. Bau der fertigen Lunge, Ähnlichkeit derselben mit den *Limulus*-Kiemen.
3. Theoretische Versuche, die Umwandlung der Kiemen in die Lunge zu erklären; Ansichten von MacLeod, Milne-Edwards, Lankester, Laurie, Kishinouye, Berteaux.

III. Entwicklung der Lunge nach den neuesten Angaben und theoretische Vorstellungen, welche sich daran anknüpfen lassen.

1. Entwicklung der Lunge bei den Spinnen nach Purcell, 1909 und die Theorie von Kingsley.
 - A. Anlage der abdominalen Extremitäten und der Lunge, Bildung des Spiraculums und das Einsinken des Beines.
 - B. Faltenbildung an dem Lungenbeinpaar, Unterschiede in der Entwicklung der Lungen und der *Limulus*-Kiemen und Theorie von Kingsley, 1885.
2. Theoretische Vorstellungen über das Einsinken des Lungenbeines.
 - A. Theorie von Kingsley, 1893.
 - B. Ergänzungen, welche wir zu dieser Theorie hinzufügen können.
 - a) Der Lungensack entstand durch besonderes Wachstum des Beines, welches in seinem Wachstum verhindert war.
 - b) Unmittelbare Wirkung der atmosphärischen Luft als Ursache des Entstehens der Luftkammern und zu gleicher Zeit als Ursache des Einsinkens des Beines.
 - c) Warum das Lungenbein zunächst nach außen wächst.
 - d) Frühzeitige Anlage des Lungensackes.
 - e) Schemen, welche das oben Ausgeführte illustrieren.
 - f) Mitosen auf der Beinhinterfläche als Beweis.
 - g) Das Schicksal der Abdominalanhanges im 9. (Tracheen-)Segment.
 - h) Ob die Abnormitäten von *Limulus* die Kiementheorie stützen.
 - i) Unrollungsprozess als mögliche Ursache des Einsinkens des Beines.
 - k) Verschwinden der abdominalen Beine vom Standpunkt der Statik und Mechanik des Arachnoideenkörpers.
 - l) Differenzen zwischen den Theorien von MacLeod und Kingsley.
 - m) Funktion der Kiemen nach der Umwandlung.
 - n) Die Reduktion der Abdominalbeine, betrachtet im Zusammenhang mit der allgemeinen Reduktionstendenz des Abdomens.
 - o) Bedeutung der Experimente von Hyde.
 - p) Umwandlung der Kiemen zu luftatmenden Organen bei Onisciden als parallele Erscheinung bezeugen uns die Leichtigkeit solcher Umwandlung bei den merostomenähnlichen Vorfahren der Arachnoideen ebenso wie die Lebensweise von *Limulus* und Struktur seiner Kiemen und die Struktur der Lungenblätter von Arachnoideen.
 - q) Atmung und Lebensweise der Skorpione.
3. Bestätigung der embryologischen Angaben von Purcell durch Kantsch und Iwanic und die widersprechenden Ansichten von Janek und Montgomery.
4. Entwicklung der Lungen bei den primitiven Arachnoideen.
5. Zusammenstellung der embryologischen Daten, welche zugunsten der Kiementheorie sprechen.
6. Andere Ansichten über die Entstehung der Lungen: von Kantsch, Dahl, Leuckart (und anderen), Lam y, Jaworowsky, Kennel, Bernard, Sinclair, Wheeler, Rucker.

IV. Entwicklung der Tracheen und die Frage nach ihrer Phylogenese.

1. Bedeutung dieser Frage für die *Limulus*-Theorie.
2. Ontogenetische Entwicklung der Tracheen nach Purcell, 1909 und 1910.

3. Vergleichend-anatomische Beweise von Purcell, dass der mediane Tracheenstamm einer Entapophyse und der laterale einer Lunge homolog sind.
 4. Purcell's Erklärung dafür, wie und warum die Entapophyse zur Trachee werden konnte.
 5. Wie und bei welchen Spinnen sich die Lunge in den lateralen Tracheenstamm umgewandelt hat.
 6. Bestätigung der Ansichten Purcell's durch Untersuchungen von Lamy und Kautzsch und die zum Teil abweichenden theoretischen Vorstellungen des letzteren.
 7. Polyphyletischer Ursprung der Tracheen bei den Arachnoideen und Arthropoden überhaupt. Die Tracheen können die Verwandtschaft der Entarcheaten und Arachnoideen nicht beweisen.
 8. Unterschiede zwischen den Arachnoideen- und Insekentracheen.
- V. Unterschiede in der gesamten Organisation zwischen den Arachnoideen und Insekten.
- VI. Unterschiede zwischen den Arachnoideen und Merostomen.
- VII. Unterschiede zwischen den Merostomen und Crustaceen.
- VIII. Einwände gegen die *Limulus*-Theorie.
- IX. Die systematische Stellung der Merostomen und Arachnoideen.

I. Einleitung.

Die vergleichende Anatomie (s. z. B. Zusammenstellung von Lankester, 1904) und die Entwicklungsgeschichte der Arachnoideen und des *Limulus* (wie sie z. B. in dem Lehrbuch von Korschelt und Heider zusammengefasst ist), haben schon längst auf die Verwandtschaft dieser Gruppen hingewiesen.

Die Durchsicht der betreffenden Literatur kann jedem nicht voreingenommenen Zoologen zur Genüge zeigen, wie nahe beide Gruppen zueinander stehen. Vor allem können auch die neueren Arbeiten, welche nach der Veröffentlichung der erwähnten Zusammenstellungen erschienen sind, die sogen. *Limulus*-Theorie nur stützen und zwar durch anatomische, entwicklungsgeschichtliche und physiologische Tatsachen¹⁾. Soweit unsere jetzigen Kenntnisse über die Anatomie und die Entwicklung von *Limulus* reichen, sind die Arachnoideen in der Tat als die nächsten Verwandten der Merostomen anzusehen: sie müssen von den letzteren, resp. von einem mit den Merostomen gemeinsamen Ahnen abgeleitet werden. Mit keinem Tiere hat *Limulus* so viele gemeinsame Merkmale als mit *Scorpio* und umgekehrt, mit keiner anderen Klasse haben die Arachnoideen so viel Gemeinsames wie mit den Merostomen. (Es ist der große Verdienst von Lankester 1881—1904 dies in überzeugender Weise gezeigt zu haben.)

Die Einwände, welche gegen die *Limulus*-Theorie ins Feld geführt worden sind (die allerletzten mitgerechnet), können bei unseren jetzigen Kenntnissen keiner Kritik standhalten, wie ich in bezug auf die hauptsächlichsten derselben in dieser Schrift zeigen werde.

1) Ich hoffe, die erneuerte Zusammenstellung der gesamten auf die Abstammung der Arachnoideen sich beziehenden Literatur in Kürze folgen zu lassen.

1. Ähnlichkeit zwischen den Merostomen und Arachnoideen in ihrer ganzen Organisation.

Die Übereinstimmung zwischen Arachnoideen und *Limulus* äußert sich: in dem allgemeinen Habitus der Tiere (Eurypteridae und Scorpionidae): in der parallelen Erscheinung, dass bei den Merostomen und den Arachnoideen „macrure“ und „brachyure“ Formen vorkommen: in der allgemeinen Zahl der Segmente, in ihrer der Zahl nach entsprechenden Verteilung auf ähnliche Körperregionen: in dem Vorhandensein eines und desselben abortiven embryonalen Segmentes (Brauer, 1895; Kishinouye, 1892)²⁾; in Bau, Funktion und Entwicklung der Extremitäten, wobei die entsprechenden Extremitäten bei *Limulus* und bei den Arachnoideen ähnliche Lage und ähnliche Verteilung auf die entsprechenden Segmente und Körperregionen aufweisen (dies wird auch durch die Innervation bestätigt, soweit solche ermittelt ist, so dass wir Segment für Segment, Extremität für Extremität, wie es scheint, miteinander vergleichen können); in dem Vorhandensein des Endstachels; in dem negativen Merkmal, dass ihnen Antennen und eine Sondierung des Kopfes abgehen; in dem Bau des Innenskelettes (Endosternit); in der gesamten inneren Organisation der Tiere: den Nerven-, Zirkulations-, Respirations-, Genital- und Exkretionssystemen und in der Entwicklung dieser Organe (soweit sie bekannt ist).

Bemerkenswerterweise zeigen auch die histologischen Details Übereinstimmung, so z. B. die Retinulae der Augen, pilasterähnliche Zellsäulen der Lungen-, resp. der Kiemenblätter u. s. w.

Und, was außerordentlich wichtig ist, es zeigen alle Organe bei *Limulus* und bei den Arachnoideen innerhalb desselben Individuums dieselben Beziehungen zueinander hinsichtlich ihrer gegenseitigen Lage, ihrer Funktion und ihrer ontogenetischen Entwicklung. So sind z. B. die Cheliceren bei den Merostomen und den meisten primitiven Arachnoideen ganz ähnlich beschaffen (kleine scherenartige Extremitäten, aus drei Gliedern bestehend)^{2a)}. Hier wie dort liegen sie präoral. Bei den Embryonen beider Gruppen sind sie aber zunächst postoral; erst durch die in beiden Gruppen ähnliche Wanderung erreichen sie ihre präorale Lage. Die Abgliederung des Chelicerensegmentes und das verspätete Auftreten der betreffenden Extremität verläuft in beiden Gruppen in charakteristischer und übereinstimmender Weise, wie es aus den Angaben von Kingsley, 1892, Kishinouye, 1892, Brauer, 1895 (II. Teil, p. 355) u. a. hervorgeht. Weiter, die Nerven, welche diese Cheliceren innervieren, haben denselben Ursprung vom Gehirn (wie

2) S. auch Börner 1902.

2a) Unter den Merostomen besitzen nicht nur *Limulus*, sondern auch die Eurypteriden präorale Extremitäten von auffallender und täuschender Ähnlichkeit mit denen der Arachnoideen, wie es Laurie 1893 und besonders klar Holm 1898 gezeigt haben.

auch das gesamte Gehirn hier wie dort nach Viallanes, 1892 (1893), ähnlich gebaut ist); aber das betreffende Ganglion verschmilzt erst nachträglich mit dem Gehirn, und das geschieht in ganz übereinstimmender Weise bei *Limulus* und bei den Arachnoideen. Endlich inserieren sich die Muskeln bei den Arachnoideen und bei *Limulus* in ganz gleicher Weise (Börner, 1904, p. 56) an das Vorderende des Endosternums, also an das Innenskelett, welches seinerseits eines der auffallendsten gemeinsamen Merkmale beider Gruppen bildet, wie es bereits Straus-Dürckheim 1828 erkannt hat. Die Ähnlichkeit der Cheliceren in bezug auf ihre Form, Lage, Entwicklung und Innervation steht demnach im Zusammenhang mit der Ähnlichkeit in dem gesamten Nervensystem, in dem Muskelsystem und dem Innenskelett.)

Ebenso wird das im Bau, in der Entwicklung, in der Funktion ähnliche Genitaloperculum, welches bei *Limulus* und bei den Arachnoideen augenscheinlich einem und demselben Segment angehört, in übereinstimmender Weise hier und dort von der cephalo-thorakalen Nervenmasse innerviert, trotzdem dieses Beinpaar in beiden Gruppen dem Abdomen angehört. (Das rührt daher, dass auch die Konzentration und die Gliederung des Zentralnervensystems in beiden Fällen ganz ähnliche sind.)

Die übrigen Extremitäten sind bei den Merostomen und bei den Arachnoideen ebenfalls ähnlich gebaut (Vorhandensein der typischen Scheren auf dem 2. Extremitätenpaar, Zahl der Glieder, Details der Struktur bei dem 5. prosomalen Beinpaar nach Pocock, 1901); sie verteilen sich, wie oben erwähnt, in einer nach Zahl, Bau und Funktion übereinstimmenden Weise auf die entsprechenden Segmente und Tagmata (Körperregionen); sie haben weiter dieselben Lagebeziehungen zu der Mundöffnung und dieselben Beziehungen zu der Nahrungsaufnahme dank ihrer Gnathocoxen.

Aber nicht nur zum Nervensystem und zu den Segmenten, sondern auch zu den anderen inneren Organen zeigen die Extremitäten in beiden Gruppen ganz identische Beziehungen, z. B. das 1. mesosomale Beinpaar (Genitaloperculum der Skorpionen und des *Limulus*) zu den Geschlechtswegen, das 3. Gangbeinpaar zu der Coxaldrüse (welche hier und dort in einem Paar sich findet und ähnlich beschaffen ist), endlich das 2.—6. mesosomale Beinpaar von *Limulus* und das 3.—6. mesosomale Beinpaar von *Scorpio* zu den Respirationsorganen.

Also all die genannten Extremitäten in beiden Gruppen, wie auch das Nerven-, Genital-, Respirations- und Exkretionssystem sind ähnlich beschaffen und die Beziehungen der entsprechenden Extremitäten zu diesen inneren Organen die gleichen.

Das Blutgefäßsystem von *Limulus* ist ähnlich dem der primitiven Arachnoideen, ebenso das Nervensystem; und auch die Be-

ziehungen dieser beiden Organsysteme zueinander sind in beiden Gruppen übereinstimmend. (Die Blutgefäße umgeben das Zentralnervensystem und seine Nerven.)

Für *Limulus* und Arachnoideen (*Scorpio*) sind die sogen. venoperikardialen Muskeln außerordentlich charakteristisch, weil sie, wie es scheint (Lankester, 1904), nur bei diesen Tiergruppen vorkommen. Und die topographischen und funktionellen Verhältnisse dieser Muskeln zu den Blutlakunen, zu dem Pericardium und zu den Respirationsorganen sind in beiden Gruppen die gleichen.

Man kann in Anbetracht so zahlreicher Ähnlichkeitszüge, welche in jedem Organ zu finden sind, welche sozusagen ineinander greifen und miteinander sich verflechten, gewiss nicht von rein zufälliger Übereinstimmung sprechen.

Außer den bereits oben angeführten Tatsachen zeigt die Entwicklung der Arachnoideen und Merostomen noch zahlreiche andere gemeinsame Züge, wie man es aus der Zusammenstellung von Korschelt und Heider, 1892, aus den Arbeiten von Kingsley, 1885, 1892, 1893, Patten, 1890, 1893, Kishinouye, 1892, Brauer, 1895, Pappenheim, 1903, p. 138, Heymons, 1904 u. a. ersehen kann.

Hier sei nur noch auf zwei Tatsachen von evidenten, palinogenetischer Bedeutung hingewiesen.

Das Vorhandensein von Gnathocoxen (Kauladen) an den Gangbeinen ist als ein recht primitives Merkmal anzusehen, weil es bei Trilobiten, Gigantostroken und Merostomen angetroffen wird und für sie sehr typisch ist. Dieses Merkmal bedeutet in physiologischer Hinsicht so viel, als dass bei den betreffenden Formen noch keine Arbeitsteilung, noch keine Differenzierung in Gangbeine und Mundwerkzeuge eingetreten ist; hier funktionieren die Gangbeine dank ihrer Gnathocoxen zugleich als Mundwerkzeuge. Dieses Merkmal ist bei den Arachnoideen in verschiedenem Grade erhalten geblieben. Vom Standpunkt der *Limulus*-Theorie ist der Umstand verständlich, dass gerade die primitivsten von ihnen, die Skorpione, die Gnathocoxen am besten ausgebildet haben und das biogenetische Grundgesetz gibt uns die Erklärung dafür, warum sie im embryonalen Leben stärker (auf sämtlichen Beinpaaren), als beim erwachsenen (auf drei Beinpaaren) entwickelt sind³⁾. Bei den übrigen Arachnoideen haben nur die Maxillarpalpen (das 2. Extremitätenpaar) die Gnathocoxen bewahrt^{3a)}. Doch auch hier treten sie em-

3) Die silurischen Skorpione sollen nach Pocock 1901 auch in dieser Hinsicht vermittelnde Stellung zwischen den Eurypteriden und rezenten Skorpionen einnehmen, insofern bei ihnen auch die zwei letzten Beinpaare in jedem Paar längs der Medianlinie des Körpers mit ihren basalen Gliedern sich berührten.

3a) Die Opiliones haben zwar außerdem noch Kauladen auf den Gangbeinen, doch bezeichnet sie Börner, 1904 im Gegensatz zu den primären Kauladen der Skorpione und zu denen der Maxillarpalpen aller Arachnoideen als „sekundäre“.

bryonal vorübergehend auf, wie es Heymons 1904¹ bei den Solifugen nachgewiesen hat. Und wenn endlich durch Schimkewitsch, 1911 neuerdings auch noch bei den primitiveren Spinnen (Tetrapneumones) solche Rudimente auf sämtlichen Gangbeinen nachgewiesen worden sind, so bestätigt dieser Umstand aufs neue, wie sich dieses uralte, typische Trilobiten- und Merostomenmerkmal, welches viele geologische Perioden überlebt hat, der ganzen Organisation der Arachnoideen noch anhaftet und demnach immer wieder und wieder auftauchen kann.

Als ein ebenfalls uraltes Merkmal sind die scherentragenden Cheliceren der Arachnoideen anzusehen, weil sie den Gigantostraken und Xiphosuren gemeinsam sind und überall homologe Gliederung aufweisen (Börner, 1903). Auch dieses typische Merostomenmerkmal, welches bereits die ältesten Merostomen auszeichnet und sonst bei den Arthropoden nicht vorkommt, ist der Organisation der Arachnoideen noch so eigen, dass es bei den meisten Formen unverändert blieb und endlich dort, wo es in seiner typischen Form verschwunden ist, noch heutzutage in der Ontogenese in seiner uralten Form vorübergehend auftritt (embryonale Scheren an der 1. Extremität bei den tetrapneumonen Spinnen nach Schimkewitsch, 1911). (S. auch die Anmerk. am Schlusse des Artikels.)

2. Ableitung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen als ein Teil der *Limulus*-Theorie.

Sind aber auch die Respirationsorgane der Arachnoideen — die Lungen — von den Merostomenkiemen abzuleiten?

Es gibt sehr viele Forscher, welche die auffallende Ähnlichkeit, welche bezüglich des Baues zwischen den Arachnoideen und Merostomen existiert, nicht in Abrede stellen und auch wirkliche Verwandtschaft beider Gruppen zugeben, hingegen aber zögern, die Lungen aus den Kiemen abzuleiten.

Müssen wir trotz der unzweifelhaften Verwandtschaft beider Gruppen annehmen, dass die Lungen unabhängig von den Merostomenkiemen sich entwickelt haben und Organe sui generis darstellen?

Auch diese letzte Annahme wäre wohl, rein theoretisch betrachtet, als möglich anzusehen und aus der Unmöglichkeit, die Lungen aus den Kiemen abzuleiten, würde sich durchaus noch nicht ergeben, dass die Arachnoideen mit den Merostomen keinen gemeinsamen Ursprung haben könnten, wie es manche Forscher sich vorstellen. Man kann nämlich noch mit der Möglichkeit rechnen, dass die Lungen nicht aus den Kiemen, wohl aber beide, die Lungen und die Kiemen, aus einer gemeinsamen Anlage entstanden sind, von welcher aus beide in divergenter Richtung sich weiter entwickelt haben (wie es noch heutzutage Kautzsch, 1910 und Dahl,

1911 für möglich halten). Allerdings ist eine solche gemeinsame Anlage, die noch primitiver wäre als die Merostomenkiemen und nicht als typische Kieme funktionierte, sehr schwer vorstellbar und man müsste sie mehr im Reiche der Phantasie als in der Wirklichkeit suchen.

Aber es wäre vielleicht auch zu erwägen, ob die Arachnoideen bei ihrer Umwandlung aus den Merostomen die Kiemen nicht gänzlich verloren hätten; vielleicht sind bei ihnen ganz unvermittelt neue Organe entstanden, vielleicht zuerst als nutzlose Abnormitäten, als Mutanten, die erst später ihre Verwendung als Respirationsorgane fanden. (Allerdings wäre dabei die auffallende Ähnlichkeit der neuentstandenen Lungen mit den verschwundenen Kiemen schwer zu erklären.)

Um diese Fragen zu entscheiden, müssten wir die Anatomie und die Entwicklung der Respirationsorgane bei den Arachnoideen, wie sie uns die neueren Arbeiten ergeben haben, näher ins Auge fassen.

II. Kiementheorie bis zu unseren Tagen und Bau der fertigen Lunge.

1. Embryologische Literatur.

Die Lungen der Arachnoideen sind derart gebaut, dass sie schon lange den Zoologen Anlass gegeben haben, sie mit den Merostomenkiemen zu vergleichen (Milne-Edwards, 1873, van Beneden, 1882, Lankester, 1881, 1885, 1904, MacLeod, 1884, Kingsley, 1885, 1893, Bruce 1886—1887, Laurie, 1890, 1892, 1894, Kishinouye, 1891, 1892, Simmons, 1894, Brauer, 1895).

Auch ihre Entwicklung, so fragmentarisch sie auch zu jenen Zeiten bekannt war, konnte nur diese Vorstellung stärken.

Schon Metschnikoff, 1870 (1871) hat gezeigt, dass die Lungenhöhlen der Skorpione hinter den abdominalen Beinen entstehen⁴⁾, und für die Spinnen ist schon von Salensky⁵⁾ 1872 behauptet worden, dass bei ihnen das 1. Abdominalfußpaar sich in die Lungen umwandelt. Seitdem hat eine ganze Reihe von Forschern auf diesen innigen Zusammenhang der Lungen mit den abdominalen Beinpaaren hingewiesen, obschon die wahre Natur dieses Zusammenhanges immer noch unklar blieb. (Dies gilt besonders für Bruce 1886—1887 und Pereyaslawzewa 1901, 1907.)

Auch war es bereits durch Loey (1886) bekannt, dass die Lungenblätter aus ektodermalen Falten entstehen.

4) Vorher hatte bereits Ganin (teste Salensky, 1872) die Umwandlung des 3., 4., 5. und 6. abdominalen Beinpaares in Lungen bei *Scorpio* beobachtet.

5) Zwar betont Salensky ausdrücklich, dass die Lungen aus den Geweben des Beines selbst entstehen (gegenüber der Beschreibung von Metschnikoff, welcher sie auf eine hinter den Beinen entstehenden Einsenkung zurückführt), doch ist die Umwandlung von ihm nicht klar dargestellt.

Morin, 1887, 1888 hat zuerst die wichtige Tatsache nachgewiesen, dass das erste embryonale Abdominalbeinpaar die Lungendecken des erwachsenen Tieres liefert. Nach ihm stülpt sich das Ektoderm hinter diesen Beinen ein; diese Einstülpung wächst unter die Ansatzstelle des Beines und später wird sie zur Lunge der Spinne; das entsprechende Abdominalbein aber verflacht und wandelt sich in das Lungenoperculum um. Im weiteren Entwicklungsverlauf bildet diejenige Wand der ektodermalen Tasche, welche an das zukünftige Operculum angrenzt, eine Reihe von Falten; diese haben ziemlich dicke Wände, in welchen die Kerne reihenweise angeordnet sind. Die Zahl der Falten vergrößert sich, ihre Wände werden dünner und sie erleiden weiter die Umwandlungen, welche Loey beschrieben hat.

Damit war bereits der Zusammenhang der abdominalen Extremitäten und der Lungenanlage zum Teil aufgeklärt worden. Aber Morin hat keine theoretische Auffassungen über die Phylogenese der Lungen auf Grund seiner Untersuchungen aufgestellt und kam, wie es scheint, noch nicht zu der Vorstellung, dass nicht nur das Operculum allein, sondern auch die Lungenblätter nichts anderes als Teile dieser Extremität sind. (Dafür verwerteten Korschelt und Heider 1892, p. 606 diese Angaben von Morin in theoretischer Weise und suchten sie mit der Theorie von MacLeod in Einklang zu bringen.)

Kishinouye, 1891 bestätigte die Angabe von Morin über die Entstehung des Operculum und klärte die Entwicklung der Lunge und die Vorstellung von ihrer Phylogenese noch mehr auf. Nach ihm ist die vordere Wand der ektodermalen, hinter dem Bein entstehenden Einstülpung⁶⁾ nichts anderes als die Hinterfläche der Extremität. Diese Wand ist verdickt und bildet die Lungenblätter so wie die Hinterfläche des *Limulus*-Beines die Kiemenblätter. Das äußere Epithel der Extremität wird zum Operculum der Lunge. Das Bein selbst wird nicht eingestülpt.

Er sagt (p. 69, 70): "In the basal part of the first abdominal appendage of each side arises an ectodermic invagination whose opening faces away from the median line. It is neither deep nor spacious but is a little pocket-like invagination. This is the beginning of the lung-book. The development of this organ, briefly stated, is as follows. Of the wall of the invaginated pocket, that which faces the distal end of the appendage is much thicker than the opposite wall, filling the interior of the appendage. The cells composing it become after a while arranged in parallel rows (figs. 34 u. 47). Each two of these parallel rows adhering together produce

6) Diese Einstülpung entsteht nach ihm eigentlich nicht hinter, sondern in dem basalen Teil der Extremität selbst (s. das unten angeführte Zitat aus Kishinouye).

the lamellae of the lung-book. The external epithelium of the appendage which cover these lamellae becomes the operculum of the lung-book after it is depressed in height."

Wenn auch diese Beschreibung vielleicht etwas kurz und unklar gefasst ist (wenigstens erschien sie so vermutlich Simmons (1894) und Purcell (1909), welche ihr sehr wenig Aufmerksamkeit schenken), so stellen die nächsten Sätze von Kishinouye und seine Abbildung (Fig. 34) außer Zweifel, dass nach ihm die Lungenblätter der Spinnen auf der Hinterfläche des Beines entstehen wie bei *Limulus* die Kiemenblätter.

"It is very probable," sagt er auf p. 70, "that the lung books were derived from the gills of some aquatic arthropodous animals such as *Limulus*; for the lung-books are nothing more than the lamellar branchiae of *Limulus* sunk beneath the body surface. The tubular trachea may afterwards have been derived from the lung books. The branchial lamellae of *Limulus* are formed as outgrowths of the ectoderm at the lower (posterior) surface of abdominal appendages, and those of spiders are also produced really in the lower surface of the first abdominal appendage (in the dipneumones spider)⁷⁾ . . . I cannot agree with the view of some authors who maintain that the lung-book is derived from a cluster of tracheae". Wenn die Tatsache, dass die abdominale Extremität als Operculum bestehen bleibt — worauf Morin und Kishinouye hingewiesen haben — schon früher mehr betont und nicht so oft außer acht gelassen worden wäre, so würden vermutlich manche falsche theoretische Vorstellungen vermieden worden sein (so von Laurie, 1890, Lamy, 1902 etc.) und die Ableitung der Lungen aus den Kiemen wäre nicht so lange bezweifelt worden.

Simmons (1894) widmete eine spezielle Arbeit der Entwicklung der Respirationsorgane der Araneiden, welche die Angaben von Morin und Kishinouye bestätigte. Er betont mit besonderem Nachdruck, ebenso wie es Kishinouye getan hat, dass die Lungenblätter an der hinteren Fläche der Extremität entstehen wie bei *Limulus*. Außerdem macht er darauf aufmerksam, dass die Lungenblätter auch in derselben Reihenfolge sich entwickeln wie nach den Angaben von Kingsley die Kiemenblätter von *Limulus* — ein wichtiger Beweis für die Kiementheorie⁸⁾. Nach Simmons sinkt die Extremität ins Körperinnere genau in derselben Weise wie es Kingsley 1885 und 1893 sich theoretisch vorgestellt hat.

Laurie, 1890, 1892, 1894 war durch seine embryologischen Untersuchungen ebenfalls zu der Vorstellung geführt, dass die Lungen

7) Damit bestätigte Kishinouye zum Teil die theoretischen Auffassungen, welche Kingsley bereits im Jahre 1885 entwickelt hatte.

8) Diesen Beweis hat bereits Kishinouye 1892 aufgestellt, indem er ihn gegen die Umstülpungshypothese von Lankester, 1885, anführt (s. weiter unten).

den Kiemenbeinen von *Limulus* entsprechen. In seinen zwei ersten Arbeiten hatte er nicht mit Genauigkeit verfolgen können, was aus der embryonalen Extremität bei den erwachsenen Tieren wird, und schloss sich in den theoretischen Vorstellungen darüber zuerst an Lankester 1885, dann an MacLeod 1884 an. In der Arbeit von 1894 hat er in Übereinstimmung mit Simmons darauf hingewiesen, dass die Lungenblätter auch bei den Pedipalpen auf der hinteren Fläche der entsprechenden embryonalen Extremität ihre Entstehung nehmen (p. 358, Fig. 22, Taf. 5); weiter ist er durch vergleichend-anatomische Betrachtung ebenfalls zu der Ansicht gekommen, dass die abdominalen Anhänge zu Lungenoperculae werden müssen (1894, p. 41).

Brauer, 1895, gibt die beste Beschreibung der ersten Entwicklungsstadien der Lungenfalten beim Skorpion und betont, dass die vordere Wand der Lungenhöhle, welche die Lungenblätter trägt, eigentlich nichts anderes als die hintere Fläche der betreffenden Extremität darstellt. Er spricht sich im Anschluss an Kingsley und Simmons für die Ableitung der Lungen aus den Kiemen aus⁹⁾.

Im Jahre 1895 ist die höchst wichtige Arbeit von Purcell erschienen, in welcher er zum erstenmal ganz unzweideutig zeigt, dass die ersten Lungenblätter nicht im Innern der Lungenhöhle, sondern auf der freien Oberfläche der embryonalen Extremität entstehen, ehe die letztere noch begonnen hat, sich in den Körper einzusenken.

Doch ist diese wichtige Tatsache bis in die letzte Zeit von den meisten Forschern unbeachtet geblieben.

Von der anatomischen Grundlage aus haben besonders Lankester, 1881, 1885, MacLeod, 1884 und Kingsley, 1885, 1893 auf die Homologie der Merostomenkiemen und der Arachnoideculungen hingewiesen.

Im Zusammenhang nun mit diesen anatomischen und embryonalen Tatsachen und zum großen Teil noch vor der Entdeckung vieler von diesen Tatsachen, ist eine Reihe von Theorien aufgestellt worden, nach welchen die Lungen nichts anderes als umgewandelte Merostomenkiemen seien. Zugleich versuchten sie die Art und Weise dieser Umwandlung der Kiemen zu Luftrespirationsorganen zu erklären. Wenn die Theorien den Tatsachen vorangeeilt sind, und zwar manchmal in sehr glücklicher Weise (Kingsley, 1885, 1893), so ergibt sich daraus, dass die gesamte Organisation von *Limulus* die Ableitung der Arachnoideen aus den Merostomen und die Ableitung der Lungen aus den Kiemen sehr nahe lege.

9) Allerdings scheint die Reihenfolge, in welcher die Lungenblätter entstehen, bei ihm nicht richtig angegeben zu sein (s. Purcell, 1909).

Eine solche Theorie hat schon Milne-Edwards 1873 aufgestellt, dann Lankester 1881 (a u. b), welcher im Jahre 1885 seine Theorie modifizierte und schließlich im Jahre 1904 sich zu der Theorie von Kingsley bekannte. Dann erschien für die weitere Entwicklung der Ansichten die sehr wichtige und durch ihre Klarheit und Logik sehr aufklärend wirkende Theorie von MacLeod 1884, die aber mit den später bekannt gewordenen embryonalen Tatsachen nicht so im Einklang stand, wie die Theorie von Kingsley, 1885, 1893. Letztere scheint, besonders nach der Veröffentlichung der Arbeit von Purcell 1909, die gelungenste von allen zu sein, besonders was die Umwandlung der Kiemenblätter zu Lungenblättern angeht.

Auch Laurie (1890, 1892 und 1893) hat theoretische Vorstellungen im Zusammenhang mit seinen embryonalen Arbeiten entwickelt, zuerst im Anschluss an die Lankester's Theorie, später im Anschluss an die von MacLeod. Kishinouye (1891 und 1892) leitet die Lungen ebenfalls von den *Limulus*-Kiemen ab und kritisiert (1892) die Theorie von Lankester (1885). Das letztere geschah auch von Schimkewitsch (1906). Endlich finden wir auch bei Berteaux (1889) einige theoretische Betrachtungen hierüber.

Bevor wir diese Theorien näher kennen lernen, müssen wir die Beschreibung des Lungenbaues einschalten. Diesen Bau betrachten wir nur in seinen Hauptzügen, so wie er sich durch die neuesten Untersuchungen herausgestellt hat und soweit es für das Verständnis des Nachfolgenden nötig ist.

2. Bau der fertigen Lunge.

Unter den Arachnoideen atmen bekanntlich die Skorpioniden und Pedipalpiden nur durch Lungen, und ebenso die Araneengruppe der Tetrapneumones¹⁰⁾. Die Gruppe der Dipneumones dagegen hat Lungen und Tracheen, mit Ausnahme der Familie der Caponiidae, welche nur 2 Paar Tracheen besitzt¹¹⁾. Alle anderen Arachnoideen haben nur Tracheen.

Die Skorpione haben die größte Zahl von Lungen (und Respirationsorganen überhaupt), nämlich 4 Lungen-Paare in den Körpersegmenten 10—13 (wenn wir das embryonale abortive, von Brauer entdeckte 7. Segment mitrechnen). Die primitiven Pedipalpi und Tetrapneumones unter den Araneae haben 2 Paare von

10) Nach der neueren Klassifikation, die die Teilung nach Tetra- und Dipneumones nicht anerkennt, haben nur Lungen: Unterordnung Mesothelae (Liphistidae) und Unterordnung Mygalomorphae, und in der Unterordnung Arachnomorphae die Familie der Hypochilidae.

11) Weil, wie es aus der Arbeit von Purcell hervorgeht (s. w. unten), bei ihnen nicht nur das 2. Lungenpaar, wie bei den übrigen Dipneumones, sondern auch das 1. Lungenpaar in die Tracheen umgewandelt ist.

Lungen in den Körpersegmenten 8 und 9, die Dipneumones nur 1 Paar im 8. Körpersegment¹²⁾.

Die Lungen (auch manchmal Tracheenlungen, Blättertracheen, Fächertracheen, Kiemenlungen genannt) bestehen aus einer Höhle (Lungensack, Lungenhöhle, Vorkammer, Vorraum, Vestibulum, auch äußere Luftkammer genannt); diese Höhle (s. Fig. 1, *Lh*) entsteht als eine Einsenkung des Ektoderms hinter der abdominalen Extremität des betreffenden Segmentes. Bei erwachsenen Tieren führt von außen nur eine enge, quere Spalte (Stigma, Spiraculum, Pneumostom, s. Fig. 1, *st*) in diese Lungenhöhle, manchmal nicht direkt, sondern mittels eines kurzen Ganges („Pedicel“ von Purcell)¹³⁾.

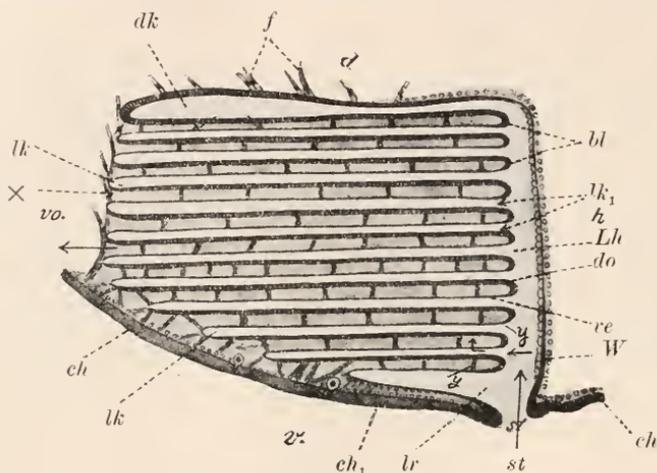


Fig. 1.

Ventral von jeder Lungenhöhle befindet sich eine besonders beschaffene Partie der ventralen Körperwand — das Operculum (Fig. 1, *ch₁*), welches, wie es schon Morin 1887, 1888, Kishinouye 1891 und besonders eingehend Purcell 1909 gezeigt haben, nichts anderes ist als ein Teil der embryonalen, an den Körper ange-drückten, mit ihrer Hinterfläche in den Körper halbversunkenen Extremität des Abdomens.

12) Die Zugehörigkeit der Lungen zu den genannten Segmenten ist für die Skorpione durch Brauer 1895 und Pereyaslawzewa 1907, für die Spinnen durch alle neueren Arbeiten nachgewiesen; für die Pedipalpen wird sie von Purcell 1909, p. 88, 89) auf Grund der embryologischen Arbeit von Schimkewitsch 1906 und der anatomischen Untersuchungen von Hausen 1893 erschlossen.

13) Ich verweise bei dieser Beschreibung auf das wohlbekannte Schema von MacLeod, welches allerdings in manchen Details einer Korrektur bedarf, doch nicht so viel, wie es Börner 1904 annimmt. Speziell die Lungenblätter (Septen) liegen in der Tat, wie es MacLeod dargestellt hat, horizontal, im Gegensatz zu Börner's Behauptung (s. Purcell, 1909, Kautzsch, 1910 und Haller, 1911). Jedenfalls, für die erste Orientierung kann dieses Schema einstweilen genügen und wir werden später sehen, worin es mit den embryonalen Tatsachen im Widerspruch steht.

Die Lungenhöhle ist kein abgeschlossener Sack. An der vorderen, d. h. dem Kopfende näher gelegenen Wand der Lungenhöhle befinden sich spaltförmige Öffnungen, welche diese vordere Wand gitter- oder rostartig durchbrechen (auf der Fig. 1 ist diese durchlöchernte Wand durch die Gesamtheit der mit *bl* bezeichneten Stellen wiedergegeben. Diese Wand ist, wie wir später sehen werden, nichts anderes als die hintere Fläche der betreffenden abdominalen Extremität, deren vordere und zum Teil seitliche Flächen nunmehr als Operculum (Fig. 1, *ch*) funktionieren.

Diese wie bei einem Ofenrost parallel gestellten Spalten der Vorderwand sind meistens mehr oder weniger horizontal (MacLeod, 1884, Purcell, 1909, Haller, 1911) seltener vertikal (Börner, 1904). Sie führen (Fig. 1, *lk₁*) in die inneren Luftkammern (Purcell nennt sie auch „Säckchen“, „Saccules“) der Lunge (Fig. 1, *lk*), d. h. in äußerst flachgedrückte Säckchen von meist dreieckiger Gestalt, welche kopfwärts blind endigen.

Diese inneren Luftkammern liegen bei horizontal gestellten Spalten (wie in der Fig. 1) übereinander, doch nicht exakt, weil (wenigstens in einigen Fällen) jeweils die obere etwas mehr nach außen über die untere hervorragt. Sie werden voneinander durch Septen getrennt (auch Lungenblätter, Lamellen etc. genannt, Fig. 1, *bl*), welche ebenfalls hohl sind und mit den vorne liegenden Körperhöhlen in freier Kommunikation stehen und deshalb wie diese mit Blut gefüllt sind; nach hinten aber, gegen die Lungenhöhle, sind diese Septen abgeschlossen, d. h. sie verhalten sich gerade umgekehrt wie die „Säckchen“. Die inneren Lufträume und die Septen haben also dieselbe Form von plattgedrückten Säcken und alternieren miteinander; der Unterschied zwischen ihnen ist der, dass die inneren Lufträume in die Lungenhöhle hinten sich öffnen (bei *lk₁*) und die Septen in die Leibeshöhle vorne (Pfeil auf der linken Seite der Fig. 1); die ersten werden von der Lungenhöhle aus mit Luft, die letzteren von der Leibeshöhle aus mit Blut gefüllt. Die atmosphärische Luft tritt durch das Stigma in die Lungenhöhle; von da aus verteilt sie sich zwischen den plattgedrückten inneren Lufträumen (*lk₁*, *lk*) und durch die dünnen Wände der Septen gibt die Luft schließlich ihren Sauerstoff an das Blut ab, welches in den Septen sich befindet.

Der Hohlraum der Septen unterscheidet sich von dem Hohlraum der inneren Luftkammern auch noch dadurch, dass er stellenweise durch vertikale Zellsäulen unterbrochen ist, die beide Wände jedes Septums von Strecke zu Strecke miteinander verbinden (*Y*, Fig. 1). Außerdem ist er unmittelbar durch die Hypodermis begrenzt, der Hohlraum der inneren Luftkammern dagegen durch die Chitindecke dieser Hypodermis. Diese Chitindecke ist auf der ventralen und dorsalen Fläche jeder Luftkammer verschieden beschaffen

(*do* und *ve*, Fig. 1) und trägt auf der ventralen Fläche (d. h. der dorsalen Fläche jedes Septums) sehr komplizierte Auswüchse. Auch ist der Hohlraum der Septen größer (nach Berteaux 3–4mal) als ein solcher der „Säckchen“.

Man könnte den Bau der Lunge noch anders beschreiben, so wie es MacLeod 1884 im Anschluss an seine Theorie getan hat. Er hat den Hohlraum der Lungenhöhle und die inneren Luftkammern als einen in morphogenetischer Hinsicht einheitlichen Hohlraum angesehen (*Lh* und alle mit *ll* bezeichneten Räume). In diesen Hohlraum ragen nun die Lungenblätter (Septen) hinein, die an der vorderen Wand (also bei *x*, Fig. 1) dieses im weiteren Sinne gefassten Hohlraumes befestigt sind. Und diese vordere Wand der Lungenhöhle wäre in Wirklichkeit die hintere Fläche der Extremität. Die Lungenblätter sind aber nicht nur vorne, sondern auch mit ihren Seitenrändern in diesem Hohlraum befestigt, so dass der einheitliche Raum durch solche Lungenblätter in übereinander gestellte flache Luftkammern geteilt erscheint, trotzdem er morphologisch als einheitlich anzusehen ist. Nur die hinteren Enden der Lungenblätter sind frei und die Gesamtheit dieser übereinander liegenden Enden (*bl*, Fig. 1) stellt eben das, was wir vorher die vordere gitterartig durchbrochene Wand der Lungenhöhle im engeren Sinne und zugleich als hintere Fläche der Extremität nannten.

Welche von diesen Auffassungen mehr den embryologischen Tatsachen entspricht, das werden wir erst nach der genaueren Besprechung der embryologischen Arbeit von Purcell und der theoretischen Vorstellungen von Kingsley beurteilen können.

Aber man sieht schon aus dieser Beschreibung, ganz gleich in welcher Form diese gehalten ist, dass die Lungen doch sehr an die Kiemen von *Limulus* erinnern, besonders wenn wir bedenken, dass die Lungenhöhle hinter der abdominalen Extremität entsteht, dass ihre vordere Wand als die Hinterfläche der eingesunkenen Extremität schon öfters von Embryologen angesehen wurde (Kishinouye, 1891, 1892, Simmons, 1894, Laurie, 1894, Brauer, 1895, Purcell, 1895 und 1909) und dass das Operculum der Lunge auf diese Weise einen Teil dieser Extremität darstellt (Morin, 1887, 1888, Kishinouye, 1891, Purcell, 1895 und 1909).

Die Ähnlichkeit springt sofort in die Augen, wenn wir die Abbildungen von embryonalen *Limulus*-Beinen (Fig. 2) mit den noch nicht ganz entwickelten Lungen der Spinnen (Fig. 3), oder die Beine des erwachsenen *Limulus* (Fig. 4), mit der fertigen Lunge der Spinne (Fig. 5) vergleichen.

Den Verteidigern der Ansicht, dass die Merostomenkiemen und Arachnoideenlungen homologe Bildungen seien, fiel besonders die bemerkenswerte Ähnlichkeit in den histologischen Details auf, welche die Kiemen- und Lungenblätter (Septen) auszeichnen (so besonders

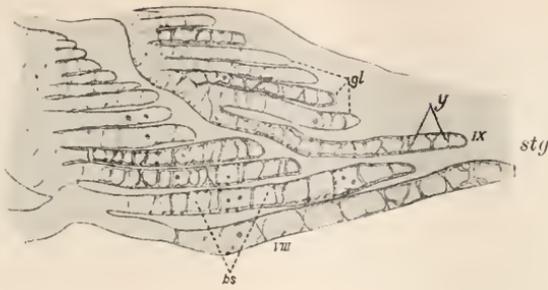


Fig. 2.

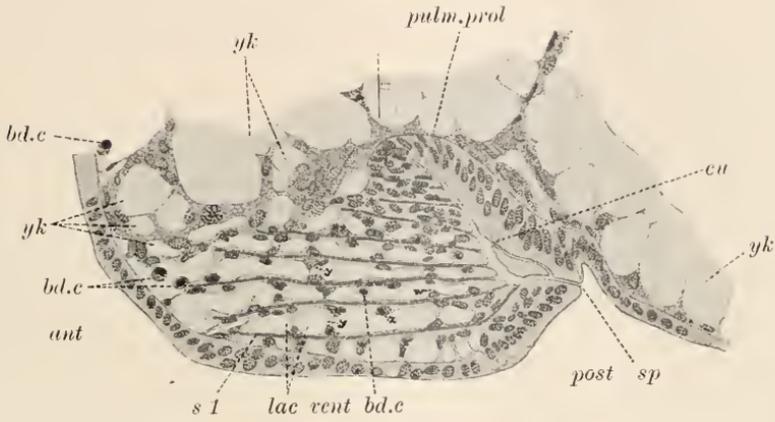


Fig. 3.

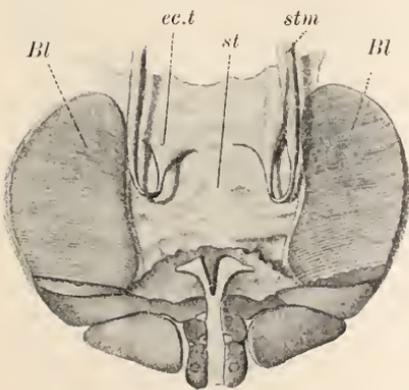


Fig. 4.

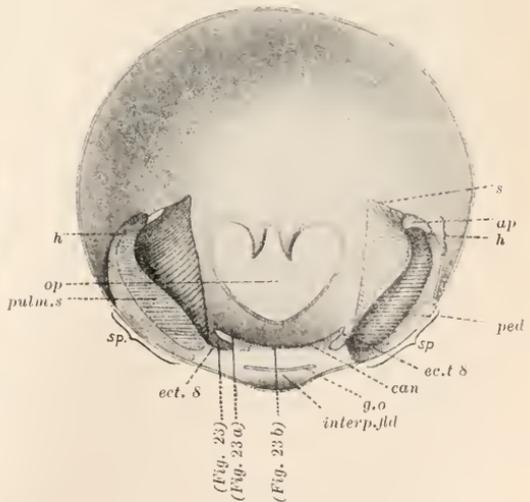


Fig. 5.

Lankester, 1881 und 1885, MacLeod, 1884). Die Kiemenblätter bei *Limulus* sind etwa in der Zahl von 150 vorhanden und auch die Lungenblätter beim Skorpion ungefähr in derselben Zahl (Lankester). Hier wie dort sind es flachgedrückte, dünnwandige Säcke, die wie Blätter eines Buches angeordnet sind, hier und dort zirkuliert in diesen Gebilden das Blut zum Zwecke des Gasaustausches. Was aber besonders in die Augen springt, ist die Tatsache, dass sowohl bei Arachnoideen als bei *Limulus* die Wände eines solchen Kiemen- resp. Lungenblattes (Septums) von Strecke zu Strecke durch pilasterähnliche, vertikal den Hohlraum durchsetzende Zellsäulen verbunden sind (Fig. 2 und 3, *y*).

Feinere Struktur der Zellsäulen (Trabekel, Pfeiler) der Kiemenblätter von *Limulus* und der Lungenblätter der Arachnoideen ist, nach den neueren Untersuchungen zu schließen, in beiden Gruppen von prinzipieller Übereinstimmung.

Die Struktur der Zellsäulen der Arachnoideen ist am besten aus ihrer Entstehungsweise zu verstehen (s. z. B. Purcell, 1909, p. 29, 30). Die beiden Epithellager jedes embryonalen Lungenblattes berühren sich in früheren Entwicklungsstadien miteinander, so dass zwischen ihnen noch kein Blutraum vorhanden ist (Fig. 13 dieser Schrift). Später erscheinen zwischen beiden Lamellen Blutlakunen, wobei aber die dorsale und ventrale Wand jedes Kiemenblattes an einzelnen Stellen miteinander in Berührung bleiben, indem gewöhnlich eine Zelle der ventralen Epithelwand mit einer oder zwei Zellen der dorsalen zu einer Protoplasmasäule verschmelzen. So entstehen die Zellsäulen (Fig. 3, *y*). Loey, 1886, Purcell, 1909, Kautzsch, 1910 beschreiben diesen Vorgang, jeder in bezug auf Details in etwas verschiedener Weise.

MacLeod, 1884 (p. 22) hat geglaubt, in den Zellsäulen eine quere Scheidewand gefunden zu haben; diese würde noch die Stelle bezeichnen, an welcher die Zellen beider Epithellager zusammen verschmolzen waren. Dasselbe hat auch Lankester bei *Androctonus* gefunden (1885. Notes on certain points in the anatomy and generic characters of Scorpions. Trans. zool. Soc. of London, vol. XI, part. X. — teste Berteaux, 1889). Doch haben weder Berteaux 1899, noch Purcell 1909 und Kautzsch 1910 solche Scheidewände gesehen. (Andererseits aber ist eine solche Scheidewand in den Zellsäulen von *Gammarus* von Berteaux 1889 und Bernecker 1909 nachgewiesen. Die Ähnlichkeit der Zellsäulen des letzteren mit denen der Arachnoideen wäre um so größer, als diese Gebilde von *Gammarus* ebenfalls aus Verschmelzung von drei Zellen hervorgehen; Bernecker bildet hier drei Kerne ab, zwei der einen Epithelwand zugehörig und einen der anderen, genau wie bei den Arachnoideen.)

MacLeod, 1884, (p. 22) beschreibt in den Zellsäulen noch einen Bündel von stark lichtbrechenden Fibrillen — nach ihm Muskelfibrillen —, welche aber von Berteaux und Purcell in Abrede gestellt werden.

Die Zellsäulen sind nach Berteaux, 1889 (p. 270) von einer Membran umhüllt, welche sich als Basalmembran auf die innere Fläche jeder Epithelwand fortsetzt, ganz ähnlich wie es Bernecker für Krebse und *Limulus* angibt.

Die Zellsäulen des *Limulus* sind zunächst denen einiger Krebse ganz ähnlich (Bernecker, 1909). Sie bestehen hauptsächlich aus einem Fibrillenbündel und einer wohl protoplasmatischen Grundmasse, in welcher diese Fibrillen liegen (obwohl Bernecker von solcher nichts sagt, bei Beschreibung einiger Krebskiemen sogar eher von einer Binde substanz der Zellsäulen spricht). Das Fibrillenbündel ist von einer Membran, welche zugleich als Basalmembran des Kiemenepithels erscheint, eingehüllt und durchsetzt senkrecht den Blutraum von einer Kiemenwand zur anderen.

Der Fibrillenbündel nimmt seinen Anfang aus den Zellen der Epithelwand des Kiemenblattes. (Die Fibrillen bei verschiedenen Krebsen sind verschieden stark

entwickelt, bei einigen so stark wie bei *Limulus*, bei anderen treten sie nur in jedes der beiden Enden des Pfeilers, ohne ihn der ganzen Länge nach zu durchsetzen. Bei letzteren Formen ist es besonders klar, dass die Fibrillen aus den ektodermalen Zellen der Kiemenwand herkommen.) Daraus ergibt sich, dass die ganze Zellsäule (jedenfalls aber ihr Hauptteil) ein Produkt der Epithelzellen ist, welche die Wand des Kiemenblattes bilden und zwar derjenigen Zellen, deren Kerne den Enden des Fibrillenbündels anliegen. (Wohl nehmen beide Epithelwände des Kiemenblattes an der Bildung des Bündels, resp. der ganzen Zellsäule Anteil, wie es bei den Arachnoideen entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen ist und wie es bei *Gammarus* noch deutlich durch die quere Scheidewand dokumentiert wird.)

Die Zellsäulen des *Limulus* sind demnach ebenso ektodermaler Herkunft, wie die der Arachnoideen. Diese Tatsache ist insofern wichtig, als Kingsley vermutet hat, dass sie bindegewebiger Natur seien. Also in bezug auf ihre Entstehung aus den ektodermalen Zellen der Kiemenblattwand, in bezug auf ihre Lage, ihre Kerne, ihre Membran sind die Zellsäulen der Arachnoideen und die der Merostomen (aber auch die der Crustaceen) gleiche Gebilde.

Doch haben diese Gebilde bei *Limulus* Fibrillen, bei den Arachnoideen hat wohl MacLeod solche gesehen, aber keiner mehr von den späteren Forschern. Ich möchte aber bezweifeln, dass sie den Arachnoideenzellsäulen abgehen. Aus der Arbeit von Bernecker (1909) können wir ersehen, dass die Fibrillen bei den Krebsen und *Limulus* nur mit Hilfe von Eisenhämatoxylin deutlich sichtbar gemacht werden können. Es wäre möglich, dass auch Berteaux, Purcell u. a. die Fibrillen bei den Arachnoideen gefunden hätten, wenn sie sich dieser Färbungsmethode bedient hätten. Das ist mir um so wahrscheinlicher, als auf die Abbildungen von Berteaux, 1889, Taf. 1, Fig. 5, 11; Taf. II, Fig. 24 in den Zellsäulen der Arachnoideen sehr deutliche Längsstreifung eingezeichnet ist. Berteaux schreibt diese dem Reticulum des Plasma zu. „Le reticulum y est très apparent, sous la forme de trabecules longitudinales très fortes“ (p. 269, 270). Bernecker beschreibt bei den Krebsen ebenfalls längsansgezogene Wabenreihen, zwischen welchen die Fibrillen liegen. Nun scheint mir aber die Streifung von Berteaux, diese „trabecules très fortes“, doch eher den Fibrillen, als zarten Wabenreihen zu entsprechen¹⁴⁾. Diese sind von Berteaux möglicherweise deshalb nicht als solche erkannt, weil er nur Gilson'sche Flüssigkeit zum Fixieren und Alaunkarmin zum Färben angewandt hat. (Es wäre möglich, dass sie bei Arachnoideen nur schwach entwickelt sind, wie sie auch bei *Gammarus* z. B. sehr feine Beschaffenheit besitzen.)

Es wäre auch schwer zu verstehen, wie die Zellsäulen der Arachnoideen den mechanischen Anforderungen, welche an sie offenbar beim Anprallen des Blutes in die Lungenblätter gestellt werden, entsprechen könnten, wenn sie nur aus undifferenziertem Zellplasma beständen (MacLeod und Berteaux haben uns gezeigt, wie stark das Lumen an verschiedenen Stellen eines und desselben Lungenblattes variieren kann.) Allerdings wären diese Fibrillen vielleicht eher einer Stützfunktion zuzuschreiben, wie es Bernecker tut, und nicht die Funktion von Muskeln¹⁵⁾.

Der Schluss, zu welchen wir durch die Betrachtung der Literatur kommen, ist der, dass die Zellsäulen bei *Limulus* und bei den Arachnoideen im Grunde genommen ganz gleiche Gebilde sind. (Es muss aber bemerkt werden, dass ganz ähnliche Zellsäulen, welche zwei Epithellager verbinden und Blutraum durchsetzen, mit Fibrillen im Protoplasma, auch bei anderen Arthropoden, z. B. den Chilopoden, angetroffen werden (Duboseq, 1898, p. 504, 505).

14) Eine Streifung hat offenbar auch Haller, 1911 (p. 20) gesehen.

15) Als Stütze für diese Ansicht von Bernecker, dass es keine kontraktile Fasern sind, könnte man vielleicht weiter den Umstand anführen, dass die Fibrillen bei *Gammarus* nach Bernecker geschlängelten Verlauf zeigen.

Der Hauptunterschied zwischen Lungen und Kiemen ist also nur der, dass die embryonale Extremität der Arachnoideen nicht als solche, sondern nur als Operculum erscheint und dass das ganze Respirationsorgan bei den Arachnoideen ins Körperinnere zu liegen kommt. Dass die Lungenblätter stärker mit Chitin bedeckt sind, ist ohne Zweifel eine Anpassung an die Luftatmung, wobei die Chitimmembran bei diesen Landtieren außerdem sehr komplizierte stachelartige Auswüchse tragen kann.

Diese Ähnlichkeit ist gewiss in hohem Maße überraschend und zwar besonders deshalb, wie ich ausdrücklich betonen möchte, weil beide Organe doch in ganz verschiedenen Medien zu funktionieren haben. Nur wenn zwei Organe aus blutverwandter Anlage entstehen, können sie, wie es mir scheinen will, solche Übereinstimmung im Bau aufweisen; wir können ihre Ähnlichkeit offenbar nicht einfach durch Konvergenz erklären, weil sie für die Funktion in so verschiedenen Medien geschaffen sind.

Diese Ähnlichkeit steht in Übereinstimmung mit der ebenso auffallenden Ähnlichkeit in der übrigen Organisation von *Limulus* und Arachnoideen (wie es in der Einleitung angedeutet ist). Es wird vielleicht gut sein, hier im Zusammenhang mit den Respirationsorganen nochmals darauf hinzuweisen und einige Beispiele, die zu solchen Organen Beziehungen haben, anzuführen; sonst wäre das Bild der Übereinstimmung in den Respirationsorganen nicht vollständig. So liegt bei *Limulus* jederseits ventral ein Blutsinus, von denen aus die Beine mit Blut versorgt werden; und auch bei Arachnoideen sind die Lungen von einem Blutsinus umgeben. An den ventralen Blutsinusen von *Limulus* und von *Scorpio* befestigen sich die sogen. venoperikardialen Muskeln (Lankester, 1885 b), welche sich mit ihrem anderen Ende an das Pericardium ansetzen. Diese Muskeln, welche für die Arachnoideen und Merostomen und, wie es scheint, nur für diese (Lankester, 1904) charakteristisch sind, unterstützen offenbar die Respiration. Die Wege, auf welchen das Blut zu den Atmungsorganen kommt und von ihnen zum Herzen geht, sind hier und dort ganz ähnlich wie überhaupt die ganze Zirkulation, der Bau des Herzens, der Verlauf der Arterien, die Beziehungen des Blutgefäßsystems zum Nervensystem; auch die Beschaffenheit des Blutes mit seinem reichen Gehalt an Hämocyanin (Lankester) endlich vervollständigt das Bild der Übereinstimmung, soweit es die Funktion der Atmung betrifft.

Eine Zeitlang konnte es aber scheinen, dass diese Ähnlichkeit im Bau der Lungen und Kiemen dadurch einigermaßen beeinträchtigt wäre, dass die Lungenblätter nicht horizontal liegen, sondern vertikal oder fast vertikal stehen (Börner, 1904) im Gegensatz zu den horizontal befestigten Kiemenlamellen von *Limulus*. Doch selbst Börner (1904), welcher auf diesen Umstand hinwies, schreibt

ihm keine weitere Bedeutung zu, indem er ein eifriger Anhänger der *Limulus*-Theorie bleibt, um so mehr, als auch nach ihm die Lungenblätter an derjenigen Stelle des Lungsackes, wo sie ihre Entstehung nehmen, ursprünglich horizontal liegen¹⁶⁾. Er hält diese Lage auch für die phylogenetisch ältere und gibt die Möglichkeit zu, dass bei denjenigen Spinnen, welche MacLeod untersuchte und welche ihm für die Aufstellung seiner Schemata dienten, in der Tat horizontale Lungenblätter vorhanden sind. Auch ist es nach Börner möglich, dass *Trithyreus* unter den Pedipalpi diese ursprünglichen Verhältnisse zeitlebens bewahrt.

Purcell, 1909 und Kautzsch, 1910 (p. 566, 573, 574, 579 und Textfig. y, p. 578) zeigen, dass die ersten in der Ontogenie erscheinenden Falten eine geneigt horizontale Lage haben. Nach Kautzsch „liegen die Falten anfänglich schräg zur Keimstreifhälfte, aber ungefähr horizontal in bezug auf den ganzen Embryo“ (p. 573) und das betont er ausdrücklich gegen Janeck's Darstellung (p. 574). Ivanič, 1912, sagt auch (p. 285), dass die Falten eine zum Abdomen parallele Lage einnehmen.

Purcell, 1909, hat außerdem erwachsene Spinnen aus einer großen Anzahl von Familien auf diesen Punkt untersucht, und überall hat er im Gegensatz zu Börner horizontale Septen gefunden. Nur in drei Familien wurden geneigte Septen beobachtet, wobei aber auch hier ihre Lage sich mehr der horizontalen als der vertikalen nähert. Außerdem ist in diesen Familien das Abdomen über dem Operculum aufgetrieben, und eben dadurch ist die geneigte Lage der Septen leicht erklärlich. Da aber diese Auftreibung des Abdomens als sekundäre Erscheinung anzusehen ist, so muss auch damit die geneigte Lage der Septen sekundär entstanden sein. Den Beweis dafür sieht Purcell darin, dass bei den nahe verwandten Formen, welche den normalen Habitus ihres Abdomens beibehielten, auch die Septen horizontal liegen.

Weiter ist zu beachten, dass nach Laurie, 1892 (p. 102) bei den Embryonen von *Scorpio* (im älteren Stadium) die Septen horizontal liegen, beim ganz erwachsenen aber vertikal^{16a)}.

In der Arbeit von 1894 (Journ. of Linn. Society, London, Vol. 25, 1894, p. 28) beschreibt er bei *Telyphonus* horizontale Septen („the lamellae lie for the most part horizontally, though curving up a little towards the outside“).

16) Merkwürdigerweise aber selbst bei der Beschreibung der Lungenblätter von erwachsenen Tieren spricht Börner immer von dorsaler und ventraler Fläche dieser Blätter, aber nicht von lateraler und medianer, wie man sagen müsste, wenn diese ausgesprochen vertikal stünden.

16a) Seitdem diese Zeilen des Manuskripts geschrieben waren, konnte ich durch eigene Untersuchung mich überzeugen, dass bei einem Skorpion die Lungenblätter vollkommen horizontal liegen.

Endlich gibt Haller 1911 bei den dipneumonon Spinnen ebenfalls horizontale Lage der Septen (p. 10, 11, 12) an.

Aus den embryologischen Arbeiten von Purcell, 1909, Kautzsch, 1910 und vielleicht besonders klar aus der Arbeit von Wallstabe, 1908, sieht man, wie vielfach die abdominalen Extremitäten ihre Lage während der Ontogenese im Zusammenhang mit der sogen. Umrollung ändern. Es wäre schließlich kein Wunder, und gewiss von keiner morphologischen Bedeutung, wenn die Lungenblätter ihre ursprüngliche horizontale Lage in noch viel höherem Maße aufgegeben hätten als es laut der zitierten Angaben in Wirklichkeit stattgefunden hat.

3. Theoretische Versuche, die Umwandlung der Kiemen in die Lungen zu erklären.

Nachdem wir den Bau der Lungen kennen gelernt haben, können wir, um den historischen Überblick zu beendigen, nun auch die älteren Theorien besprechen, welche die Umwandlung der Kiemen in die Lungen erklären wollten. Ich möchte hier hauptsächlich die Aufmerksamkeit auf die Theorie von MacLeod 1884 lenken, weil durch Kenntnis derselben die Würdigung der einzelnen Details in der Lungenentwicklung und der Theorie von Kingsley erleichtert wird. Die anderen Theorien haben mehr historisches Interesse, sie können deshalb vom Leser auch übergangen werden.

Zum Verständnis der Theorie von MacLeod 1884 muss noch eine ergänzende Beschreibung der Lungen vorausgeschickt werden. Zwischen beiden Lungen eines Lungenpaares erstreckt sich nämlich bei den meisten Spinnen und Pedipalpen eine querverlaufende Falte oder Rinne. Beide Ränder dieser Querfalte, der vordere und der hintere, berühren einander, greifen sogar durch krausenartige Unebenheiten ihrer Fläche ineinander ein. Nur in der Tiefe der Rinne bleiben sie voneinander entfernt, wodurch hier ein nach oben abgeschlossener Kanal entsteht (*can.*, Fig. 5), welcher die beiderseitigen Stigmen und die beiderseitigen Lungenhöhlen miteinander verbindet. MacLeod hat sich nun die Umbildung der Lungen mit allen erwähnten Eigentümlichkeiten ihres Baues aus den kiementragenden Beinen von Merostomen auf folgende Weise vorgestellt. Die abdominalen Beine von *Limulus*, welche zahlreiche, wie Blätter eines Buches angeordnete Kiemenblätter auf ihrer Hinterseite tragen, sind in jedem Paar miteinander verwachsen. Dadurch entsteht in jedem Segment eine einzige Beinplatte, welche nur in ihrem hinteren Abschnitt noch geteilt erscheint. Diese Platte ist aber auch mit der ventralen Körperfläche des Abdomens verwachsen und zwar längs ihrer Mittellinie (d. h. längs der Verwachsungsnaht des linken und des rechten Beines), so etwa, wie die Zunge in der Mundhöhle angewachsen ist. Die Verwachsungsnaht erstreckt sich aber nicht auf die

ganze Länge der Beinplatte, ihr distaler Teil bleibt frei. Unter jedem Bein, da, wo die Kiemenlamellen an den Körper beim Anschmiegen der Beine angeedrückt werden, ist die Körperwand etwas ausgehöhlt, um eben diesen Kiemenlamellen Platz zu geben. Nun glaubt MacLeod, dass wir nur die Möglichkeit folgender kleiner Veränderungen zuzugeben brauchen, um aus den Kiemenbeinen die Lungen zu bekommen. Man muss zuerst annehmen, dass die Verwachsung der Beinplatte mit der ventralen Körperfläche sich fast auf die ganze Länge der Beinplatte erstreckt, so dass beide darunter liegenden Aushöhlungen auf der größeren Strecke voneinander getrennt sind. Nur ganz am hinteren Ende, wo die Verwachsung ausblieb, kommunizieren die beiden Aushöhlungen, welche die Kiemenblätter beherbergen, miteinander; und das ist jene Kommunikationskanal, welche auch bei den heutigen Arachnoideen noch als Kommunikationskanal in der Querfalte erhalten ist, wie er oben beschrieben wurde. Weiter verwachsen die Beine auch längs ihrer äußeren lateralen Ränder mit dem Körper, so dass nur der hintere Rand derselben auf eine kurze Strecke frei blieb. Auf diese Weise entstanden unter den angewachsenen Beinen zwei bis auf die Stigmen abgeschlossene respiratorische Höhlen, welche die respiratorischen Lamellen der Beine beherbergen und durch einen Kommunikationskanal miteinander verbunden sind. — d. h. ganz ähnliche Organe wie die Arachnoideenlungen. Das Bein, welches in dieser Weise an das Abdomen angeedrückt und angewachsen ist, hebt sich nicht mehr von dem Körper ab und stellt eine einfache Fortsetzung der ventralen Fläche dar. So konnte nach MacLeod durch kleine Veränderungen, nur durch einfache Verwachsungen, die Kieme zur Lunge werden. Die Kiemenblätter wurden einfach zu den Lungenblättern (Septen). Die zarten, lamellenartigen Beine hatten beim Verlassen des Wassers keine genügende Stütze mehr, und dies ist der Grund, warum sie die Verwachsung ihrer Ränder mit dem Körper eingehen mussten¹⁷⁾.

Wir werden weiter unten sehen, inwieweit die Theorie von MacLeod durch die Embryologie unterstützt wird und vor allem, ob uns embryologische Tatsachen, wie sie die neueren Arbeiten bekannt gemacht haben, die Annahme erlauben, dass die Kiemenblätter ohne weiteres zu Lungenblättern (Septen) werden konnten.

17) Die Verwachsung des Beines mit dem Körper ging so weit, dass nur eine kleine Strecke hinten, die Stigmenöffnung, unverwachsen blieb. Es sei nach MacLeod aus dem Grunde geschehen, weil die Ventilation durch eine kleine Öffnung besser stattfinden konnte. Das ist aber unverständlich; eher könnte man schon zugeben, dass die kleine Öffnung deshalb vorteilhaft war, weil sie umgekehrt das rasche Verdunsten des mitgenommenen Wassers verhinderte. Die Erhaltung dieses mitgenommenen Feuchtigkeitsvorrates war aber deshalb unentbehrlich, weil die Respirationsorgane in der Übergangsperiode, in der sie noch als Kiemen funktionierten und nicht ganz dem Landleben angepasst waren, auf zeitweiligen Landexkursionen nicht austrocknen durften.

Wir wenden uns jetzt den anderen Theorien zu, welche nur mehr historisches Interesse beanspruchen. Da ist zunächst die ältere Theorie von Milne-Edwards, 1873 zu nennen, die offenbar nicht ohne Einfluss auf MacLeod blieb. Da Milne-Edwards seine Theorie in sehr kurzer Form kleidete, so wird es besser sein, sie mit seinen eigenen Worten wiederzugeben.

Er sagt auf S. 56:

mais il y a une grande ressemblance entre les cinq paires des fausses pattes branchiales des Limules et les quatre paires de poches pulmonaires des Scorpions; il y aurait meme presque identité, si, chez les Limules, des appendices, au lieu d'être libres par leurs bords latéraux aussi bien qu'en dessous, contractaient avec les parties voisines du test des adhérences, de façon à ne laisser d'ouverture que sous leur bord inférieur, et si les feuillets branchiaux de ces animaux, au lieu d'être imperforés, se creusaient d'une cavité accessible à l'air, a peu près de la meme manière que les fausses pattes branchiales des Tylos et des Porcelliens se creusent de poches pulmonaires. Si la forme organique réalisée par les Limules, au lieu d'être appropriée à la vie aquatique, s'adoptait à la respiration aérienne d'une manière analogue à ce que nous savons exister chez certains représentants terrestres de type dont dérivent les Crustacés isopodes à respiration aquatique, il n'y, aurait donc, sous ce rapport, aucune différence importante entre ces deux sortes d'animaux articulés.

Lankester (1881a) stellte sich die Umwandlung der Kiemen in folgender Weise vor. Bei *Limulus* befindet sich hinter jedem abdominalen Beinpaar eine trichterförmige, ektodermale Einsenkung (Fig. 4, *ect* dieser Schrift), welche, wie das übrige Ektoderm, mit Chitin ausgekleidet ist und an welche sich von innen her die Muskeln ansetzen (Fig. 4, *st.m*); es sind die sogen. Apodeme (Tendons, Entapophysen). Lankester glaubt, dass beim Übergange zum Landleben die Muskeln, welche an diese Apodeme sich ansetzen und welche zur Bewegung der abdominalen Beine dienen (Fig. 4, *st.m*), atrophieren, die Einsenkungen aber selbst (Apodeme) immer tiefer und breiter wurden¹⁸). Schließlich wurden die Beine, indem die Apodeme mehr und mehr sich ausdehnten, in die letzteren einbezogen; die Ränder dieser Einsenkungen verwachsen über den eingeschlossenen Extremitäten bis auf eine kleine Öffnung. Die Kiemenblätter wurden zu den Lungenblättern.

Bis zu diesem Punkte konnte die Theorie, wenigstens zur Zeit ihrer Entstehung, einigermaßen plausibel erscheinen. Wir werden sehen, dass sich in der Tat während der Embryogenese hinter dem Beine eine Einsenkung findet, in welche schließlich die hintere Fläche des Beines mit seinen Lungenblättern zu liegen kommt. Doch kann diese Tatsache nicht als Stütze für die Theorie verwendet werden, erstens weil diese Einsenkung mit den Apodemen, welche auch bei den Arachnoideen existieren, nicht identisch ist und zweitens, weil das Bein von der Einsenkung nicht völlig umschlossen wird, sondern ein Teil seiner Fläche, vorzugsweise seine vordere Fläche, außerhalb des Lungensackes bleibt und als Operculum die Lungenhöhle von außen zudeckt. Außerdem berechtigen uns, wie wir später sehen werden, unsere jetzigen embryologischen Kenntnisse nicht zu der Annahme, dass die Kiemenblätter von *Limulus* einfach ohne weiteres zu den Lungenblättern wurden.

Wenn dieser Teil der Theorie seinerzeit noch plausibel erscheinen konnte, so ist die weitere Ausführung derselben als sehr wenig gelungen zu bezeichnen. Das auf die oben ausgeführte Weise entstandene Stigma schließt sich nach Lankester wieder und zwar vollständig zu. Der nunmehr vollkommen geschlossene Raum, in welchem das Bein mit seinen Kiemenblättern zu liegen kommt, wird jetzt nicht mehr mit Luft, sondern mit Blut gefüllt. Dann bildet sich aber eine neue Öffnung (in der Region, wo einst das Zusammenschließen der Einsenkungsöffnung stattgefunden hat), welche in das Innere des eingeschlossenen Beines führt. Auf diese

18) Es ist bei ihm nicht sehr klar, welche Ursachen diese Ausdehnung und Vertiefung der Apodeme bewirkt haben mögen

Weise dringt jetzt Luft dorthin (d. h. in das Bein und seine Kiemenblätter), wo früher Blut war, und umgekehrt, die abgeschlossene Höhle der primitiven Einsenkung, welche ursprünglich Luft enthielt, ist jetzt zu einer Blutlakuue geworden. Er glaubt, dass diese vorgestellte phylogenetische Entwicklung auch in der Ontogenie wiederholt werden muss, und dass während der Entwicklung zuerst eine primäre Stigmenöffnung sich bildet, diese dann sich zuschließt, um wieder dem definitiven Stigma Platz zu machen.

Im Jahre 1885 hat Lankester eine ganz andere Theorie aufgestellt (1885a, 1885b). Dieser Theorie liegen, wie gleich bemerkt werden mag, zwei falsche Vorstellungen zugrunde. Einmal glaubt Lankester irrtümlicherweise, dass die Lungen der Skorpione anders gebaut seien als die Lungen der übrigen Arachnoideen; bei ihnen sollen nämlich die Lungenblätter im Grunde der Lungenhöhle auf einer Achse sitzen, die bei *Limulus* morphologisch der Beinachse, beim *Scorpio* der Achse des Pekten entsprechen soll. Wegen dieses Umstandes hielt er die Skorpionenlunge für besonders primitiv. Deshalb verwirft er die Hypothese von MacLeod, welche ihm zwar geistreich aber gerade für die so primitiven Arachnoideen wie die Skorpione nicht anwendbar erscheint. Diese vermeintliche Achse erwies sich jedoch später als ein Teil der Lungenhöhle, und nur mangelhafter Konservierungszustand der Präparate konnte in diesem Gebilde eine Stützachse vortäuschen (Lankester, 1904).

Der zweite Irrtum Lankester's liegt in der Vorstellung, dass beim *Scorpio* zu keiner Zeit seiner Entwicklung abdominale, frei vom Körper abstehende Extremitäten zu finden seien. Die Anschauung war schon zur Zeit ihrer Entstehung unberechtigt, weil Metschnikoff bereits im Jahre 1870 (1871) diese frei abstehenden abdominale Extremitäten beschrieben und abgebildet hatte.

Lankester stellte sich nun vor, dass die abdominalen Extremitäten bei den Ahnen der heutigen Skorpione mehr und mehr rudimentär wurden; sie dienten außerdem nicht mehr der Lokomotion, sondern lediglich der Respiration und zwar der Atmung in atmosphärischer Luft. Nun kommt es oft vor, dass Organe, die beim erwachsenen Tier nach außen entwickelte Flächen aufweisen, beim Embryo in eingestülptem Zustande angelegt werden (z. B. der Scolex von *Taenia*). So konnte es nach Lankester auch mit den abdominalen Beinen geschehen sein. Von nun an entwickelten sie sich nur in eingestülptem Zustande und blieben schließlich, da sie rudimentär waren und nicht zur Lokomotion dienten, in diesem Zustande für immer. Ein äußerer Anlass dazu mag in dem Drucke, welcher auf das Ei seitens der ovarialen Tunica ausgeübt wird, erblickt werden. Aber auch die Kiemenblätter stülpten sich um, so dass das ganze Organ umgekrempelt wurde, wie man es mit einem Handschuh und seinen Fingern machen kann. Dabei kam die Extremität in das Körperinnere zu liegen und zwar in die jederseits ventral sich befindende Blutlakuue. Dadurch waren nun sehr günstige Verhältnisse für die Respiration geschaffen: die Luft füllt jetzt den Hohlraum aus, welcher von der äußeren Fläche der Extremität und ihren Kiemenblättern (infolge der Umkrempelung dieser Organe) begrenzt wird. Dieser Hohlraum ist das, was wir bei den heutigen Arachnoideen Lungenhöhle und Luftkammern nennen. Durch die Wand der Extremität und der Kiemenblätter findet der Gasaustausch zwischen atmosphärischer Luft und dem Blut der Lakune statt, außerdem musste diese verborgene Lage im Innern des Körpers für die rudimentären, nur respiratorisch tätigen Anhänge auch in anderen Beziehungen sehr günstig sein.

Heutzutage ist aber bekannt, dass die Skorpionenlunge keine „Achse“ hat, so wenig wie bei anderen Arachnoideen, und dass die abdominalen Extremitäten beim Embryo frei abstehen und keinesfalls in eingestülptem Zustande angelegt werden¹⁹⁾.

Diese Theorien haben Lankester selbst nicht lange befriedigt und er hat sich schließlich (1904) zu der von Kingsley bekannt.

19) Über die weitere Kritik, welche diese Theorie von Laurie 1892, Kishinouye 1892 und Schimkewitsch 1906 gefunden hat, siehe weiter unten.

Laurie (1890, p. 136) glaubt, dass die Lungen ohne Zweifel Extremitäten seien, ähnlich den abdominalen Beinen von *Limulus*. In bezug auf die Art wie die letzteren zu den Lungen sich umgestalteten, erscheinen ihm zunächst zwei Theorien plausibel: die Theorie von MacLeod und die Theorie von Lankester, 1885. Er neigt sich aber schließlich der letzteren zu und zwar aus folgenden zwei Gründen. Erstens, wenn die Theorie von MacLeod richtig sein sollte, so müsste man nach Laurie beim Embryo am Abdomen zunächst frei abstehende Anhänge finden, die sich erst allmählich in den Körper einsenken. Das ist aber nach ihm nicht der Fall. Es erscheint hier von Anfang an eine Einsenkung, in welcher erst später die Lungenblätter sich ausbilden. — Gegenüber diesem Einwand muss man bemerken, dass solche Anhänge mit ihren Falten mit besonderer Genauigkeit jetzt beschrieben sind, aber auch vor dem Erscheinen von Laurie's Arbeit bekannt waren (Metschnikoff, 1871 u. a.). Man muss sich nur wundern, warum Laurie (ebenso wie vor ihm Lankester) die betreffenden Angaben nicht berücksichtigt hat, um so mehr, da auch seine eigenen Figuren mit ziemlicher Deutlichkeit darauf hinweisen²⁰⁾.

Zweitens, gegen die Theorie von MacLeod soll nach Laurie auch der Umstand sprechen, dass die Lungenhöhle mit ihren Kammern — also ein Komplex, welcher nach ihm in seiner Gesamtheit dem *Limulus*-Bein homolog ist — nach vorne, gegen das Kopfbende gerichtet ist. Das würde nur erklärlich sein, wenn wir annehmen, dass ein *Limulus*-Bein, welches sonst nach hinten gerichtet ist, sich ins Körperinnere einstülpt. Dann würde durch die äußere, nunmehr nach innen eingestülpte Beinfläche eine Höhle entstehen, die nach vorn gerichtet ist; also so, wie es in der Wirklichkeit bei den Arachnoideen der Fall ist. — Gegenüber diesem Einwand muss man bemerken, dass die Hinterwand der Lungenhöhle im Gegensatz zu der Auffassung von Lankester und Laurie nicht von der embryonalen Extremität geliefert wird. Wenn Laurie Metschnikoff's Angaben über die abstehenden Extremitäten des Embryo und die Angaben von Morin, 1887, 1888 und Kishinouye, 1891 über die morphologische Bedeutung des Operculums bekannt gewesen wären (resp. hätten bekannt sein können), so würde er sich demnach der Hypothese von MacLeod anschließen müssen.

Und das hat er auch in der Arbeit von 1892 getan. In dieser verwirft Laurie die Umkrepelungshypothese von Lankester, 1885. Er betont hier mit Recht, dass, falls eine solche Umkrepelung stattgefunden hätte, die Lungenblätter an der hinteren Wand der Lungenhöhle angesetzt sein müssten. Denn die Kiemenblätter entspringen bei *Limulus* an der hinteren Beinfläche, und diese würde natürlicherweise auch bei der umgestülpten Extremität die hintere bleiben. In Wirklichkeit jedoch sind die Lungenblätter der Arachnoideen an der vorderen, dem Kopfbende näher gelegenen Wand der Lungenhöhle befestigt²¹⁾.

Laurie nimmt aus allen diesen Gründen die Hypothese von MacLeod im großen und ganzen an. Nur spielen in der Hypothese des letzteren die Querfalte zwischen den beiden Lungen und der in ihr liegende Kommunikationskanal eine gewisse Rolle. Da diese Verbindung zwischen den beiderseitigen Lungen bei den primitivsten Arachnoideen, den Skorpionen, jedoch nicht vorkommt, so glaubt Laurie aus diesem Umstand schließen zu dürfen, dass es kein primitives Merkmal der Arachnoideen sei. Infolgedessen leitet er die Lungen nicht aus den miteinander verwachsenen Beinen von *Limulus* ab — wie es MacLeod gerade auf Grund der

20) In der Arbeit von 1894 hat er bei Pedipalpi diese abstehenden Extremitäten mit den darauf sitzenden Lungenfalten deutlich gesehen und abgebildet (Fig. 5, Taf. 22).

21) Ebenso klar hat diese Möglichkeit später Schimkewitsch 1906 widerlegt und zwar durch Schemata, welche denen von Laurie vollkommen entsprechen, ohne, wie es scheint, von Laurie's Arbeit Kenntnis gehabt zu haben.

Existenz einer solchen Verbindung zwischen den Lungen tut — sondern aus den in jedem Paar vollständig voneinander getrennten Beinen anderer Merostomen; unter diesen soll speziell *Simonia* eine große Übereinstimmung zeigen, besonders was die Lage der Kiemenblätter und der Lungenblätter bei jungen Skorpioenen betrifft (s. auch Laurie, 1893).

Kishinouye, 1891 und 1892, führt die Lunge zurück auf das Kiemenbein eines limulusartigen Arthropoden, das ins Körperinnere eingesunken ist. In der Arbeit 1892 führt er Gründe an, welche seiner Ansicht nach die Umstülpungshypothese von Lankester, 1885 widerlegen und welche denen von Laurie ähnlich sind. Wenn diese Hypothese von Lankester richtig wäre, so müssten nach Kishinouye nicht nur die Lungenblätter auf der Hinterwand der Lungenhöhle entstehen, sondern auch die neuen Lungenblätter in dieser Lungenhöhle immer ventralwärts anwachsen; demnach müssten die dorsalsten von ihnen die ältesten sein. In Wirklichkeit ist es bei den Spinnen gerade umgekehrt: die ventralsten sind die ältesten (wie es Simmons 1894 und Purcell 1909 nachträglich bestätigten).

Berteaux, 1889, schließt sich im Prinzip der Hypothese von MacLeod an, aber modifiziert dieselbe in einer einseitigen Weise. Er schenkt der Frage, was aus den abdominalen Extremitäten des Embryo später wird, und der Frage nach den Beziehungen der Lungenhöhle zu den Extremitäten sehr wenig Aufmerksamkeit; er achtet fast ausschließlich auf die Struktur der Kiemen- und Lungenblätter. Dabei entwickelt er bezüglich ihres histologischen Baues eine Auffassung, welche auch schon früher unwahrscheinlich war und jetzt als vollkommen unannehmbar bezeichnet werden muss. Nach ihm stellen nämlich die Blätter der Merostomenkiemen und der Arachnoideenlungen Lamellen dar, welche nur aus einer Epithellage bestehen, einer Epithellage, in welcher die Blutsinuse nachträglich einzelne Zellen auseinander getrieben haben („kavernöses Gewebe“).

Diese einschichtige Lamelle scheidet auf ihren beiden Flächen eine Kutikula aus. (Wir lassen hier die Frage außer Betracht, wie nach Berteaux eine solche einschichtige Lamelle, in welcher die Zellen durch Blutsinuse auseinander getrieben sind, im Zusammenhang bleiben kann.) Seidem haben aber Börner 1904, Purcell 1909, Kautzsch 1910 nachgewiesen, dass die Lungenblätter keine einschichtigen Lamellen, sondern wirkliche Säcke sind und aus zwei Schichten von Zellen mit dazwischen liegendem Blutraum bestehen und von Anfang ihrer Entwicklung an als zweischichtige Falten erscheinen (s. z. B. Fig. 13).

Solche einschichtigen Lamellen mit einer Andeutung auf Spaltung in zwei Schichten stellen nach Berteaux auch die Kiemen von Crustaceen (*Gammarus pulex*) dar, welche insofern noch primitiver sind, als hier die Blutsinuse innerhalb dieser Epithellage noch wenig entwickelt sind und die Zellen dementsprechend noch wenig ihre normale epitheliale Anordnung verloren haben. Also können die Lungenblätter ebensogut auch mit den Crustaceenkiemen homologisiert werden. Der Unterschied, welcher zwischen den Edriophthalmen einerseits und den Arachnoideen und Merostomen andererseits existiert, wird von ihm folgendermaßen aufgefasst: (p. 297) „L'homologie des lames pulmonaires des arachnides, des limules et des edriophthalmes paraît donc évidente. Ces derniers présentent le cas le plus simple: leurs branchies sont de simples bourgeonnements aplatis, lamellaires et caverneux de l'ectoderme, situés à la base des pattes et saillantes à la surface du corps... Chez les arachnides et les poecilopodes, ce sont encore des appendices de même nature; mais ils sont réunis en nombre variable à la surface de l'abdomen; de plus, cette surface, à leur base d'implantation, s'est invaginée dans l'intérieur du corps, de telle sorte que les lames se trouvent enfermées dans un sac profond.“

III. Entwicklung der Lunge nach den neuesten Angaben und theoretische Vorstellungen, welche sich daran anknüpfen lassen.

Wenn die Anatomie und die Entwicklungsgeschichte in ihren allgemeinen Zügen schon längst auf die nahe Verwandtschaft der Merostomen und der Arachnoideen hingewiesen haben, wenn weiter speziell auch die Atmungsorgane in ihrem Bau und ihrer Entwicklung darauf hindeuteten, wenn ferner die vorher besprochenen Theorien (auch die Theorie von Kingsley, die weiter unten besprochen wird), die Umwandlung der Kiemen in die Lungen in mehr oder weniger glücklicher Weise erklärten und wahrscheinlich machten, wenn endlich die Paläontologie der Ansicht von der Abstammung der Arachnoideen aus merostomenartigen Vorfahren nicht im Wege stand, insofern als nach Pocock die ältesten silurischen Skorpione in der Tat Wasserbewohner waren: so genügten doch alle angeführten Gründe nicht, der *Limulus*-Theorie eine vollkommen feste Basis zu geben, denn es fehlte vor allen Dingen die genaue Kenntnis der Entwicklung der Atmungsorgane der Arachnoideen. Allerdings schon früher waren einzelne wichtige Tatsachen in der Literatur zu finden, wie wir es in der Übersicht gesehen haben. Diese Tatsachen sind aber teils hier, teils dort in der Literatur zerstreut und erscheinen uns nur jetzt als wichtig und richtig; früher wurden sie entweder angezweifelt oder blieben ihrer Bedeutung nach unberücksichtigt. So lange die Entwicklung der Lungen und die der Tracheen nicht vollständig, nicht in allen ihren Stadien, von den allerersten angefangen lückenlos bekannt war, durch Untersuchungen, welche alle Details dieser Entwicklung in zusammenhängender Darstellung uns vorführten, so lange konnte immer ein Zweifel auftauchen, ob die Ontogonie wirklich in vollem Maße die Ansicht stützt, wonach die Lungen phylogenetisch aus den Kiemen hervorgegangen seien. So lange konnten solche Tatsachen wie die Ähnlichkeit der Lungen mit den Tracheen und das Vorkommen bei Arachnoideen von Tracheen, welche den Tracheen anderer „Tracheaten“ täuschend ähnlich sehen, immer wieder die *Limulus*-Theorie zweifelhaft machen wie auch umgekehrt, andere Theorien, nach welchen die Lungen nicht aus den Kiemen, sondern aus Tracheen abzuleiten wären, bis zu einem gewissen Grade stützen. Im Zusammenhang damit konnte bis in die allerletzte Zeit behauptet werden, dass die Arachnoideen sich „ungezwungen“ den anderen Tracheaten anschließen, nicht aber den Merostomen.

Da der Mangel an solchen Untersuchungen sehr fühlbar wurde, so kann es nicht verwundern, dass fast gleichzeitig vier Arbeiten erschienen sind, die diese Lücke in unseren Kenntnissen auszufüllen bestrebt waren. Zwei von ihnen (Purcell, 1909 und Kautzsch, 1910) bestätigten die Homologie der Lungen und der Kiemen, und

zwei andere (Janeck, 1909 und Montgomery, 1909) leugneten sie. Die genaue Analyse zeigt aber, dass die zwei ersten Arbeiten viel mehr Vertrauen verdienen als die zwei letzteren, mit ihren negativen Resultaten²²⁾. Außerdem ist ganz vor kurzem noch eine fünfte Arbeit, die vorläufige Mitteilung von Ivanič, 1912 erschienen, die ebenfalls die Entwicklung der Lungen so darstellt, dass an einer Homologie derselben mit Kiemen kaum zu zweifeln ist und welche die Resultate von Purcell und Kautzsch vollauf bestätigt.

Andererseits hat wieder Haller 1911 eine vergleichend-anatomische Untersuchung veröffentlicht, in welcher er ebenso wie Janeck und Montgomery, die Ableitung der Lungen aus den Kiemen nicht anerkennt und in den Arachnoideen die nächsten Verwandten der „Tracheaten“ erblickt. Auch diese Arbeit müssen wir genau prüfen, wenn wir den gegenwärtigen Stand dieser Frage ermitteln wollen.

1. Entwicklung der Lunge bei den Spinnen nach Purcell und die Theorie von Kingsley.

Wenden wir uns zunächst der grundlegenden Arbeit von Purcell, 1909, zu.

A. Anlage der abdominalen Extremitäten und der Lunge, Bildung des Spiraculums und das Einsinken des Beines.

Nach dieser entwickeln sich die Lungen folgendermaßen. Auf einem gewissen Stadium besitzt der Embryo acht abdominale Segmente, jedes mit entsprechendem Cölomsack (Fig. 6). Von diesen

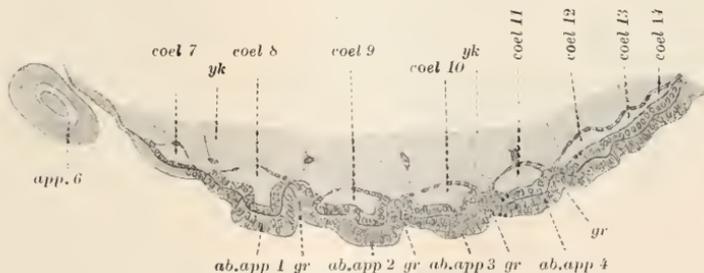


Fig. 6.

Segmenten hat das erste abdominale (oder das 7. postorale Körpersegment) keinen Extremitätenanhang, wohl aber besitzen einen solchen die vier nächsten Segmente (*ab.app 1—4*, Fig. 6), d. h. das 8.—11. postorale. Auf späteren Stadien werden die Anhänge viel größer (Fig. 9 u. 10). Die Segmente werden voneinander durch Querfurchen getrennt (*gr*, Fig. 6).

22) Und zwar sowohl in bezug auf die Vollständigkeit, als auch auf die genaue Orientierung der Schnittserien wie auch hinsichtlich der Klarheit der Beschreibung und der Abbildungen.

Im Bereiche des medianen Teiles dieser Querfurchen (ungefähr die Stelle *Ent* auf Fig. 9) entstehen in scharf begrenzten ektodermalen Bezirken (*ar 8, ar 9*, Fig. 29) auf späteren Stadien die sogen. Entapophysen (*coel 8—11*, Fig. 28) und zwar in allen extremitätentragenden Segmenten des Abdomens (wie die Figur es zeigt). Die Entapophysen dienen als Ansatzstellen vor allem für die longitudinalen Muskeln (*r.l.m 8—10* dieselbe Figur). Die betreffenden Muskeln entwickeln sich aus der Somatopleura des Cölomsacks (nachdem sich zuvor von dem letzteren eine „Segmentalröhre“ abgetrennt hat). Aus der Fig. 6 sieht man, dass die Somatopleura

jedes Cölomsacks (*coel 8—11*) die ganze Breite der betreffenden Extremität durchsetzt und mit ihren beiden Enden an die transversalen Vertiefungen, welche ins Körperinnere hineinragen, angrenzt. Dementsprechend wird auf den späteren Stadien in ganz derselben Weise das aus dieser Somatopleura hervorgehende Muskelbündel mit seinen Enden an den betreffenden Stellen der Querfurchen sich befestigen, diese Stellen sich zu sog. Entapophysen umgestalten.

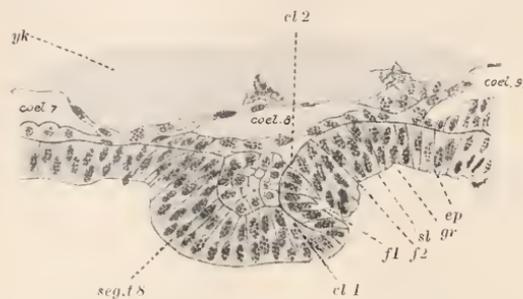


Fig. 7.

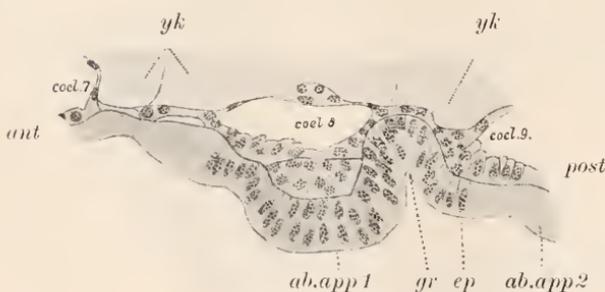


Fig. 8.

Diejenige Furche, welche hinter dem ersten Abdominalanhang (*gr.* hinter den Buchstaben *ab. app. 1*, Fig. 6) liegt, verflacht sich zunächst, indem ihre hintere Wand weniger steil wird (*ep.*, Fig. 7). Infolgedessen wird die Hinterfläche des Anhangs, welche zugleich die vordere Wand der Querfurchen war, frei und von außen sichtbar (vgl. Fig. 8 — früheres, und Fig. 7 — späteres Stadium). Diese erste Extremität des Abdomens, welche dem 2. abdominalen, d. h. dem 8. postoralen Segment angehört, mit der entsprechenden Querfurchen hinter sich, ist für uns besonders interessant, weil gerade sie die Lungen der dipneumonischen Spinnen liefert.

23) Solche „post-appendicular infolding“ sind auch bei *Limulus* zu beobachten. Purcell schließt es aus den Angaben von Kingsley, 1885.

Bildung des Lungsackes. Die Furche wäre schließlich fast ganz zum Verschwinden gekommen, wenn in ihrer lateralen Partie (entfernt von der Medianlinie), trotz der allgemeinen Verflachung der Querfurche, nicht eine besondere Vertiefung sich ausgebildet hätte (*pulm.s*, Fig. 9, 10, 11, 12). Das ist der bedeutsame Lungsack (bei ausgebildeter Lunge meist Lungenhöhle genannt), welcher demnach als ein Teil der Querfurche, als eine besonders vertiefte Stelle derselben zu betrachten ist.

Beziehungen des Lungsackes zu den Entapophysen. Wir haben oben gesehen, dass auf den späteren Stadien im Bereiche der medianen Partie der Querfurche die Entapophysen entstehen (*ec.t 8—11*, Fig. 28), und zwar aus besonderen, ziemlich scharf umschriebenen ektodermalen Bezirken (*ar 8, 9*, Fig. 29). Eine solche Entapophyse, entstanden aus ganz ähnlichem ektodermalen Bezirk, findet sich auch im Lungen-segment, die sonach hier (*ar 8*, Fig. 29; *ec.t 8*, Fig. 5) neben dem Lungsack existiert

(d. h. neben dem ganzen Komplex, welcher auf der Fig. 29 in seinen einzelnen Teilen mit *lb*, *pulm.l*, *pulm*, *prol* und auf der Fig. 5 mit *pulm 5* etc. bezeichnet ist). Der Lungsack, obschon er aus einem Teil der Querfurche entsteht, wird von Purcell als ein von der eigentlichen Querfurche selbständiges, unabhängiges Gebilde betrachtet, wohl deshalb, weil solche laterale Vertiefungen nur im 8. und in einer rudimentären Form noch im 9. postoralen Segment vorkommen, während die übrigen Segmente nichts ähnliches zeigen. Außerdem, soweit ich auf Grund seiner Arbeit schließen kann, mag ein Anlass

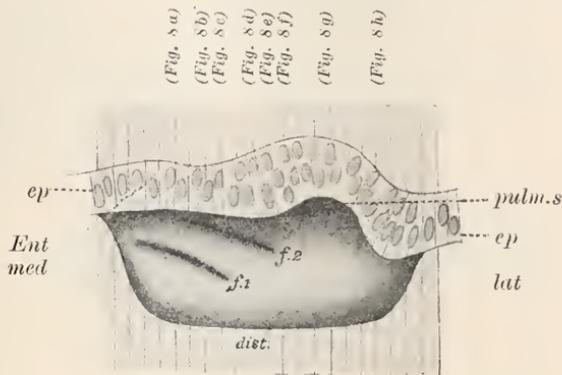


Fig. 9.

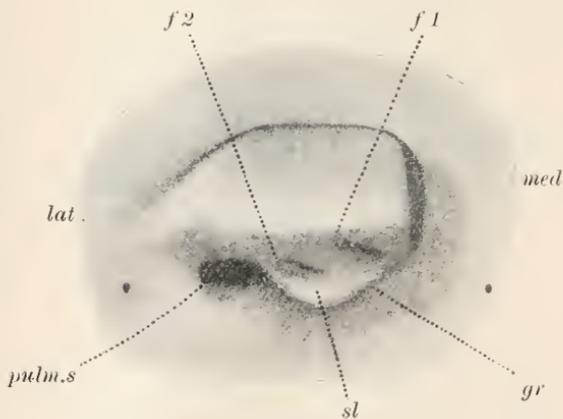


Fig. 10.

zur Sonderung beider Gebilde auch in dem Wachstum des Lungensackes gelegen haben, welcher später von der Einstülpungsöffnung (und also von der eigentlichen Querfurche) seitwärts wächst (in latero-dorsaler Richtung). Die Fig. 29 zeigt besonders deutlich, dass die Entapophyse (*ar. S*) und der Lungensack (*pulm.prol.*, *pulm.l.*, *lb*) ganz selbständige Bildungen sind.

Weiteres Wachstum des Lungensackes. Indem die Zellen in der Wand des Lungensackes sich reichlich vermehren, wird er immer tiefer und wächst zunächst nach vorne unter die Ansatzstelle der Extremität ("in the form of an inpushing under the appendage"), später aber in einer latero-dorsalen oder dorsalen Richtung, zum Teil, seitwärts von der Einstülpungsöffnung. Seine vordere Wand wird alle Lungenblätter bilden (respekt. alle inneren Luftkammern) ausgenommen die zwei ersten, und das ist der bedeutsamste Punkt in der Lungenentwicklung. Diese beiden ersten Falten entstehen außerhalb des Lungensackes, wie es Purcell schon im Jahre 1895 und wieder im Jahre 1909 gefunden hat, und wie es später Kautzsch 1910 und Ivanič 1912

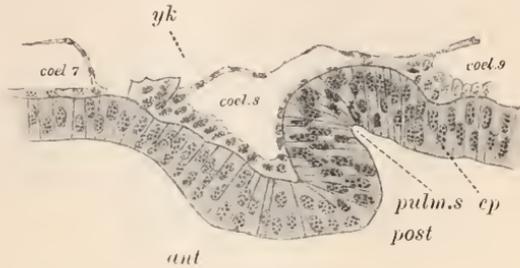


Fig. 11.



Fig. 12.

bestätigen, und zwar in folgender Weise.

Bildung der ersten Luftkammern und Lungenblätter. Bevor noch die vom Körper abstehende Extremität in denselben einzusinken beginnt, entstehen auf ihrer freien Hinterfläche zwei quere spaltartige Vertiefungen, die nicht ganz horizontal liegen (Fig. 10, *f 1*, *f 2*). Es sind die ersten inneren Luftkammern oder „Säckchen“, wie sie Purcell bezeichnet; die sie begrenzenden Ektodermpartien der Beinunterfläche erscheinen auf Schnitten als Falten (*a.F.*, Fig. 13) und sind die ersten Lungenblätter oder, wie sie Purcell nennt, „Septen“. Die Fig. 10 zeigt deutlich, dass sie außerhalb des Lungensackes liegen und deshalb von außen sichtbar sind. Die nächsterscheinende dritte Spalte liegt schon am Rande des Lungensackes und alle weiterfolgenden werden im Lungensack selbst, auf Vorderwand, gebildet. Die erste Falte liegt dem distalen Ende

der Extremität am nächsten, die zweite entsteht mehr proximalwärts u. s. w., so dass die jeweils mehr distal liegenden, welche

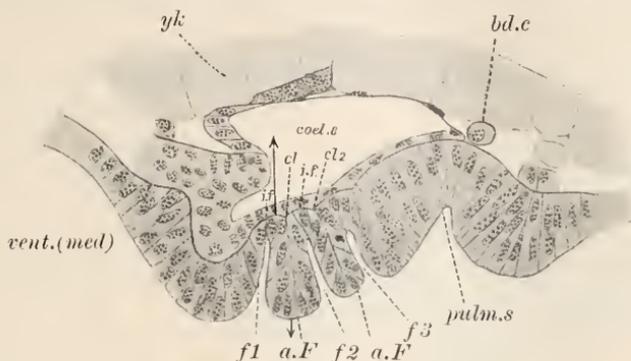


Fig. 13.

später nach dem Einsinken der Extremität am meisten der ventralen Fläche im Lungensack genähert sind, immer die älteren darstellen.

In ganz derselben Weise und in derselben Folgenreihe entwickeln sich auch die Kiemenblätter von *Limulus* nach Kingsley 1885, wie überhaupt diese abdominale Extremität bei einem Spinnenembryo, welche vom Körper absteht und welche auf ihrer ungedeckten Hinterfläche die ersten Falten trägt, die größte Ähnlichkeit mit den kientragenden Beinen von *Limulus* hat.

Bildung des Spiraculums (Stigma) und das Einsinken der Extremität in den Körper. Die Extremität des 2. abdominalen Seg-



Fig. 14.

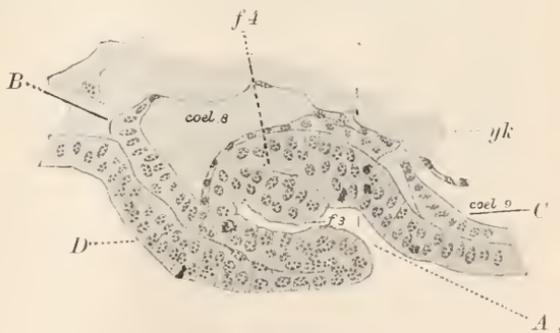


Fig. 15.

mentes erreicht zu dieser Zeit das Maximum ihrer Länge. Diejenige Region der Beinhinterfläche, welche von den ersten drei Lungenspalten eingenommen wird, sinkt jetzt unter das Niveau

des übrigen Teiles dieser Hinterfläche²⁴). (Vgl. Fig. 13 mit Fig. 14 und 15.) Dadurch wird der Cölomsack, welcher früher das ganze Beininnere ausfüllte (*coel.s*, Fig. 11, 13) allmählich aus dem Bein ins Körperinnere verdrängt (Fig. 14 und 3). Das Innere des Beines wird dafür durch die einwachsenden Säckchen (inneren

Luftkammern) ausgefüllt, welche also den Platz des verdrängten Cöloms einnehmen. Die Säckchen wachsen so lange in das Innere des Beines hinein, bis sie seine vordere Wand erreichen (*f 1*, *f 2*, Fig. 14 u. *s₁*, Fig. 3).

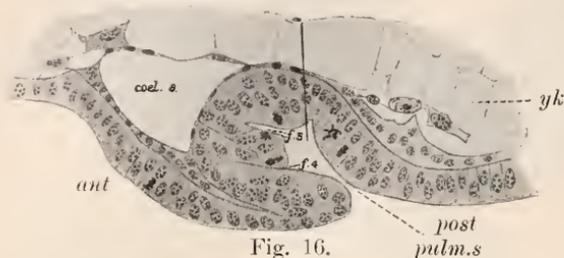


Fig. 16.

Diese eingedrückte Fläche vergrößert den Hohlraum des Lungsackes; die Spalten, welche früher außerhalb des Lungsackes lagen, kommen jetzt in diesen zu liegen. Die Einsenkung der Hinterfläche beginnt zunächst in der Nähe des Lungsackes und infolgedessen schließt der letztere zunächst die dritte

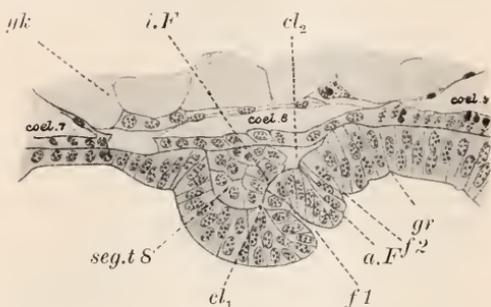


Fig. 17.

Spalte in sich ein, dann die zweite und zuletzt die erste (vgl. Fig. 13, 15 u. 14).

Die Öffnung, welche nunmehr in den gemeinsamen Hohlraum führt, ist das Spiraculum der fertigen Lunge. Das laterale Ende des Spiraculums (infolge der Umrollung schaut es später gegen die dorsale Fläche des Embryo) ist bereits unmittelbar nach dem Erscheinen des Lungsackes scharf umschrieben. Die progressive Entwicklung dieses lateralen Randes des Spiraculums sieht man auf den Fig. 11, 12 u. 16). Der mediane Rand des Spiraculums (welcher, bei späterer Verschiebung des ganzen Organs auf die Dorsalseite des Embryos, gegen die ventrale Fläche gerichtet ist) bekommt scharfe Umrisse erst viel später²⁵)

24) "The whole region between the three oldest furrows begins to sink below the level of the appendicular posterior surface by a forward movement, causing it to be over-topped by the distal edge of the appendage", p. 22.

25) Wie man aus dieser Beschreibung, welche sich möglichst eng an das Original hält, sieht, ist die Bildung des Spiraculums von Purcell nicht sehr klar dargestellt. Wird die Einstülpungsöffnung des Lungsackes ohne weiteres zum Spiraculum? Wenn nicht, worin bestehen die Veränderungen? Wird dabei der

Hand in Hand mit diesen Veränderungen sinkt die Extremität des 2. abdominalen Segmentes immer tiefer und tiefer in den Körper ein, bis schließlich nur eine leichte Wölbung vor dem Spiraculum die frühere Lage der Extremität andeutet. Das Einsinken beginnt bereits auf dem Stadium, wo erst 5—6 Falten ausgebildet sind. Das äußere Epithel der Lungenextremität, welches der vorderen Fläche, den seitlichen und den distalen Kanten derselben entspricht, bildet jetzt das Lungenoperculum, welches die entsprechenden Lungen von außen zudeckt²⁶⁾.

B. Die Bildung der Falten, Unterschied in der Entwicklung der Lungen und Kiemen und die Theorie von Kingsley 1885.

Wir müssen jetzt die Bildung der Falten, aus welchen die Lungenblätter hervorgehen, näher ins Auge fassen. Dieser Vorgang ist sehr wichtig, weil er die spezifische Form und Funktion der Lungen, zugleich aber auch Unterschiede, welche zwischen den

Eingang in den Lungensack enger in der Richtung von vorn nach hinten, wird der Spalt vielleicht kürzer resp. länger in der Richtung der transversalen Achse des Körpers? Die Bildung des Spiraculums sowie die Einsenkung der Extremität ins Körperinnere (s. weiter unten) wären viel leichter zu verstehen, wenn die Extremität im Lauf der Entwicklung aus der vertikalen Lage in die nach hinten geneigte übergehen würde, wodurch sie dem Körper bis zu einem gewissen Grade sich anschmiegte. Doch Purcell sagt von dieser Bewegung der Extremität nichts. Außerdem beschreibt er noch folgendes. Diejenige Partie der Körperwand, welche unmittelbar vor jeder Extremität liegt, wird jetzt ebenfalls in die Bildung der Extremität einbezogen, und so kommen die embryonalen Extremitäten näher zueinander und die queren Furchen, welche sie trennten, werden jetzt tiefer und zwar geschieht das auch mit der, welche hinter der 1. Extremität liegt. Dadurch kommt die ursprüngliche Eingangsöffnung in den Lungensack an den Boden einer solchen Furche zu liegen. Daraus entsteht die Frage, ob nicht auch diese Furche an der definitiven Ausbildung des Spiraculums teilnimmt. Doch aus der weiteren Beschreibung ist eher zu schließen, dass die Querfurche, infolge der Einsenkung der Extremität, wieder verstreicht und das Spiraculum abermals und jetzt definitiv auf die Oberfläche des Körpers zu liegen kommt.

26) Die näheren Ursachen und die morphologischen Veränderungen, welche das Einsinken der Extremität bewirken und vorbereiten, sind aus der Arbeit von Purcell nicht zu ersehen. Es wäre viel leichter den ganzen Vorgang sich vorzustellen, wenn die Extremität aus der vertikalen Lage in die nach hinten geneigte übergehen würde; schon dadurch würde sie mehr in ein Niveau mit der ventralen Körperfläche kommen, um so mehr, da ihre Hinterfläche mit Lungenblättern in die darunter liegende Höhe des Lungensackes sich nachträglich einsenken konnte, wie es sich Kingsley vorstellt (s. weiter unten, auch Fig. 20). Doch sagt Purcell von einer derartigen Bewegung nichts. An einer Stelle betont er sogar, allerdings in bezug auf frühere Stadien, dass die Hauptachse der Extremität immer senkrecht zum Körper bleibt. Andererseits ist nicht zu vergessen, dass während der Entwicklung die Extremität vielfach ihre Lage ändert (Wallstabe, 1908, Purcell, 1909, Kautzsch, 1910, Ivanič, 1912): es kommen hier wie es scheint, selbst Drehungen der Extremität vor (Ivanič, 1912); das alles muss den Vorgang des Einsinkens recht kompliziert machen. Wir werden weiter unten sehen, wie man die Bildung des Spiraculums und das Einsinken der Extremität theoretisch durch Änderung in der Wachstumsrichtung der Beinbasis verständlich machen kann.

Lungen und Merostomenkiemen existieren, bedingt. Diese Falten beweisen nach Kingsley, 1885—1893 und Purcell, 1909, dass die Atmungsorgane der Arachnoideen aus den Merostomenkiemen hervorgegangen sind; aber sie sind nicht ohne weiteres mit den Kiemenblättern von *Limulus* zu identifizieren, wie es, im Gegensatz zu MacLeod, geistreiche und höchst interessante Spekulationen von Kingsley und embryologische Untersuchungen von Purcell beweisen.

Die ontogenetische Entwicklung geht nach Purcell in folgender Weise vor sich. Die hintere Fläche der ersten abdominalen Extremität legt sich in Falten, doch geschieht es nicht in der Weise, dass das Epithel einfach nach außen faltenartig auswächst und dass diese Falten über das allgemeine Niveau hervorragten. Vielmehr, sie bilden sich in der Dicke des Epithels selbst, durch Kleinwerden und durch Umgruppierung der Zellen. Im Epithel (Fig. 13, 17) entstehen Einbuchtungen, sowohl von außen ($f1, f2, f3$) wie von innen (cl_1, cl_2). Trotz dieser Einbuchtungen bewahrt das Epithel die gleiche Dicke und das ist möglich dadurch, dass die Zellen, welche um diese Einbuchtungen sich gruppieren, selbst viel niedriger werden. Dadurch legt sich die Epithelwand, ihre Dicke behaltend, in Falten.

Unter diesen Falten, welche durch die erwähnten Einbuchtungen im Epithel bedingt werden, können wir äußere und innere Falten unterscheiden ($a.F$ und $i.F$, Fig. 13, 17), die miteinander alternieren. Die inneren wölben sich gegen das unterliegende Gewebe der Extremität. Die weitere Entwicklung besteht darin, dass die äußeren Einbuchtungen ($f1, f2, f3$, Fig. 10, 13, 14) immer tiefer werden (respective die inneren Falten $i.F$, Fig. 13, 17 gegen das Innere der Extremität auswachsen); sie werden zu den inneren Luftkammern der Lunge, lk , Fig. 1, s_1 , Fig. 3 (Purcell nennt sie Säckchen „Saccules“). Was zwischen ihnen liegt (und was wir als äußere Falten bezeichnet haben, $a.F$, Fig. 13, 17), das stellt die Septen oder Lungenblätter der fertigen Lunge (bl , Fig. 1) dar. Indem die äußeren Einbuchtungen ($f1, f2, f3$, Fig. 13) mehr und mehr in das Innere der Extremität hineinwachsen, verdrängen sie dabei das Cölom (Fig. 14) und füllen das Innere der Extremität ganz aus (Fig. 3). Im Innern der Luftkammern wird Chitin mit seinen komplizierten stachelartigen Fortsätzen ausgeschieden (Querstrichelung auf der Fig. 3, unten auf dieser Figur mit s_1 bezeichnet; den Hohlraum der inneren Luftkammern sieht man hier undeutlich, weil die Wände zu dieser Zeit miteinander bis zur Berührung zusammenfallen, später weichen sie wieder auseinander; nach Kautzsch ist jedoch dieser Hohlraum während der ganzen Entwicklung deutlich zu sehen).

In dem Maße, wie die inneren Luftkammern in das Innere einwachsen, werden natürlich auch die Septen ($a.F$, Fig. 13, 14, bl , Fig. 1) länger. Sie sind von Anfang an zweischichtig, doch enthalten sie kein Lumen ($a.F$ Fig. 13, 14), weil beide Zellschichten

sich berühren. Indem die Zellschichten (x , Fig. 3) dünner werden, entstehen hier später Blutlakunen (*lac*), welche nur von Zellsäulen mit 2 oder 3 Kernen (y) durchsetzt sind (Fig. 3).

Die Extremität ist zu dieser Zeit ins Körperinnere hineingesunken, und damit ist die Lunge im wesentlichen fertig.

Aus dieser Entwicklung geht klar hervor, worin der Unterschied zwischen den Lungen und den Kiemen von *Limulus* besteht. Wir können uns diesen Unterschied im Anschluss an Kingsley, 1885, folgendermaßen klar machen. Wenn zu Anfang der Faltenbildung die äußeren Falten (*a.F.*, Fig. 13) nach außen wüchsen (in der Richtung des Pfeiles), so würden sie vom Bein abstehende Kiemenblätter hervorbringen, ganz identisch denen von *Limulus*, und wenn das Bein zudem nicht einsänke, so hätten wir ein kiementragendes Bein vor uns wie bei *Limulus*. Wenn aber das Bein mit seinen medianen und lateralen Rändern mit dem Körper verwüchse, so würde aus ihm die Lunge so entstehen, wie es sich MacLeod vorstellte, wobei die Lungenblätter ohne weiteres mit den Kiemenblättern identifiziert werden könnten. Doch haben die äußeren Falten bei dem Spinnenembryo nur eine beschränkte Neigung nach außen zu wachsen und sich über die Fläche der Extremität zu erheben. Diese Tendenz ist immerhin in den ersten Falten nach Purcell bemerkbar und, soweit sie existiert, können wir diese äußeren Falten den Kiemenblättern von *Limulus* ohne weiteres gleich stellen.

Bei den Vorfahren der heutigen Arachnoideen, soweit sie noch wasseratmend waren, wuchsen wahrscheinlich diese Falten nur nach außen, wie beim heutigen *Limulus*. Doch bei den heute lebenden Arachnoideen ist nach Kingsley diese Tendenz zum Auswachsen nach außen unterdrückt worden. Bei ihnen werden dafür die Furchen (*f 1, f 2, f 3*, Fig. 10, 13, 14), welche zwischen den Falten liegen, immer tiefer und tiefer und bilden auf diese Weise die inneren Luftkammern (oder, was dasselbe ist, bei ihnen wachsen nunmehr die inneren Falten. *i.F.*, Fig. 13, ins Innere der Extremität hinein). Aber trotzdem entstehen notwendigerweise auch hier zwischen den in der Tiefe wachsenden inneren Luftkammern lamellenartige Septen oder Lungenblätter (*a.F.*, Fig. 13, 14, *bl.F 1*), die sich eigentlich von den Kiemenblättern nur dadurch unterscheiden, dass sie nicht frei vom Bein abstehen, sondern im Innern des Beines liegen. Histologisch können wir uns die Sache so vorstellen (Purcell, 1909), dass die Zellen der äußeren Falten (*a.F.*, Fig. 13, 14), welche bei *Limulus* Kiemenblätter hervorbringen, bei den Spinnen sich nicht in der Richtung nach außen vermehren, sondern in der Richtung nach dem Beininneren zu, wodurch die Vertiefungen zwischen den Falten entstehen. Aber die Zellen sind doch schließlich hier und dort die gleichen, gehören derselben Hinterfläche der

Extremität an und nur durch die Änderung der Richtung, in welcher sie sich vermehren, bringen sie im Innern des Beines eingeschlossene Lungenblätter anstatt der außenstehenden Kiemenblätter hervor. Deshalb können wir immerhin die Septen der Lungen mit den Kiemenblättern von *Limulus*, trotz ihrer Lage im Innern der Extremität, homologisieren und das dadurch zum Ausdruck bringen, dass wir sie mit der alten Bezeichnung Lungenblätter belegen im Gegensatz zu Purcell, welcher dafür eine neue Bezeichnung: Septen vorschlägt. Wenn auch diese Falten bei den Arachnoideen im Gegensatz zu denen von *Limulus* in das Beininnere hereinwachsen, so sind sie deswegen noch nicht gänzlich andere Bildungen, ebenso, wie das Bein, welches z. B. bei *Limulus*-Embryo anormal in eingestülptem Zustande gewachsen ist (s. weiter unten), trotzdem seiner ganzen Natur nach ein Bein bleibt.

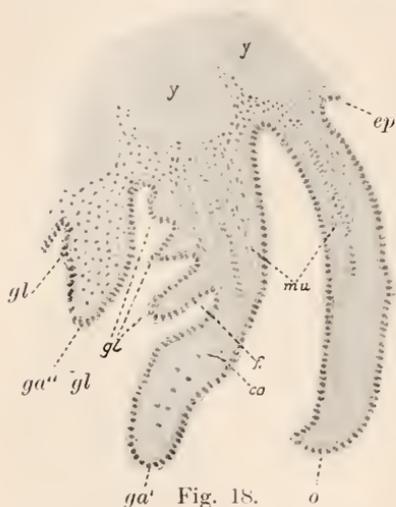


Fig. 18.

Interessanterweise können wir auch bei *Limulus* ähnliche Vertiefungen beobachten. Nach Kingsley, 1885, wird bei ihm die Anlage der Kiemenblätter ebenfalls von der Ausbildung der dazwischen liegenden Vertiefungen begleitet (*f*, Fig. 18), welche unter das Niveau der sonstigen Extremitätenoberfläche zu liegen kommen. Nach Kingsley brauchen wir nur anzunehmen, dass diese Vertiefungen mehr und mehr in die Extremität einsinken, die äußeren Falten (*gl*) dementsprechend kleiner werden, um daraus die Lungenblätter der Spinnen zu bekommen.

Kingsley stellt sich auch eine Zwischenform vor, welche die Kiemen von *Limulus* durchlaufen haben, ehe sie zu den Lungen der Spinnen wurden. Diese Zwischenstadien zeigen die Schemata von Kingsley. In der Fig. 19 A haben wir Verhältnisse, wie sie beim *Limulus* zeitlebens existieren; hier sind nur äußere Falten entwickelt, die sich über das Niveau des Beines fast in ihrer ganzen Ausdehnung erheben. In Fig. 19 B ist eine Übergangsform dargestellt, wo die äußerlich sichtbaren Falten und die dazwischen liegenden Vertiefungen etwa gleich stark entwickelt sind. Die äußeren Falten sind schon kleiner als bei *Limulus*, die Vertiefungen noch nicht so groß wie bei den Spinnen. Nach der histologischen Auffassung von Purcell teilen sich die Zellen in diesem Stadium derart, dass die Falten noch in zwei Richtungen wachsen, nach außen und nach innen. (Diesen phylogenetischen Stadien entspricht

in bezug auf die Faltenbildung etwa das embryonale Stadium vom *Limulus*-Beine, welches in Fig. 18 wiedergegeben ist.) Das Bein ist bereits halb ins Körperinnere versunken. In der Fig. 19 C sind die Verhältnisse bei den Spinnen dargestellt. Die äußeren Falten ragen hier gar nicht mehr über das Niveau des Beines, weil das Zellmaterial, welches für ihr Wachstum dienen könnte, ganz für die Ausbildung der Vertiefungen verbraucht worden ist; das Bein ist vollkommen ins Körperinnere eingesunken.

Vom physiologischen Standpunkte lassen sich die Umwandlungen etwa folgendermaßen erklären. Beim Übergang vom Wasser- zum Landleben sanken die Extremitäten zum Teil in den Körper hinein, weil auf diese Weise die Beine mit ihren zarten Kiemenblättern vor den Gefahren des Landlebens besser geschützt waren. Doch sind natürlich die Kiemenblätter noch besser geschützt, wenn sie nicht frei vom Beine abstehen, sondern im Innern desselben liegen. Und das war eben beim Landleben, bei Atmung in der

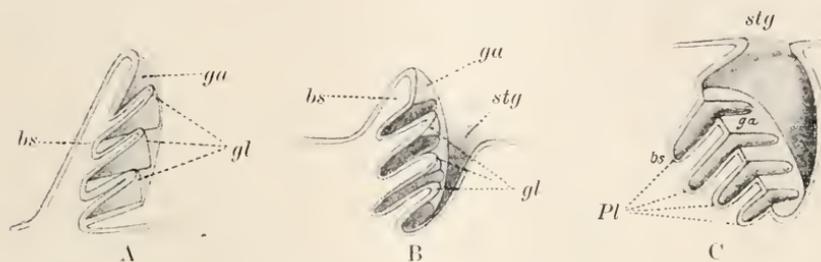


Fig. 19.

atmosphärischen Luft möglich. Die Kiemen müssen nämlich im Wasser frei flottieren, um den nötigen Gasaustausch vermitteln zu können (oder, wenn die Kiemen in einer abgeschlossenen Höhle liegen, so müssen besondere Vorrichtungen getroffen werden, um das Wasser in diesen Höhlen zu erneuern). Bei der Luftatmung ist es anders: die atmosphärische Luft dringt mit Leichtigkeit überall hin, sie kann deshalb leicht auch in die inneren Falten der Extremität gelangen. Aber dadurch, dass jetzt die Atmung durch innere Falten zustande kam, war abgesehen von Schutzvorteilen auch ein anderer großer Vorteil geschaffen. Die luftatmenden Organe liegen jetzt im Innern der Extremität, resp. im Innern des Körpers selbst, und die Luft kommt mit den Geweben nun direkt oder auf kürzestem Wege in Berührung. Gewiss ist dieser Erklärungsversuch von Kingsley höchst einfach, plausibel und geistreich zu nennen.

Purcell fügt noch hinzu, dass die Kiemenblätter bei der Luftatmung schon deshalb nicht ohne weiteres fungieren und auf der Außenfläche der Extremität bleiben könnten, weil sie bei ihrer Zart-

heit wohl im Wasser, nicht aber in der Luft ohne besondere Stützvorrichtungen sich halten könnten. Und die Kiemenblätter müssen ja unter allen Umständen dünne und zarte Lamellen bleiben, wenn der Gasaustausch mit Leichtigkeit stattfinden soll. Dadurch aber, dass die Lungenblätter der Spinnen sich jetzt anders entwickeln als die Kiemenblätter von *Limulus*, sind sie hier ab origine an drei Seiten befestigt und gestützt, während nur der hintere Rand noch frei bleibt.

Die embryologischen Untersuchungen bestätigen, wie wir gesehen haben, die theoretischen Ansichten von Kingsley. Aus dem Vorhergehenden ist zu ersehen, wie kleine Veränderungen an den Kiemen nötig sind, um Verhältnisse zu schaffen, wie sie bei den Arachnoideen existieren: es ist hierzu nur notwendig, dass sich die Zellen, welche die Wände der embryonalen Kiemenblätter bilden, in einer anderen Richtung vermehren.

Es mag dazu bemerkt werden, dass die Art der ersten Faltenbildung an embryonalen Extremitäten bei dem japanischen *Limulus* noch mehr Ähnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen der Arachnoideen hat, wie es Purcell auf Grund der Beschreibung von Kishinouye schließt.

Kingsley, 1885, lenkt noch die Aufmerksamkeit darauf, dass die embryonalen Beine bei *Pholcus* nach Emerton, 1872, breit und lamellenartig sind, also so etwa, wie die Kiemenbeine von *Limulus*. Die abdominalen Beine von *Scorpio* erscheinen nach Brauer, 1895, ebenfalls in der Form von länglichen Wülsten, die in bezug auf die Längsachse des Körpers quer stehen. Demnach, wenn diese embryonalen Anlagen auswachsen, so würden sie eine Extremität hervorbringen, die den Kiemenbeinen von *Limulus* vollkommen ähnlich wäre. (Bei den Embryonen von *Attus floricola* ist das Bein nur am distalen Ende in der Richtung der Querachse des Embryo breiter als von vorn nach hinten.) (Schluss folgt.)

(Die Figurenerklärung folgt am Schlusse des Artikels.)

Über die beschleunigende Einwirkung des Hungerns auf die Metamorphose.

Von Jar. Krízenecký, Prag (Kgl. Weinberge).

(Mit 3 Figuren.)

Die Einwirkung des Hungerns auf die Lebewesen ist verschiedenartig. Abgesehen von den rein physiologischen Einwirkungen auf den Stoffwechsel, welche sich am typischsten bei den Vertebraten durch Abnahme des Glykogengehaltes der Leber und Verminderung der Galenproduktion manifestieren und eingehend studiert wurden (vgl. darüber Luciani, 1906; Hermann, 1910 und Bardier), ist besonders die Einwirkung, welche das Hungern auf das Wachstum und morphogenetische Vorgänge überall ausübt, am besten bekannt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Kassianow Nicolai

Artikel/Article: [Die Frage u^uber den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen \(Limulus-Theorie\). Kritische Zusammenstellung der lteren und neuesten Literatur. 8-46](#)