7. Die Schnecken sind keine typischen, erdgeschichtlich alten Krautfresser; sie eignen sich daher zu kritichen Phytophagiestudien (in unserem Sinne) überhaupt nicht.

Mögen die vorangehenden Ausführungen dazu beitragen, die weit überschätzte Schutzmittelfrage auf ihre wahre Bedeutung zu restringieren und eine neue Basis zu bieten für eine künftige, kritisch-experimentelle Erforschung der Geheimnisse der Phytophagie.

In dieser Erforschung werden die Schlagworte „Kampf ums Dasein" und „Schutzmittel der Pflanze gegen Tierfraß" durch die Begriffe „ständiger Tribut der Pflanzen an die Tierwelt" und „Spezialisation der Tierernährung" zu ersetzen sein.

Noch ein Wort sei mir gestattet.

Vielleicht ist mir im Verfolge der Darlegungen eines oder das andere der Worte schärfer geraten als es meine Absicht war. Für diesen Fall möchte ich die Versicherung aussprechen, dass ich überhaupt nur mit aufrichtigem Bedauern die herostratische Hand an die Arbeit eines der verdienstvollsten Botaniker der Gegenwart legte, dass meine Kritik auf jeden Fall nur dem Grundgedanken dieser Arbeit, nicht aber der mustergültigen wissenschaftlichen Durchführung derselben und noch weniger der Persönlichkeit des des hochgeschätzten gelehrten Autors, eines der Bahnbrecher biologischer Wissenschaft, gelten kann.

Lediglich das Interesse dieser selben biologischen Wissenschaft hat mich bewogen, der weiteren Ausbreitung einer heute noch allgemein geteilten Anschauung, die meiner Überzeugung nach auf erkenntnisverhüllende Abwege führt und führen muss, hemmend gegenüberzutreten.

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

Kritische Zusammenstellung der älteren und neuesten Literatur.

Von Dr. Nicolai Kassianow, Moskau.

(Fortsetzung.)

2. Wie man sich theoretisch das Einsinken des Lungenbeines vorstellen kann.

Bis jetzt haben wir im Anschluss an Kingsley und Purcell die Frage erörtert, wie die Kiemenblätter zu den Lungenblättern der jetzigen Arachnoideen werden konnten. Wie können wir uns aber die Veränderungen klar machen, welche sich infolge dieser Umwandlung der Kiemen an der Extremität selbst vollzogen haben? Aus den embryologischen Untersuchungen von Morin, 1887, 1888, Kishinouye, 1891 und Purcell, 1909, wissen wir, dass sich die

embryonale Extremität in den Körper einsenkt und zugleich mit denjenigen Teilen, welche bei dieser Einsenkung noch auf der Oberfläche des Körpers bleiben, das Operculum der Lunge bildet. Wie ist aber diese Einsenkung der Extremität phylogenetisch vor sich gegangen? Purcell berührt diese Frage nicht.

A. Theorie von Kingsley, 1885.

Kingsley, 1893, erläutert diesen Vorgang durch folgende Schemen, welche er der ontogenetischen Entwickelung entnimmt und welche nach ihm auch die phylogenetische Folge andeuten können (Fig. 20). Die Hauptrolle spielt bei ihm dabei die Einsenkung, welche in der Ontogenese hinter dem Bein auftritt. In dem Maße, wie diese tiefer wird, sinkt das Bein passiv mehr und mehr in den Körper ein, und von nun an entwickeln sich die Lungenblätter auf der Vorderwand des Lungensackes, welche in Wirklichkeit nichts anderes ist als die Hinterfläche der eingesunkenen Extremität.

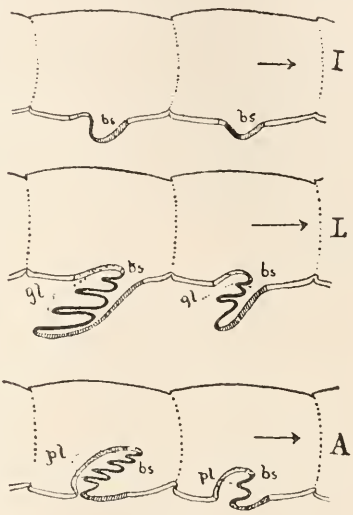


Fig. 20.

In I. haben wir ein Anfangsstadium, welches sowohl bei *Limulus* als bei Arachnoideen in der Ontogenie auftritt. In der rechten Hälfte der Figur ist die Extremität eben hervorgesprosst, in der linken Hälfte ist hinter ihr bereits eine Einsenkung entstanden. Bei *Limulus* (*L*) bleibt diese Einsenkung klein, die Extremität selbst wächst stark und auf ihrer Hinterfläche bilden sich die Kiemenblätter aus. Bei den Arachnoideen (*A*) geht die weitere Entwickelung anders vor sich. Hier wird die Einsenkung viel tiefer, dadurch wird die Extremität passiv in den Körper hineingezogen und steht vom Körper nicht mehr ab; ihre Hinterfläche mit den Kiemenblättern kommt in den Lungensackz u liegen. Man sieht aus diesem Schema, dass die Hinterfläche der Extremität zur Vorderwand des Lungensackes wird. Auf der linken Seite der Figur ist die Entwickelung weiter vorgeschritten, es sind hier zahlreiche Lungenblätter hervorgesprosst, die Vorderfläche der Extremität bildet jetzt die Fortsetzung der Ventralwand des Körpers; der Eingang in den Lungensack ist eingeengt worden; die Extremität fällt nicht mehr in die Augen und man begreift, warum man sie früher übersehen hat und warum man, da die frühesten Entwickelungsstadien nicht bekannt waren, Lungenblätter von der Vorderwand des Lungensackes entstehen ließ, ohne in ihr die Hinterfläche der Extremität zu erkennen.

B. Ergänzungen, welche wir zu dieser Theorie hinfügen können.

Auch nach Purcell's Darstellung des ontogenetischen Vorganges tritt zuerst hinter der Extremität die Einsenkung auf und dann fängt das Bein allmählich an, ins Körperinnere zu versinken. Durch Kingsley's Schemata ist es in der Tat auch klar, dass, so-

bald die Körperwand hinter der Extremität aus irgendwelchen Gründen ins Körperinnere einsinkt, auch die Extremität einsinken muss. Es drängt sich aber dann die Frage auf, was waren denn die Ursachen, die zur Bildung dieser Einsenkung der Körperwand hinter der Extremität führten? Sollten hierdurch die Kiemen beim Übertritt zum Landleben geschützt werden, wie es Kingsley anzunehmen geneigt ist? Eine solche Einsenkung mag in dieser Hinsicht sehr gute Dienste leisten, aber dieser Vorteil konnte keine unmittelbare Ursache sein. Es ist gewiss gut möglich, dass durch Auftreten einer günstigen Variation und durch die natürliche Auswahl eine neue Tierform mit einem solchen Lungensack entstand. Doch diese günstige Variation trat gewiss nicht zufällig oder um eines späteren Vorteils willen auf. Welches war das erste Moment; war von Anfang an eine Tendenz zum Einsinken der Extremität vorhanden oder entstand zuerst aus irgendwelchen Gründen eine Einsenkung hinter der Extremität, wodurch dann die letztere passiv zum Versinken gebracht wurde, oder endlich: sind denn überhaupt der Lungensack und die Extremität voneinander unabhängige Dinge, wie es Kingsley und Purcell darstellen, oder ist der Lungensack vielleicht nur das Resultat des besonderen Wachstums des Beines?

a) Der Lungensack entstand möglicherweise durch besonderes Wachstum des Beines, welches in seinem normalen Längenwachstum verhindert war.

Ich glaube, dass man sich die Sache so vorstellen könnte: Beim Übergang zum Landleben konnten die abdominalen Füße, welche Schwimmfüße waren, keine Rolle mehr als Bewegungsorgane spielen. Sie wuchsen auch jetzt nicht mehr so stark, weil ihrem Auswachsen bei Berührung mit Luft und Boden weniger günstige Verhältnisse geboten wurden als beim Leben im Wasser. Beim Leben auf dem Lande konnten die zarten Schwimmfüße mit ihren Kiemen nicht mehr weich und dünnwandig bleiben, sie mussten fester und gedrungener werden, durch die Chitindecke besser geschützt und gestützt sein, um durch alle diese Veränderungen der austrocknenden Wirkung der atmosphärischen Luft zu widerstehen und den Bewegungen des Tieres sich anzupassen, resp. dieser Bewegung nicht hinderlich zu sein. (Dieses letztere Moment war vermutlich aus statischen und dynamischen Gründen sehr wichtig, wie ich weiter ausführen werde.) Wenn sie aber gedrungener und derber in ihrer Konsistenz wurden, so mussten sie damit auch kleiner werden, denn sie hatten voraussichtlich nicht mehr Zellmaterial für ihren Aufbau zur Verfügung als früher. Die Falten auf der Hinterfläche der Extremität mussten jedoch in demselben Maße wie früher entwickelt sein, wenn die Respiration, welche sie

zu vermitteln haben, nicht in ihrer Intensität herabgesetzt sein sollte. Die ganze Hinterfläche der verkürzten Extremität ging schließlich in die Bildung der Falten auf. Die Extremität konnte jetzt nicht mehr vertikal vom Körper abstehen, sondern musste ihm mit dieser Hinterfläche anliegen. Doch konnte sie bei der verkürzten Extremität auch beim Aufwand des größten Teiles ihres Zellmaterials noch immerhin zu wenig Falten hervorbringen, resp., da das Bein nicht mehr nach außen wachsen konnte, so reichte seine Hinterfläche nicht mehr aus, um allen Falten Platz zu geben. Deshalb mussten die sich intensiv vermehrenden Zellen der Hinterfläche, um das nötige Zellmaterial zur Faltenbildung zu verschaffen, ins Körperinnere wachsen. Eben dadurch bedingten sie die Einsenkung, welche man Lungensack nennt. Bei *Limulus* liegt der Herd der regen Zellbildung, welcher neue und neue Kiemenfalten hervorbringt, an der Basis der Extremität; die jüngsten Falten entstehen am meisten proximalwärts, am nächsten der ventralen Körperwand. Bei den Arachnoideen ging durch die Verkürzung des Beines und seiner Hinterfläche der Zellbildungsherd für die Lungenfalten zum größten Teil auf die ventrale Körperwand über. Da die Zellen sehr zahlreiche Falten hervorbringen und deshalb sich intensiv vermehren mussten, so konnte diese Stelle der ventralen Körperwand nicht mehr eben bleiben und musste sich in Form des Lungensackes einstülpen. Da das Zellmaterial der Vorderwand dieser Einsenkung früher die Hinterfläche des Beines bildete, so ist diese Wand morphologisch bis auf den Grund des Sackes, wo die neuen Falten entstehen, als ein Teil des Beines aufzufassen. Nur die Hinterwand der Einsenkung gehört der eigentlichen Körperwand an, welche also ganz passiv durch die intensive Zellvermehrung der Hinterfläche der Extremität ins Körperinnere einbezogen wurde. Es ist also nicht das Bein durch die Einsenkung in seine vertiefte Lage versetzt worden, sondern umgekehrt, die Extremität bedingt diese Einsenkung und zwar dadurch, dass die Zellen ihrer Hinterfläche jetzt nach dem Körperinnern wachsen.

Durch das verhinderte Längenwachstum des Beines entstand also der Lungensack.

b) Unmittelbare Wirkung der atmosphärischen Luft als Ursache des Entstehens der Luftkammern und zu gleicher Zeit als Ursache des Einsinkens des Beines.

Man kann jedoch diese Änderung in der Richtung der Zellvermehrung vielleicht in einen noch mehr unmittelbaren Zusammenhang mit der Wirkung der atmosphärischen Luft bringen.

Nach der Theorie von Kingsley entstehen die inneren Luftkammern der Arachnoideen dadurch, dass die Vertiefungen zwischen den Merostomenkiemenfalten tiefer wurden und die Kiemenfalten selbst als außenstehende Bildungen der Verkümmerung anheimfielen. Purcell führt das, wie wir gesehen haben, darauf zurück, dass die Zellen, welche diese Kiemenfalten bilden, nicht in der Richtung nach außen, sondern in der Richtung nach innen sich vermehren. Wir können aber diese Änderung in der Teilungsrichtung der Zellen in den Kiemenfalten auf die unmittelbare Wirkung der atmosphärischen Luft zurückführen. Dieser Wechsel konnte vielleicht sogar plötzlich aufgetreten sein als eine Mutation bei der ersten Generation, welche sich aus den Eiern entwickelte, die im Gegensatz zu den früheren Gewohnheiten der Merostomen zum ersten Male auf dem Lande abgelegt und dadurch außerhalb des Wassers ihre volle Entwickelung durchzumachen gezwungen waren. Vielleicht schon bei dieser ersten Generation waren die Zellen der Kiemenfalten durch die Veränderung des Mediums gezwungen, sich in der Richtung zu teilen, welche ihnen erlaubte, sich der schädlichen Wirkung der Luft zu entziehen. Diese Wirkung mag die Zellteilung nach außen hin durch zu starke Verdunstung des Wassers, durch die aus der Luftbewegung sich ergebende Reize und dergleichen mehr in ungünstiger Weise beeinflusst haben. Umgekehrt wurde die Zellteilung in der Richtung des Beininneren begünstigt, in der Richtung, wo vielleicht die Wasserverdunstung weniger stark war, wo die Zellen mehr vom Blut umspült und benetzt waren. Vielleicht werden die Kiemenblätter in ihrem Wachstum nach außen in normalen Verhältnissen auch durch die osmotischen Wirkungen des Wassers, resp. durch Oberflächenspannungsverhältnisse oder auch durch andere Reizwirkungen des Wassers angeregt. Beim Verlassen des Wassers hat sich dies alles verändert, so dass der Wechsel in der Teilungsrichtung der Zellen nicht wunderbar erscheinen kann[27]).

Nun aber konnten dieselbe Änderung unter der Wirkung der Landluft auch Zellen erfahren, welche die Hinterfläche des Beines an der Basis desselben bilden, wo die Zellbildung ebenfalls sehr energisch vor sich geht, da hier das Zellmaterial für die künftige Faltenbildung angehäuft wird. Auch hier konnten die Zellen, da sie eigentlich für Lungenblätter bestimmt sind und deshalb auch ganz ähnliche Eigenschaften be-

27) Vielleicht wäre es möglich, auf experimentellem Wege eine Stütze für eine solche theoretische Annahme zu bekommen: man könnte möglicherweise durch Wirkung der Trockenheit und des Sauerstoffes irgendwelche zarte tierische Organe und Gewebe, welche sich sonst nach außen entwickeln, dazu bringen, dass sie unter diesen Umständen nunmehr nach innen eingestülpt wachsen, z. B. Kiemen der Amphibien, Beine der Arthropoden und anderer Tiere.

sitzen, durch die Wirkung der atmosphärischen Luft so angeregt und sozusagen ausgepeitscht worden sein, dass ihre Teilungen eine andere Richtung eingeschlagen haben; sie vermehrten sich in diesem Falle, da sie sich ganz unten an der Basis des Beines befinden, direkt ins Körperinnere, und so kam der Lungensack zustande; durch diese Vertiefung wurde schließlich auch der vorher nach außen gewachsene Teil des embryonalen Beines zum Einsinken gebracht. Der Lungensack wächst ins Körperinnere und die inneren Luftkammern ins Innere des Beines, resp. zum Teil ebenfalls mehr direkt ins Körperinnere. Die Luftkammern und der Lungensack entstehen also eigentlich auf dieselbe Weise, durch Einstülpung der Ektodermfläche. Auf diese Art können wir, die Gedanken von Kingsley und Purcell weiter ausführend, die Bildung der inneren Luftkammern und die Bildung des Lungensackes auf einen und denselben Prozess, auf eine und dieselbe Ursache zurückführen. Und zugleich erscheint uns der Lungensack nicht als etwas Selbständiges, sondern als lediglich durch besonderes Wachstum des Beines bedingt[28]).

c) Warum das Lungenbein zunächst nach außen wächst.

Warum wächst aber das Bein nicht von Anfang nach innen, sondern zunächst nach außen? Es ist schwer, eine absolut sichere Antwort darauf zu geben, da offenbar dabei viele Ursachen mitspielen, jedoch kann man zur Erläuterung leicht parallele Erscheinungen anführen; sie gehören meist zu den Tatsachen, auf welche sich das biogenetische Grundgesetz stützt. Eine der besten Beispiele in dieser Beziehung innerhalb der Arachnoideenklasse ist wohl die von Schimkewitsch 1911 gemachte Entdeckung, dass die tetrapneumonen Spinnen auf früheren Entwickelungsstadien präorale Extremitäten mit Scheren, also Cheliceren besitzen, die den meisten Arachnoideen und Merostomen zukommen. Warum treten sie hier in der Ontogenie auf, um später zu verschwinden? Vielleicht stehen sie in Korrelation mit anderen Organen und durch die Entwickelung der letzteren wird von selbst das nutzlose Auftreten dieses atavistischen Merkmals passiv mitbedingt. Vielleicht treten während der Entwickelung auch jetzt noch auf früheren Stadien solche Faktoren auf, die früher während der ganzen Entwickelung gewirkt haben und für das Erscheinen der typischen Cheliceren ausschlaggebend waren. Jetzt aber kommen im weiteren Entwickelungsverlauf neue Momente hinzu, die das Wiederverschwinden der Scheren bedingen und die Entwickelung der Cheliceren jedesmal in der Ontogonie in andere Bahnen lenken.

28) Dass die atmosphärische Luft das Wachstum des Beines auch auf indirektem Wege beeinflussen konnte, das zeigen uns die Experimente von Hyde (s. weiter unten.

Ähnlich mag es sich auch mit dem Kiemenbein der Arachnoideen verhalten. Eine Änderung in der Wachstumsrichtung ist überhaupt eine weitverbreitete Erscheinung. (Invagination der Gastrula, Taenia-Scolex, embryonale Vorgänge bei der Bildung des Amnion [Einsenkung des Embryo] und bei der Bildung verschiedener Hüllmembranen bei den verschiedenen Evertebraten, Bildung des Vorderdarmes etc.)

Aus dem Gesagten ist es klar, warum das Bein nicht in seiner Totalität, sondern nur einseitig ins Körperinnere wuchs. Die Zellen, welche die Kiemenblätter bei *Limulus* und Lungenblätter der Arachnoideen hervorbringen und welche, wie wir angenommen haben, bei den Arachnoideenvorfahren besonders empfindlich für die Wirkung der atmosphärischen Luft gewesen sein müssen, befinden sich bei diesen Gruppen nur auf der Hinterfläche der Beinbasis, die jüngsten von ihnen am meisten proximalwärts. Deshalb ist es kein Wunder, dass nur diese Stelle des Beines der Arachnoideenvorfahren nach innen zu wachsen begonnen hat, sobald die Kiemenfalten die neue Wachstumsrichtung eingeschlagen haben. Die Zellen der Vorder- und Seitenflächen des Beines und die Zellen seines distalen Endes dagegen produzieren keine Kiemenfalten, sie sind vielleicht von Anfang an zur Bildung des Beines und nur des Beines bestimmt; sie haben also eine andere Beschaffenheit und sie reagieren auf veränderte Verhältnisse anders, ändern auch ihre Wachstumsrichtung nicht, im Gegensatz zu der Hinterfläche der Beinbasis. Doch auch hier wird durch ungünstige Verhältnisse die Teilungsfähigkeit der Zellen geschwächt und schließlich zum Stillstand gebracht. Damit wäre zugleich auch die Antwort gegeben auf die oben aufgestellte Frage, warum das Bein zunächst nach außen wächst.

d) Frühzeitige Anlage des Lungensackes.

Es ist auch verständlich, warum der Lungensack in der Ontogenie so frühzeitig angelegt wird.

Naturgemäß muss während der embryonalen Entwickelung zuerst die Hinterfläche des Beines gebildet werden und eine gewisse Ausdehnung gewinnen, bevor die Falten angelegt werden; zuerst muss ja genügendes Zellmaterial für die Faltenbildung angesammelt sein. Da demnach die Hinterfläche des Beines aus Zellen besteht, welche für die Falten bestimmt sind und welchen also die Tendenz eigen ist in der Richtung nach dem Körperinnern zu wachsen, so ist es verständlich, warum die Hinterfläche der Beinbasis von vornherein ins Körperinnere in Form des Lungensackes zu wachsen beginnt, noch ehe die Lungenfalten angelegt werden. Erst wenn durch die Bildung des Lungensackes die Hinterfläche des Beines genügende Ausdehnung erreicht hat, können die äußeren und inneren

Faktoren dieselbe zur weiteren Faltungsbildung und dadurch zur Bildung der inneren Luftkammern veranlassen.

Und eben dieses frühzeitige Anlegen des Lungensackes hat vielfach dazu geführt, dass man ihm besondere Bedeutung, eine gewisse Selbständigkeit zuschrieb. Da das Bein in einer Richtung wächst (nach außen) und der Lungensack in der entgegengesetzten, so wird auch noch mehr der Eindruck hervorgebracht, dass beide selbständige Bildungen seien. Doch diese Selbständigkeit erweist sich eben als scheinbar, wenn wir annehmen, dass das Bein zu verschiedenen Zeiten seiner Entwickelung und in seinen verschiedenen Teilen (z. B. Vorder- und Hinterfläche) unter dem Einfluss der äußeren Verhältnisse in entgegengesetzten Richtungen wachsen kann, ebenso wie z. B. die Gastrula bei der Invagination.

e) Schemata, welche das oben Ausgeführte illustrieren.

Wir können die Einheitlichkeit in der Bildung der inneren Luftkammern und des Lungensackes durch folgende Schemata illustrieren.

In A_1 (Fig. 21) haben wir ein eben hervorsprossendes Bein eines Arachnoideenembryo. Die Zellen, welche die Wand dieser Beinanlage bilden, teilen sich im allgemeinen so, dass das Bein zunächst nach außen sich verlängert, wie der Pfeil auf der einen Seite und der untere Pfeil auf der rechten Seite der Fig. A_1 andeuten. Schon bald aber fangen die Zellen auf einer bestimmten Stelle der Beinhinterfläche, nämlich unmittelbar an der Beinbasis, an, sich nach dem Körperinnern zu vermehren, wie es der obere Pfeil der rechten Seite angibt. (Das geschieht vielleicht durch die Behinderung des Beines in seinem Längenwachstum, vielleicht infolge der unmittelbaren Wirkung der atmosphärischen Luft.) So entsteht die erste Anlage des Lungensackes.

Auf den nächsten Stadien (A_2 und folgende) beginnen sich die übrigen Zellen der Hinterfläche des Beines in ähnlicher Weise, in diesem Falle mehr nach dem Beininneren, zu vermehren, wie es die drei Pfeile andeuten, wodurch die inneren Luftkammern und die die letzteren trennenden Septen entstehen. Das Längenwachstum des Beines kommt bald zum Stillstand, wie es der Strich, mit kleinen Querstrichen an seinen Enden auf der Fig. A_2 und folgenden andeuten mag. Dagegen fährt die Hinterfläche der Beinbasis auch auf den folgenden Stadien (A_3, A_4, A_5) fort zu wachsen, und zwar immer ins Körperinnere hinein, wie es die Pfeile anzeigen. Es entstehen hierdurch neue Lungenblätter und zugleich wird der Lungensack tiefer; die Vorderfläche des Beines sinkt infolgedessen mehr und mehr zum Niveau der ventralen Körperwand, um hier

schließlich (A_5) als Operculum (*Op*), welches den Eingang (*sp*) in die Lungenhöhle zudeckt, zu verbleiben.

Bei *Limulus* (L_1 und L_2) dagegen vermehren sich die Zellen in allen Teilen des embryonalen Beines ausschließlich in der Richtung nach außen, wie es die Pfeile andeuten, wodurch das Bein immer länger wird und wodurch die von ihm abstehenden Kiemenblätter gebildet werden.

Und wenn der Übergang der Kieme in die Lunge langsam vor sich gegangen ist, wie es Kingsley annahm, und nicht plötzlich durch Mutation, so können wir zur Illustration dieser Übergangsstadien die entsprechenden Schemen von Kingsley folgendermaßen modifizieren (Fig. 22).

In *L* haben wir ein *Limulus*-Bein mit seinen Kiemenblättern. Die Pfeile deuten an, in welcher Richtung das Bein und die Kiemenblätter wachsen. (Die Querstriche in den Kiemenblättern sollen die Zellsäulen derselben darstellen.) In *Zw* ist ein Übergangsstadium dargestellt. Hier wächst die Hinterfläche an der Basis des Beines nach innen und bildet so zunächst einen rudimentären Lungensack. Die Falten wachsen hier nicht nur nach außen, sondern auch ins Beininnere (weil die Zellen in beiden Richtungen sich teilen), wodurch zwischen ihnen Vertiefungen entstehen, — die inneren Luftkammern (wie es andeutungsweise auch beim heutigen *Limulus* beobachtet wird, s. Fig. 18). Diejenigen Teile der Falten, welche im Innern des Beines liegen, ebenso die entsprechenden Zellsäulen werden durch punktierte Linien bezeichnet. Die nach außen ausgebildeten Teile der Kiemenfalten sind bereits kleiner geworden, entsprechend dem Verbrauch des Zellmaterials für die Ausbildung der Vertiefungen.

In *A* haben wir das Lungenbein der Arachnoideen. Hier ist das Bein durch einseitiges Wachstum seiner Basis in der Richtung nach dem Körperinneren (s. den Pfeil) zum Einsinken gebracht. Seine äußere Partie, welche früh zu wachsen aufhört (wie es der Strich mit den Querstrichen an den Enden andeutet), wird zum Operculum (*op*), welches den Eingang in den Lungensack (*sp*) zudeckt. Hier wachsen die Falten nur nach innen, weshalb sie alle mit allen ihren Zellsäulen mit punktierten Linien gezeichnet sind. Nur diejenigen Teile der Lungenblätter, welche die vordere Wand des Lungensackes bilden, entsprechen der äußeren Fläche der Kiemenblätter von *Limulus*, weshalb sie auch mit einer kontinuierlichen Linie dargestellt sind.

Der tierische Körper wird oft in zu schematischer Weise in seine einzelne Organe zerlegt, und zwar aus den Bedürfnissen des menschlichen Verstandes, alles in Schemen zu kleiden, um die Dinge besser übersehen zu können. Wenn auch diese Schematisation an und für sich sehr begreiflich ist, so darf man andererseits niemals vergessen, dass diese Schemen doch keine Realitäten sind. So wird auch bei der Beschreibung der Lungenentwickelung, um die Dinge deutlicher darzustellen,

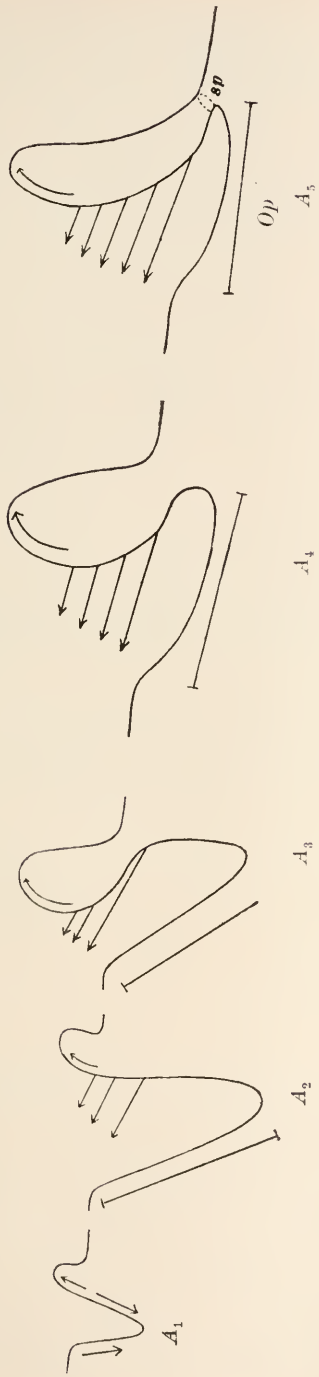


Fig. 21.

Fig. 22.

einfach gesagt, dass die Extremität von der ventralen Fläche hervorsprosst; dann entsteht hinter derselben ein Lungensack und die Extremität sinkt ein. Dadurch wird der Eindruck hervorgerufen, dass das Bein und der Lungensack zwei voneinander selbständige Organe sind, und diese Vorstellung wird in dieser Weise von unserem Verstand weiter behalten, wiederum aus dem oben erwähnten Bedürfnis nach der Schematisierung. In Wirklichkeit aber sind es wahrscheinlich keine gesonderten Organe und es ist zwischen ihnen keine Grenze zu ziehen, was wir oben schon auseinandergesetzt haben. Wir können uns auch eines bildlichen Vergleiches bedienen. Man betrachtet z. B. eine bewegte Meeresoberfläche und fasst eine Welle ins Auge, welche schließlich verschwindet; es entsteht dann, wie man zu sagen pflegt, eine „andere" Welle u. s. f. Ist es aber wirklich eine andere oder ist an ihrer Bildung zum großen Teil auch die früher entstandene Welle beteiligt? Es ist gewiss das letztere mehr wahrscheinlich, aber aus Bedürfnissen der Schematisation müssen wir sie eben als eine andere bezeichnen. So geht es aber meiner Ansicht nach mit allen Organen der Tiere mit der ganzen tierischen Morphologie, überall sehen wir „andere Wellen", d. h. andere Organe, überall ziehen wir zwischen ihnen möglichst scharfe Grenzen, immer aus diesem oft unheilbringenden Bedürfnis nach der Schematisation. Der tierische Organismus wird so aus einzelnen Organen zusammengesetzt betrachtet, wie etwa ein amerikanischer Bureauschreibtisch oder ein amerikanischer Bücherschrank aus einzelnen Kasten zusammengesetzt ist. Diese schematische Zerlegung führt man weiter, man zerlegt Organe auf einzelne Zellen immer in künstlicher Weise, wie es schon vor Jahren Whitman, Sachs u. a. auseinandergesetzt haben, und schließlich werden auch die Zellen, sogar unsichtbare Bestandteile der Zellen von Weismann ebenfalls in einzelne Kasten (Anlagen, Determinanten) zerlegt und damit wird der Kulminationspunkt dieser Bestrebung nach der Schematisation, der Endpunkt in dem Aufbau eines Kastensystems erreicht.

f) Mitosen auf der Beinhinterfläche als Beweis.

Wenn der Lungensack in der Tat passiv entsteht und durch das Wachstum der Beinhinterfläche gebildet wird, so müssen wir erwarten, dass das Zentrum der Zellbildung, durch welche der Lungensack entsteht, eben auf dieser Beinhinterfläche liegt und nicht auf der ventralen Wand des Körpers. Dass es in der Tat so sein dürfte, darauf weist eine Figur von Kautzsch, 1910 (s. Fig. 23 dieser Schrift) hin (welche aber von Kautzsch selbst anders gedeutet wird). Hier findet man auf der Beinhinterfläche des 9. Segmentes (wo die Trachee entsteht) zahlreiche Mitosen, keine solchen aber auf der ventralen Körperwand. Nach Purcell's Untersuchungen hat jedoch auch dieses Segment eine Vertiefung hinter dem Bein, welche dem Lungensack vollkommen homolog ist (vgl. *tr.prol* und *pulm.prol* auf der Fig. 29). Aus dieser Vertiefung entsteht der

Fig. 23.

laterale Stamm der Trachee, welcher demnach durch Umwandlung der Lungen entstanden sein muss. Hier, in diesem Trachealsack (wie ihn Purcell im Gegensatz zu dem Lungensack nennt) werden keine Falten hervorgebracht, und deshalb ist es hier besonders deutlich, dass diese intensive Zellbildung auf der Beinhinterfläche Beziehungen ausschließlich zur Bildung des Tracheensackes haben dürfte. Auch im Lungensegment werden wohl die Mitosen auf der Beinhinterfläche Beziehungen zu der Bildung des Lungensackes haben, doch dies wird hier verdeckt dadurch, dass sie gleichzeitig auch Lungenfalten zu bilden berufen sind. Diese Erklärung der zahlreichen Mitosen scheint mir wahrscheinlicher zu sein als die Vermutung von Kautzsch, wonach diese intensive Zellbildung die Rudimente der Falten andeuten könnte. (Allerdings wird auch von Kautzsch eine solche Vermutung im Anschluss an Simmons, 1894, mit großem Vorbehalt ausgesproehen.)

g) Das Schicksal des Abdominalanhanges im 9. (Tracheen-)Segment.

Purcell, 1909 und Kautzsch, 1910, äußern sich über das Schicksal der Extremität des trachealen Segmentes so, als ob diese einfach verschwände, ohne der Frage näher nachzugehen, wie und wohin sie verschwinden könnte. Ich glaube, dass wir auf Grund der regen Zellbildung, welche der Figur von Kautzsch zufolge (Fig. 23) auf der Hinterfläche dieser Extremität stattfindet, nicht einfach vom Vereshwinden der Extremität sprechen können. Dies wäre nur dann möglich, wenn die Extremität schrumpfte und wegfiele oder resorbiert wäre. Alle diese Möglichkeiten für ein so junges und lebensfähiges Gewebe, wie das der embryonalen Extremität, können nicht angenommen werden.

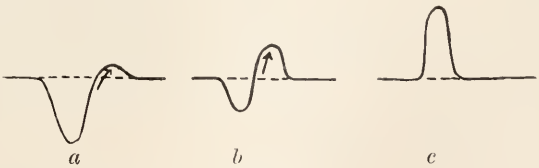


Fig. 24.

Wir müssen eher annehmen, dass durch die energische Zellteilung auf der Hinterfläche der Extremität, und zwar durch die Teilung gegen das Körperinnere hin, der Trachealsack entsteht, ebenso wie im vorhergehenden Segment der Lungensack. Bei diesem Wachstum ins Körperinnere, welches durch die Änderung in der Richtung der Zellteilung bedingt wird, stülpt sich die Extremität gewissermaßen langsam um und zwar beginnt sie sich umzustülpen an der Hinterseite ihrer Basis (Fig. 24). Schließlich geht die Extremität auf diese Weise vollständig in die Bildung des Trachealsackes auf, so dass sie im Gegensatz zum Lungenbein nicht einmal als Operculum auf der Oberfläche des Körpers zu sehen ist.

Allerdings, die Beschreibungen und Abbildungen von Kautzsch (s. Zitat weiter unten, auch Fig. 27) lassen noch die Vermutung zu, dass die Extremität als solche deshalb von der Körperoberfläche verschwindet, weil sie beim weiteren Wachstum des Embryo und seiner Segmente diesem Wachstum nicht nachkommt und deshalb abflachen und verstreichen muss. Sie ändert beständig ihre Lage und schon

während dieser Wanderung hat sie Gelegenheit genug, gedehnt zu werden und auf diese Weise abzuflachen und zu verstreichen.

Immerhin aber, die intensive Zellvermehrung auf der Hinterfläche einer solchen embryonalen Extremität (Fig. 23), welche trotz dieser Zellvermehrung nicht in die Länge wächst, macht mir ihre Beteiligung an der Bildung des Trachealsackes recht wahrscheinlich. Dies wird um so wahrscheinlicher, da an dem Verschwinden der homologen Lungenextremität gewiss nicht das Verstreichen der Extremität die Hauptrolle spielt, sondern ihr Einsinken ins Körperinnere, weil sie sich ja mit ihren Lungenblättern im Körperinnern als Lunge weiter erhält.

h) Ob die Abnormitäten die Kiementheorie stützen.

Nach Patten, 1896, kommen unter den *Limulus*-Embryonen sehr oft Abnormitäten vor, bei welchen die Thorakalbeine im eingestülpten Zustande wachsen. (Leider kann er aber nicht sagen, ob die betreffenden Beine in diesem Zustande von Anfang an so angelegt oder erst später eingestülpt werden, p. 28). Es kann aber sein, dass hier Abnormitäten vorkommen, bei denen auch die Beine des Abdomens eingestülpt sind, die nur zufällig nicht in die Hände von Patten kamen, wie er selbst es anzunehmen scheint. Nach ihm bilden solche Abnormitäten einen indirekten Beweis der Ansicht, dass die Lungen der Arachnoideen die eingestülpten kiementragenden Beine von *Limulus* seien, die sich für die Luftatmung umgeformt haben in der Weise, wie es von Lankester (und nach Patten auch von Kingsley) angenommen wurde. In der anderen Arbeit (Patten und Redenbaugh, 1900, I. Teil) heisst es: "we showed that there was a certain number of embryos in which one or more pairs of appendages were invaginated instead of evaginated. Transverse slits were thus formed along the sides of the head, resembling vertebrate gill slits and recalling to mind the lung books of Scorpions and Spiders (allerdings „in *Limulus* the appendages most frequently invaginated, the thoracic ones, are nat provided with gills").''

Diese Variationen scheinen auf den ersten Blick in der Tat die Theorie von Lankester zu stützen, welcher angenommen hat, dass sich das kiementragende Bein des Arachnoideenvorfahren vollständig und zwar vom distalen Ende aus einstülpt, so wie alle Kiemenblätter desselben ihrerseits umgekrempelt wurden. Doch Erwägungen von Laurie, 1892, Kishinouye, 1892 und Schimkewitsch, 1906, zeigen, dass die Lage der Lungenblätter auf der vorderen Wand des Lungensackes zu dieser Annahme im Widerspruch steht (s. oben, p. 27). Außerdem zeigten Morin, 1887, 1888, Kishinouye, 1891 und Purcell, 1909, dass das Bein nicht vollständig von der Körperoberfläche verschwindet, sondern noch als Operculum auf derselben bleibt.

Aber immerhin zeigen uns diese Variationen, wenn das ganze Bein so leicht in eingestülptem Zustande wachsen kann, dass ebenso

leicht auch die Basis des Beines auf ihrer Hinterfläche, d. h. einseitig, in diesem eingestülpten Zustand wachsen könnte. Und zwar geht diese Einstülpung in der Embryogenese langsam vor sich, durch Änderung der Teilungsrichtung der Zellen, wie wir es angenommen haben. Auf diese Weise wird das Bein eingestülpt, aber nur zum Teil, so dass es mit seinen übrigen Teilen noch auf der Körperoberfläche bleibt und hinter sich einen Lungensack bildet. Es ist im Grunde genommen eine Modifikation der zweiten Lankester'schen Theorie (soweit es das Bein selbst und nicht die Lungenblätter betrifft), durch welche aber ganz andere Resultate zustande kommen als bei seiner Annahme. Die Änderung in der Zellteilungsrichtung hat bei unserer Auffassung nur einen bestimmten Teil des Beines betroffen.

i) Umrollungsprozess als mögliche Ursache des Einsinkens der Beine.

Wenn man die Abbildungen der verschiedenen embryologischen Arbeiten betrachtet, wo die Spinnen, Pedipalpen u. s. w. auf dem Stadium der sogen. Umrollung sich befinden (Fig. 25, 26 dieser Schrift), kommt man unwillkürlich auf den Gedanken, dass gerade dieser Prozess das Einsinken der Extremität wenigstens zum Teil bedingt oder wenigstens begünstigt haben mag. Der Embryo ist auf einem gewissen Stadium auf der ventralen Fläche geknickt, Abdomen und Cephalothorax liegen nicht hintereinander, sondern parallel zueinander. Man hat dieses Stadium mit einem halb zugeklappten Taschenmesser verglichen. Bei solcher Lage würden die Abdominalbeine, wenn sie die Tendenz hätten, nach außen zu wachsen, an den Cephalothorax anstoßen und sich nicht weiter entwickeln können. Gerade deshalb mögen sie auf vielen abdominalen Segmenten zum Schwund gekommen sein, insoweit sie ohne Schaden für den Organismus verloren gehen konnten. Die Beine der Lungensegmente, welche die Kiemen tragen, durften aber nicht in Verlust geraten, weil sie die Respiration vermitteln. Da diese Extremitäten in ihrem Wachstum nach außen verhindert waren, fingen sie an, mehr gegen das Körperinnere zu wachsen, um auf diese Weise ihrer Hinterfläche genügende Ausdehnung zu verschaffen und die nötige Menge der respiratorischen Falten hervorzubringen.

Außer den Lungenbeinen sind noch die Spinnwarzen zurückgeblieben; das konnte ungehindert geschehen, weil sie äußerst klein sind und außerdem, weil sie bei den meisten Spinnen während der Entwickelung ganz nach hinten wandern.

Aus der Beschreibung von Kautzsch, 1910 (p. 568, 569) scheint hervorzugehen, dass die Beine dann einzusinken beginnen, wenn die Umrollung anfängt; also es scheint, dass beide Prozesse in zeitlichem Zusammenhange stehen.

Diese Umrollung, welche das Abdomen ganz an den Cephalothorax andrückt, sieht man auf den Abbildungen des Lehrbuches von Korschelt und Heider, 1892 (p. 566, 582, 585, 586, 590 und 609), auf den Abbildungen von Kautzsch, 1910 (Textfigur p. 551), von Laurie, 1894, Fig. 20, 21, von Schimkewitsch, 1906, Fig. 6—9, Taf. 1, von Gaugh, 1902, Fig. 1, 1 a, Fig. 6 u. 8).

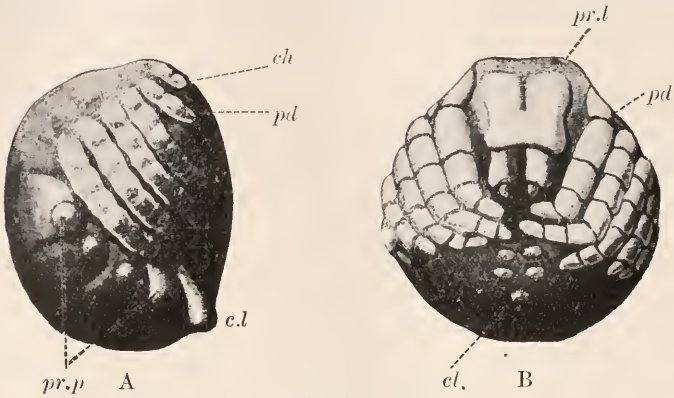


Fig. 25.

Man könnte vielleicht fragen, warum denn die Extremitäten des Cephalothorax nicht aus derselben Ursache verschwinden. Das ist aber sehr leicht damit zu erklären, dass die Beine des Cephalothorax viel höher, mehr dorsalwärts, an den Körperseiten befestigt sind und das Abdomen einfach umgreifen können.

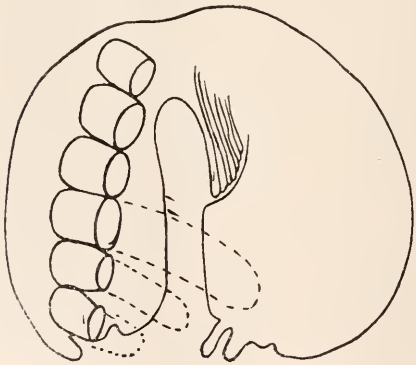


Fig. 26.

Die Umrollung ist doch zweifellos eine sekundäre Erscheinung in der Entwickelung der Arachnoideen. Früher waren die Embryonen vermutlich so lang wie das Ei; die Nachkommenschaft der wasserbewohnenden Arachnoideenahnen verließ möglicherweise das Ei auf ziemlich frühen Entwickelungsstadien. Als diese Vorfahren zu Landtieren wurden, sind, so können wir annehmen, ihre Eier, welche auf dem Lande abgesetzt wurden, viel kleiner geworden. Umgekehrt, die Embryonen selbst mussten die Eier auf viel entwickelterem Stadium verlassen und einen möglichst großen Teil ihrer Entwickelung geschützt im Ei durchlaufen. Durch diese beiden Veränderungen — durch Größenzunahme des Embryo und Größenabnahme der Eier — war die Notwendigkeit der Knickung des Embryo geschaffen (oder allein durch die Größenzunahme

des Embryo). Andererseits wachsen die embryonalen Beine der spinnenartigen Tiere zunächst nach außen und waren bei den Vorfahren aller Wahrscheinlichkeit nach gut entwickelt und funktionsfähig und kamen in der Phylogenese erst später zum Einsinken. Wie wäre es nun, wenn wir diese beiden in der Entwickelung der Arachnoideen neu auftretenden Prozesse in einen zeitlichen und ursächlichen Zusammenhang bringen würden und zwar so, dass der zweite Prozess vom ersten abhängig gedacht wäre?

Wir müssen uns jetzt fragen, ob so stark ausgeprägte Umrollung und Einknickung auch bei den primitivsten der heute lebenden Arachnoideen vorkommt. Bei den Pedipalpi, die ja sehr viele primitive Merkmale bewahrt haben (Börner, 1904), ist die Einknickung sehr stark ausgeprägt (Laurie, 1894, Fig. 20, 21; Schimkewitsch, 1906, Fig. 8, 9, T. 1, Gough, 1902, Fig. 1, 1a, 6, 8). Doch ist dieselbe nicht so deutlich bei den Skorpionen. Nach den Abbildungen von Pereyaslawzewa, 1907 und Metschnikoff, 1870, 1871) zu urteilen (bei anderen Autoren sind keine diesbezüglichen Abbildungen und Beschreibungen zu finden), sind an dem Skorpionenembryo zwei Stellen vorhanden, an welchen er eingeknickt ist, einmal in der Region des 7., 8. und 9. Körpersegmentes, und zweitens ist das Postabdomen auf die Ventralfläche des Präabdomens zurückgeklappt. Die ventrale Fläche der Lungensegmente ist hier also an den Cephalothorax nicht angedrückt. Immerhin ist aber auch hier die Ventralfläche der Segmente durch Krümmung des Embryo viel kürzer geworden; außerdem mag die Krümmungsart der heutigen Skorpionen sekundär abgeändert sein, trotz des Umstandes, dass die Skorpionen in sonstiger Hinsicht so primitiv sind. Dies können wir schon aus dem Umstande folgern, dass bei den ausgestorbenen Skorpionen das Postabdomen viel breiter gewesen sein muss als bei den heutigen, wie es die silurische Art *Palaeophonus* zeigt. Das dünne und scharf abgesetzte Postabdomen ist wohl sekundär entstanden (Pocock, Schimkewitsch), vielleicht zur bequemeren Handhabung des Giftstachels (Pocock). Bei den Eurypteriden, die den Skorpionen so ähnlich sind und auch sehr nahe verwandt sein müssen, gehen Prä- und Postabdomen ineinander unmerklich über. Endlich spricht auch Embryologie der Pedipalpi dafür, dass die Reduktion des Postabdomens eine sekundäre Erscheinung ist (Schimkewitsch, 1903). Wenn aber dem so ist, so konnte die ursprünglich entstandene Krümmung auf ganz andere Segmente verteilt gewesen sein, und zwar so, dass die Lungenbeine in der Tat in ihrem Wachstum nach außen beeinträchtigt wurden.

Nach der Fig. 19 von Metschnikoff (1870, 1871) zu urteilen, ist die Ventralfläche einiger Lungensegmente von den Thorakalbeinen bedeckt, welche an diese Segmente einfach angepresst zu

sein scheinen, die Ventralfläche der anderen Lungensegmente dagegen durch das ventral zurückgeschlagene Postabdomen. Also schon aus diesem Umstand hatten hier die Beine keine günstige Gelegenheit zum Auswachsen. Es entsteht nun die Frage, warum das Pekten doch zur Entwickelung gelangen konnte. Diese Gebilde sind aber flach anliegende schmale Platten, die mit ihren distalen Enden weit voneinander divergieren und außerdem unter dem Schutze der Coxen der Thoraxbeine liegen.

Jedenfalls kann man nicht gut annehmen, dass diese rein mechanische Erklärung für das Einsinken und Verschwinden der Beine ausreichen könnte. Die Ursachen dazu müssen tiefer liegen, und außerdem müssen wahrscheinlich mehrere und verschiedene Ursachen in ihrer Wirkung nach derselben Richtung sich vereinigt haben. Andere solche Ursachen sind zum Teil oben angedeutet, zum Teil werden wir sie weiter unten besprechen. Immerhin aber mag, wie gesagt, dieser Umrollungsprozess den Einsenkungsprozess begünstigt haben.

Schließlich müssen auch die inneren Organe nicht ohne Einfluss gewesen sein; wenn sie auch nicht gerade aktiv die Beine einziehen konnten, so müssen sie doch passiv das Einsinken derselben ermöglicht haben, indem sie ihnen den Platz einräumten. Es dürfte nicht bloßer Zufall sein, dass die eingesunkenen Lungenbeine beim Skorpion zwischen den Darmeinfaltungen liegen, wie man es auf Brauer's Figur (1895, Textfig. 15, *d*) sieht.

So, wie es im vorhergehenden geschildert ist, habe ich mir die Sache anfangs vorgestellt. Jetzt aber scheint mir, dass die mechanische Wirkung des „Umrollungsprozesses“ doch anderer Art sein könnte, wenn ein solcher Prozess in der Tat an dem Einsinken des Beines schuld ist.

Der Umrollungsprozess besteht darin, dass der Embryo, welcher zunächst stark nach der dorsalen Seite gekrümmt war, später in eine gerade entgegengesetzte, in die ventrale Krümmung übergeht. Bei dieser gewaltigen Gestaltungsänderung müssen die Zellen seiner dorsalen Fläche eine starke Dehnung erfahren und die der ventralen Fläche in demselben Maße gepresst werden. Unter einem solchen starken Druck stehen aber jetzt auch die Zellen der Beinbasis. Die Zellen, welche noch der Hinterfläche der Beinbasis angehören, zugleich aber ganz an der Grenze der Beinhinterfläche und der ventralen Körperwand liegen, teilen sich besonders intensiv, weil sie Lungenblätter produzieren. Die jüngsten Lungenblätter ebenso wie die jüngsten Kiemenblätter bei *Limulus* entstehen ja am meisten proximalwärts, am nächsten der Körperwand genähert. Es ist anzunehmen, dass solche junge Zellen, welche immerfort neue Zellen produzieren und welche deshalb in ihrer Form nicht

erstarrt sein können und noch kein Chitin auf ihrer Oberfläche ausscheiden konnten, bei dem Umrollungsprozess eine sehr starke Veränderung ihrer Form erleiden müssen, wodurch die ganze Beinbasis zum einseitigen Einstülpen gebracht wird. Je intensiver die Zellen der Beinbasis zum Zwecke der Faltenbildung sich vermehren, desto mehr werden sie sich gegenseitig drücken. Und je mehr die Umrollung fortschreitet, desto mehr werden die Zellen dieses Teilungszentrums an der Beinbasis ins Körperinnere gedrängt. Diesen Eindruck bekommt man, wenn man das weiter unten angeführte Zitat aus der Arbeit von Kautzsch und die aus dieser Arbeit entnommenen Abbildungen (Fig. 27) berücksichtigt.

Die Gastrulation hat man geglaubt, auf eine einfache Änderung der Zellgestalt zurückführen zu können (s. Korschelt und Heider, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. Allgemeiner Teil). Und ganz ähnliches kann man auch hier annehmen. Schon durch die Änderung der Zellgestalt muss die Kernspindel in den sich teilenden und sich gegenseitig drückenden Zellen eine andere Stellung einnehmen und infolgedessen müssen diese Zellen in anderer Richtung sich vermehren (wie es die Experimente und Spekulationen von Hertwig zeigen).

Wenn auch beim Skorpion der Umrollungsprozess nicht so stark ausgeprägt zu sein scheint wie bei den Pedipalpi und den anderen Arachnoideen, so ist doch die Krümmung des Embryo immerhin stark genug, die betreffenden Zellen in der geschilderten Weise durch gegenseitige Pressung ins Körperinnere zu zwingen (s. Pereyaslawzewa, 1907, Fig. 1, Taf. IV—V) und dies um so mehr, da in den betreffenden Beinanlagen, infolge des Lebens auf dem Lande, die Tendenz zum Wachstum bis zur normalen Größe sowieso abgeschwächt sein musste.

Demnach wachsen die Beine nach außen so weit, wie sie es bis zur Umrollung fertig bringen können. Bei Beginn derselben wird ihre Basis mehr und mehr von hinten ins Körperinnere eingestülpt, und von nun an wächst die Hinterfläche der Beinbasis mit ihren Faltenanlagen ins Körperinnere ein, etwa so, wie das Entoderm der Gastrula nach innen wächst. Dadurch entsteht der Lungensack und durch die Bildung desselben wird nunmehr auch der vor der Umrollung nach außen ausgewachsene Teil des Beines passiv zum Einsinken gebracht.

Die Beine des Trachealsegmentes sind durch die Wirkung der Umrollung so eingestülpt worden, dass sie im weiteren Verlauf der Entwickelung von der Körperoberfläche vollkommen verschwinden. Die Lungenbeine werden aber, da sie Lungenblätter tragen, nur soviel von hinten her eingestülpt, dass sie noch als Operculum an der

Bildung der äußeren Körperfläche sich beteiligen[30]). Die letzteren zwei Beinpaare werden — und zwar vielleicht ebenfalls durch denselben Umrollungsprozess — ganz an das hintere Körperende gebracht.

Nachdem die vorliegende Schrift bereits in Korrektur war, ist mir die Arbeit von Reuter 1909 über die Acariden zugänglich geworden. Aus derselben ist zu entnehmen, dass dieser Autor in gewisser Hinsicht dem Umrollungsprozess eine ähnliche Bedeutung zuschreibt, wie ich es auf den vorhergehenden Seiten, ohne die Arbeit von Reuter gekannt zu haben, getan habe.

Allerdings wird der Umrollungsprozess von ihm in erster Linie für die Erklärung des gänzlichen Schwundes der opisthosomalen Extremitäten bei den Acariden herangezogen; es wird ihm nicht die allgemeine Bedeutung beigemessen, wie ich es supponiert habe. Er schreibt (p. 76): „Dass nämlich gerade bei den Milben ein Verlust der wahrscheinlich einst vorhandenen opisthosomalen Extremitätenanlagen zustande gekommen ist, scheint mir eben durch die bei der Reversion des Embryo stattfindenden Vorgänge recht verständlich zu sein. Durch den Umrollungsprozess, welcher . . . bei den Acariden in gewisser Hinsicht abweichend von demjenigen anderer Arachnoiden, wie der Skorpionen, Araneen etc., verläuft, wird nämlich ein beträchtlicher Druck auf die ventrale Fläche der noch vorhandenen Opisthosomalsegmente ausgeübt . . .“

Da die opisthosomalen Extremitäten bei den Acariden verschwinden, so müssen nach Reuter mit ihnen auch die opisthosomalen Tracheen sich rückbilden, da diese die nächsten Beziehungen zu den Beinanlagen haben. Als Ersatz dafür sind bei den Acariden die Tracheen auf dem Prosoma als Neubildung, aus ganz anderer Grundlage (wahrscheinlich aus Hautdrüsen), zur Entwickelung gekommen.

Bei den Pedipalpen sollen nach Reuter die Extremitäten ähnlich wie bei den Acariden stark rückgebildet sein (stärker als bei den Skorpionen und Araneen). Aber sie sind hier „dennoch in dem Maße in rudimentärem Zustande vorhanden, dass sie eben noch das für die Ausbildung der Respirationsorgane nötige Bildungsmaterial liefern können“ (im Gegensatz zu den Acarinen). Welche Ursachen diese weitgehende Rückbildung bei den Pedipalpen bedingt hatten, ist bei Reuter nicht klar einzusehen. Es scheint, dass der Autor die Rückbildung der opisthosomalen Beine eher auf eine allgemeine Tendenz zur Rückbildung dieser Körperpartie zurückführt als auf den Umrollungsprozess. Nach ihm entstehen ja die ersten Anlagen der opisthosomalen Respirationsorgane bei den Pedipalpen und Araneen „stets erst nach oder doch am Ende der Reversion“ (p. 76). Und dann könnte der Umrollungsprozess bei den Pedipalpen doch keine mechanische Wirkung auf die Beinanlagen ausüben.

Immerhin der Hauptunterschied gegenüber meiner Auffassung liegt hier hauptsächlich nur darin, dass ich die Bedeutung dieses embryonalen Vorganges von vornherein als für alle Arachnoideen geltend gedacht habe und ihn nicht nur für den Verlust der Abdominalbeine, sondern auch für die Umformung der Kiemenbeine zu Lungen bereits bei den Arachnoideenvorfahren verantwortlich machen möchte (in Verbindung mit anderen Ursachen). Auch wäre der Umrollungsprozess meiner Auffassung nach eine Ursache, welche das Wachstum der Kiemenbeine nicht gänzlich unterdrückt, sondern deren basale Teile eher zum Auswachsen in anderer Richtung veranlasst.

In diesem Zusammentreffen von zwei Ansichten über die mechanische Wirkung der Umrollung sehe ich den erfreulichen Beweis, dass dieser Gedanke jedenfalls weiterer Prüfung verdient.

---

30) Den Versuch einer mechanischen Erklärung des Umrollungsprozesses selbst findet man bei Morin, 1888 (p. 42—53; Textfigur auf p. 43).

Einen Beweis für die supponierte Bedeutung der Umrollung in bezug auf die Acariden sieht Reuter unter anderem in der Tatsache, dass das 4. prosomale Beinpaar, welches vor der Reversion bereits weit entwickelt ist, nach der Reversion, offenbar durch den dabei ausgeübten Druck, bis auf ein maginalscheibenartiges, in die Körperwand eingesunkenes Gebilde reduziert wird (p. 76, 126ff.). (Eben dadurch entsteht die sechsbeinige Larve. Erst viel später werden diese Beine wieder hervorsprossen.)

Diese Tatsache lässt sich natürlich auch für unsere Auffassung verwerten. Die ersten Abdominalbeine der lungenatmenden Arachnoideen werden demnach durch den Druck während der Umrollung ebenso zum Einsinken in den Körper gebracht, wie das 4. prosomale Beinpaar der Acariden nach Reuter.

In bezug auf die opisthosomalen Lungenbeine hat aber der mechanische Druck der Reversion insofern eine andere Wirkung, als hier die Beine, einmal zum Einsinken veranlasst, später niemals mehr zum Vorschein auf die Körperoberfläche kommen; sie werden in ihrem basalen Teile eben dauernd zum Auswachsen in der Richtung gegen das Körperinnere gezwungen.

Die Lunge entspricht nur dem Basalteile der Merostomenbeine.

Im Vorhergehenden war die Umwandlung der Kiemen in Lungen so dargestellt, dass das embryonale Bein eines merostomenartigen Tieres beim Übergang zum Landleben in seinem Längenwachstum gehindert war und nur in seinem basalen Teile ungehindert fortwuchs und zwar ins Körperinnere. Nach dieser Vorstellung muss man also annehmen, dass die Lunge hauptsächlich aus dem basalen Teile des ursprünglichen Beines hervorgeht. Diesen letzteren Umstand hat bereits Börner 1904 hervorgehoben. Und wir können mit ihm (1904, p. 139, 140) vergleichend-anatomisch diese embryonale Beinanlage der Arachnoideen hauptsächlich dem Basipodit des Merostomenbeines gleichsetzen; der Telopodit dieses Beines wäre in der Extremitätenanlage der Arachnoideen gar nicht zur Entwickelung gelangt oder höchstens auf einem ganz undifferenzierten Stadium stehen geblieben.

Nur im Genitalsegment der Pedipalpen sollen nach Börner noch Reste der Telopodite als Genitalanhänge nachzuweisen sein, wodurch die Pedipalpen in dieser Hinsicht sich als die ursprünglichsten Arachnoideen erweisen würden.

Die Voraussetzung, dass die Merostomenbeine in den Arachnoideenlungen nur in ihrem Basalstummel erhalten sein können, macht die Frage zu einer nebensächlichen, wie die Telopodite dieser Beine der Arachnoideenvorfahren gebaut waren — etwa so wie bei *Limulus* oder so wie bei der neuentdeckten *Sidneyia* gebaut zu sein scheinen, denn die Beschaffenheit der sich rückbildenden Telopodite konnte auf den Gang der Umformung der Beine zu Lungen keinen besonderen Einfluss ausüben.

k) Verschwinden der abdominalen Beine vom Standpunkt der Statik und Mechanik des Arachnoideenkörpers.

Die abdominalen Schwimmfüße der Merostomen sind also bei den Arachnoideen nicht mehr als solche erhalten. Sie sind zum Teil eingesunken (die Beine der Lungensegmente), zum Teil in höckerartige Rudimente, die Spinnwarzen, umgewandelt, zum Teil ganz spurlos verschwunden.

Was aber auch die unmittelbaren Ursachen dieser Veränderungen an den Beinen in jedem einzelnen Falle sein mögen, eines ist klar, dass diese abdominalen Beine schon aus statischen und mechanischen Gründen von der ventralen Körperfläche verschwinden mussten (resp. höchstens als kaum bemerkbare Rudimente in Gestalt von Spinnwarzen zurückbleiben konnten). Die abdominalen Extremitäten der merostomenartigen Arachnoideenahnen — wohl Schwimmfüße wie bei dem jetzt lebenden *Limulus* — waren bei dem Landleben belanglos. Wenn sie hier einigermaßen für die Lokomotion von Nutzen sein sollten, so hätten sie länger werden müssen, so lang wie die Füße des Cephalothorax. Es würden dann Tiere mit vielen Beinpaaren entstehen. Das geschah aber nicht und konnte aus statischen und mechanischen Gründen auch nicht geschehen.

Die Tiere, die sich auf dem Lande rasch bewegen, haben im allgemeinen ziemlich lange Beine, so wie es gute Läufer: Pferde, Giraffen, Strauße, der Mensch — zeigen. So wurden bei den Arachnoideen die Beine, soweit sie nicht verschwanden, ziemlich lang und sogar bei den guten Läufern recht lang. Nur bei den primitiven und schwerfälligen Skorpionen sind sie ziemlich kurz geblieben. Aber für die rasche Bewegung ist noch ein anderes Moment maßgebend: es muss die Berührungsfläche des Körpers mit dem Boden möglichst klein sein, damit der Reibungswiderstand möglichst gering ist. Und wenn der Körper zu diesem Zwecke sich vom Boden mittels der Extremitäten einmal erhoben hat, so hängt aus diesem Grunde der weitere Fortschritt in der Bewegungsfähigkeit nunmehr von der Abnahme der Zahl solcher Extremitäten ab, wie es Wimmer 1905 in seinem interessanten Buche ausführt. So stellt die Reihe: Tausendfüßer mit vielen Beinen, Arachnoideen mit 4 Beinpaaren, Insekten mit 3 Beinpaaren, Tetrapoden unter den Vertebraten mit 2 Beinpaaren und der Mensch mit 1 Beinpaar vom Standpunkt der Dynamik eine progressive Reihe dar, ebenso wie die ein- und zweizehigen Tiere einen Fortschritt gegenüber den fünfzehigen bedeuten.

Aus diesem Grunde würden landlebende Nachkommen der Merostomen mit langen prosomalen und ebenso langen abdominalen Beinen, also im ganzen mit sehr zahlreichen Beinpaaren, in dyna-

mischer Hinsicht keine günstige Tierform darstellen und kaum existenzfähig sein.

Aber die abdominalen Beine konnten auch nicht in der Form erhalten bleiben, wie sie bei den wasseratmenden Merostomen vorhanden waren und zwar auch nicht einmal in rudimentärer Form. Sie mussten von der ventralen Körperoberfläche verschwinden und zwar nicht nur, weil sie nutzlos waren, nicht nur, weil ihre Ausbildung bei ihrer Nutzlosigkeit eine Verschwendung des Materials bedeutete, sondern vor allem wieder aus mechanischen Gründen, wie es mir scheinen will. Solche abdominale Extremitäten vergrößern doch immer das Gewicht des Abdomens, ohne es zu stützen. Nach Wimmer liegt der Schwerpunkt des Spinnenkörpers infolge des massigen Hinterteiles sowieso in ziemlich ungünstiger Lage, nämlich in diesem Abdomen, daher exzentrisch zum eigentlichen Stützapparat, welcher von den cephalothorakalen Beinen gebildet wird. (Die Insekten zeigen nach Wimmer in dieser Beziehung günstigere Verhältnisse, weil bei ihnen durch die Ausbildung des Kopfes ein Gegengewicht zum Abdomen geschaffen wurde, „wodurch der Schwerpunkt des Gesamtkörpers vorteilhafterweise mehr gegen den Stützapparat hin verlegt wird"). Wenn es in der Tat so ist, so können wir uns weiter leicht vorstellen, dass noch größere Beschwerung des Hinterleibes durch nutzlose Extremitäten gar nicht zulässig war. Und so mussten die abdominalen Beine, soweit sie nicht andere wichtige Funktionen übernommen hatten, vollständig verschwinden, resp. möglichst klein werden (Spinnwarzen) oder wenigstens ins Körperinnere einsinken (Lungenbeine). Aber nicht nur durch ihr Gewicht waren sie vermutlich schädlich. Die abdominalen Beine von *Limulus*, wie alle Beine, hängen im Zustande der Ruhe vom Körper frei ab. Wenn die Merostomen, beim Übergang zum Landleben, ihre den Boden nicht erreichenden Abdominalbeine in voller Ausbildung beibehalten hätten, so würden diese das Gleichgewicht des Körpers und die Lokomotion schon dadurch gestört haben, dass sie sich hin- und herbewegen und durch diese pendelnde Bewegung die Intensität der Vorwärtsbewegung herabsetzen. Damit dies vermieden würde, mussten sie an den Körper durch Muskeln angedrückt werden, was eine Vergeudung der Muskelenergie wäre, oder sie müssten an den Körper heranwachsen, resp. in den Körper einsinken, wenn sie wegen ihrer anderen Funktionen nicht ganz verschwinden sollten. Und das letzte geschah eben mit den Lungenbeinen.

Von dem Standpunkte der Mechanik ist auch recht begreiflich, warum sich bei den meisten Arachnoideen das Abdomen, das ja nicht von den eigenen Extremitäten unterstützt war, verkürzte. Nur die älteren Formen, wie Skorpione, haben einen gegliederten und langen Hinterleib; bereits bei den Pedipalpen tritt eine Ver-

ringerung ein. Aber auch bei den Skorpionen konnte dieses lange Abdomen, wie es mir scheinen will, nur deshalb erhalten bleiben, weil sein hinterer Teil (Postabdomen) recht dünn wurde und bei Gefahr und beim raschen Laufen nach dem Rücken umgeschlagen getragen werden konnte. Dadurch wird dem Übel, dass beim langgestreckten Abdomen der Schwerpunkt zu weit exzentrisch vom Stützapparat liegt, abgeholfen. Außerdem bilden vielleicht die Scheren des 2. Extremitätenpaares, die bei Skorpionen so massig entwickelt sind, ein Gegengewicht zum schweren Abdomen, wodurch der Schwerpunkt doch nicht so weit vom Stützpunkt verlegt wird, wie es sonst der Fall wäre. Vielleicht ist auch die Entstehung der Tracheen aus denselben Gründen zu erklären. Die mit Luft gefüllten Tracheenröhrchen, welche die Blutgefäße ersetzen, müssen das Abdomen viel leichter machen (resp. demselben erlauben, sich umfangreicher zu gestalten ohne übermäßig schwer zu werden). Die Tracheen der dipneumonen Araneiden befinden sich hinter den Lungen, wodurch das Abdomen in vorteilhafter Weise gerade in seinem kaudalen Teile erleichtert wird.

Und gerade mit Rücksicht auf die Statik und Mechanik des Tierkörpers können wir, meiner Ansicht nach, nicht von langen Reihen von Übergangsformen in der Evolution sprechen. Denn solche Übergangsformen, die vielfach in phylogenetischen Betrachtungen aufgestellt wurden, sind doch wohl sehr oft vom Standpunkte der Mechanik des tierischen Körpers einfach Dinge der Unmöglichkeit. Wenn eine Tierart die Form ihres Körpers etwa beim Wechsel ihrer Lebensweise ändert, so geschieht es offenbar sehr rasch und wohl sehr oft auf dem Wege der Mutationen. Die alte Form, welche im Sinne der Mechanik des Tierkörpers ein bestimmtes Gleichgewicht darstellte, muss rasch in das andere Gleichgewicht übergeführt werden, welches durch eine andere Form repräsentiert wird, denn das Mittelding zwischen ihnen ist wohl meistenteils aus mechanischen Gründen entweder ganz unmöglich oder in seiner Leistungs- und somit auch in seiner Existenzfähigkeit etwas gar zu Unvollkommenes. Es ist wohl in diesem Sinne der Mutation in der phylogenetischen Entwickelung eine große Rolle zuzuschreiben.

l) Differenzen zwischen den Theorien von MacLeod und Kingsley.

Wir haben im vorhergehenden gesehen, wie Kingsley die phylogenetischen Veränderungen, welche an abdominalen Beinen sich vollzogen haben, auf seinen Schemen darstellt und wir haben weiter gesehen, dass die ontogenetischen Vorgänge von Purcell ganz ähnlich beschrieben wurden. MacLeod hat aber diese Umwandlung der Kiemenbeine in die Lungen etwas anders gedeutet. Nach ihm hört das Bein deshalb auf, vom Körper abzustehen, weil es mittels seiner lateralen Ränder der ganzen Länge nach an die ventrale Körperwand anwächst. Kingsley und Purcell sprechen aber nichts von solcher Verwachsung, dafür aber Ivanič 1912 in seiner vorläufigen Mitteilung. Nach dem letzteren Autor entsteht hinter der Extremität eine Grube, in welche die Anlage der Lunge zu liegen kommt und „der freie Rand der Extremitätenanlage verwächst dann symmetrisch mit dem dieser Grube". Diese Darstellung der ontogenetischen Vorgänge steht schon mehr im Einklang mit den theoretischen Vorstellungen von MacLeod. Den Unterschied in den Auffassungen von Kingsley und MacLeod können wir folgendermaßen präzisieren. Nach MacLeod verwächst das Bein mit der Körperwand ohne dabei

rudimentär zu werden. Dazu musste er aber eine andere Voraussetzung machen, nämlich die, dass die Segmente des Körpers länger wurden, damit die Beine ihrer ganzen Länge nach mit der Ventralfläche dieser Segmente verwachsen können. Dementsprechend entsteht das Spiraculum nach ihm dadurch, dass am distalen Ende des Beines die Verwachsung des Beinrandes mit dem Körper ausbleibt, wodurch eine Öffnung geschaffen wird, welche in die darunterliegende Grube führt.

Nach Kingsley dagegen bildet sich ein Spiraculum deshalb, weil das Bein einsinkt und dabei die frühere Eingangsöffnung in den Lungensack zum Teil ausfüllt und verengert. Kingsley hat zum Ausgangspunkt seiner Theorie den ontogenetischen Vorgang genommen, und deshalb erscheint bei ihm das Bein bereits in rudimentärer Form, resp. lässt er das Bein auf verschiedenen phylogenetischen Stufen einsenken, ehe es noch seine volle Größe in der Entwickelung der betreffenden Form erreicht hat, wie es auch heute bei den Spinnen geschieht. Wenigstens müssen wir die Schemen Kingsley's so interpretieren[31]). Entsprechend der Einsenkung, auf einem früheren Stadium, wo das embryonale Bein noch sehr klein ist, ist auch die Einsenkung hinter dem Beine zunächst klein und ebenso ihre Eingangsöffnung, weshalb diese direkt zum Spiraculum werden konnte, ohne dass durch nachträgliche Verwachsungen diese Öffnung noch mehr eingeengt werden müsste.

Nach dem Einsinken muss aber das Bein (jetzt im Innern des Lungensackes) doch weiter wachsen. Kingsley führt es in seiner kurzgefassten Beschreibung der Schemen nicht weiter aus, aber auch er wird es angenommen haben müssen. Jedenfalls fährt die Lunge noch lange nach dem Einsinken des embryonalen Beines fort, sich weiter zu entwickeln. Wenn das Bein dabei nicht wachsen würde, so würde das Wachstum der ganzen Lunge nur durch das Wachstum des Lungensackes bedingt sein. Dann würde aber der Lungensack viel größer werden als das Bein und also nicht die ganze Vorderwand des Lungensackes die Hinterfläche des Beines darstellen. Es wäre dann aber unbegreiflich, warum die Lungenblätter, die doch ursprünglich dem Beine gehören, sich mit ihrer Basis quer über diese ganze Vorderwand ausdehnen. Also auch Kingsley muss unbedingt annehmen, dass das Bein nach der Einsenkung weiter wächst und zwar seitlich, in die Breite und auch in die Tiefe des Lungensackes, um die nötige Zahl der Falten hervorzubringen.

Wie steht es aber mit dem Lungensack, wenn wir ihn als etwas vom Bein Unabhängiges betrachten?

Er muss auch weiter wachsen; wächst er dann unabhängig vom Bein und etwa so, dass beide Gebilde dabei gleichen Schritt halten? Eine unmögliche Annahme, zu welcher wir kommen, wenn wir den Lungensack und das Bein als gesonderte Bildungen betrachten. Wenn das Bein bei Kingsley's Auffassung auf einem frühen Stadium seiner Ausbildung ins Körperinnere einsinkt und wenn es deshalb im Lungensack weiter wachsen muss und zwar dorsal (gegen das Körperinnere) und in die Breite (median- und lateralwärts), ist es dann nicht viel wahrscheinlicher, auf eben dieses Wachstum des Beines ins Körperinnere die Bildung des Lungensackes von vornherein zurückzuführen als umgekehrt, das Einsinken des Beines durch die Entstehung des Lungensackes zu erklären! Wir nehmen also dann an, dass das Bein das aktive Element darstellt. Indem sich an seiner Hinterwand die Zellen in rascher Teilung in der Richtung gegen das Körperinnere vermehren, zieht es die ventrale Körperwand mit sich ins Körperinnere hinein und stülpt sie in Form des Lungensackes ein. Nur dann können wir Kingsley zustimmen, dass die ganze Vorderwand des Lungensackes in ihrer ganzen vertikalen Ausdehnung von der Eingangsöffnung bis in die Tiefe des Lungensackes (wo die jüngsten Falten

31) Wenn das Bein nicht kleiner wurde, so könnte man nicht begreifen, wie es einsinken konnte, ohne dass die Segmente größer wurden. Wenn das Bein bei den Vorfahren erst rudimentär wurde und dann einsank, ohne nachher weiter zu wachsen, so wäre es unbegreiflich, wie es zahlreiche Falten hervorbringen konnte.

liegen) nichts anderes als die Hinterfläche der Extremität ist[32]). (Dass eben dem Bein die aktive Rolle bei diesem Einsinken zukommt, das beweist, wie wir sahen, eine Abbildung von Kautzsch, wo zahlreiche Mitosen die intensive Zellbildung an der Hinterfläche des Beines verraten, wobei nichts Entsprechendes auf der ventralen Körperwand zu beobachten ist.)

m) Funktion der Kiemen nach der Umwandlung.

Wenn die genannten Veränderungen an dem Kiemenbein der Arachnoideenvorfahren sich vollzogen haben, so wurde doch die Funktion der so umgeformten Kiemen kaum besonders verändert im Vergleich zu den echten Wasserkiemen. In der Tat, diese letzteren können, wie es Krebse und Fische zeigen, ganz gut auch in der feuchten Luft funktionieren. Andererseits muss in den Luftsäcken der umgeformten Kiemen die Atmungsluft ebenfalls feucht sein, da die tiefen Falten die aus dem Körper durch die Lungenblätter ausgeschiedene Wasserdämpfe nicht so rasch entweichen lassen. Also die Zellen der Lungenblätter atmen offenbar ebenfalls in der feuchten Atmosphäre, wie die Kiemen etwa einer Krabbe am Meeresufer, nur ist hier die Feuchtigkeit nicht von außen, sondern vom Körper selbst geliefert. Auch die topographischen Beziehungen der umgewandelten Kiemen zu dem Blutgefäßsystem und zu den anderen Organen sind nicht wesentlich anders geworden. Diese Erwägung erlaubt uns um so leichter, an die Umwandlung der Kiemen in die Lungen zu glauben.

n) Reduktion der Abdominalbeine, betrachtet im Zusammenhang mit der allgemeinen Reduktionstendenz des Abdomens.

Viele Zoologen nehmen an der Annahme der Homologie von Kiemen und Lungen deshalb Anstoß, weil bis jetzt keine absolut zuverlässige Erklärung für das Verschwinden der Abdominalbeine gegeben wurde. Das Einsinken der Beine aber ist schließlich nicht unbegreiflicher — gleichgültig, ob wir eine Erklärung dafür finden oder nicht — als andere Veränderungen im Arachnoideenkörper, deren stufenweises Fortschreiten wir (wohlbemerkt) von *Limulus* durch die ganze Arachnoideenreihe verfolgen können, so z. B. die

32) Am Schluss dieser Arbeit angelangt, habe ich bei nochmaliger Durchsicht der Arbeiten von Kingsley bemerkt, dass in der Arbeit von 1885 auch Kingsley die Bildung der Luftkammern und die Entstehung des Lungensackes auf ein und dieselbe Ursache zurückführt (p. 538, 539); doch wird dieser Gedanke von ihm nicht weiter ausgeführt und in der Arbeit von 1893 kommt er auf denselben nicht mehr zurück. Außerdem wird von ihm die gemeinsame Ursache für die Bildung der Luftkammern und des Lungensackes nicht in der unmittelbaren Wirkung des äußeren Mediums erblickt, sondern in dem neu entstandenen Bedürfnis, die Kiemen durch die verborgene Lage zu schützen.

Konzentration des Nervensystems oder die Verschiebung der abdominalen Segmente nach vorne.

Es wäre auch möglich, dass allen genannten Umformungen des Cheliceratenkörpers (das Einsinken der Beine inbegriffen) eine und dieselbe Ursache zugrunde liegt.

Die Konzentration des Nervensystems beginnt bereits bei *Limulus* und zeigt bei ihm ganz dieselbe Tendenz, welche auch für die Arachnoideen charakteristisch ist; was wir bei den Arachnoideen treffen, ist eine direkte und unmittelbare Fortsetzung des Prozesses, welcher bei *Limulus* in recht typischer Weise seinen Anfang nimmt.

Bei *Limulus* wird nämlich das 1. abdominale Beinpaar (Genitaloperculum), trotz seiner Zugehörigkeit zum Abdomen, von der cephalothorakalen Nervenmasse innerviert, genau wie beim Skorpion. In diese Nervenmasse müssen aber bereits mindestens 1, vielleicht aber sogar noch 2 andere abdominale Ganglien einbezogen sein, weil das Segment des Genitaloperculums jedenfalls nicht das erste des Abdomens ist[33]).

Der Skorpion zeigt uns die nächste Stufe in diesem Verschmelzungsprozess. Hier sind bereits 4 Abdominalganglien in den cephalothorakalen Ganglienkomplex einbezogen (Brauer 1895, Police 1900). Parallel damit schieben sich die abdominalen Segmente mehr und mehr nach vorne und zwar so, dass das erste von ihnen dabei zum Verschwinden kommt (Brauer). Auch dieser letztere Prozess ist bereits bei *Limulus* angebahnt (nach den Angaben von Kishinouye zu urteilen).

Eine weitere Konzentrationsstufe des Nervensystems finden wir bei *Telyphonus*, während den höchsten Grad der Konzentration die Araneiden und Acariden aufweisen.

Börner 1904, p. 59 sagt, dass das Nervensystem von *Telyphonus* „in gewissem Sinne eine Art Mittelstellung zwischen dem der Skorpione einer- und dem der Araneen andererseits einnimmt". „Während bei den Skorpionen noch 7 Mittel- und Hinterleibsganglien vorhanden sind, finden wir bei *Telyphonus* nur noch 1 mesosomales, welches im 8.—9. opisthosomalen Segment gelegen und wahrscheinlich aus der Verschmelzung der letzten 5 embryonalen Ganglienpaare (8.—12.) hervorgegangen ist." „Bei den Tarantuliden und den Araneen endlich können wir an ausgebildeten Tieren keine Spur eines Ganglions mehr im Hinterleib nachweisen" (p. 59)[33a]).

Während der Ontogenie, und zwar selbst der höchststehenden Arachnoideen, können wir diese Zurückziehung der im Abdomen gesondert angelegten Ganglienpaare aus dem Abdomen in den

33) Vor ihm liegt zuerst das von Kishinouye gefundene embryonale abortive Segment. Wenn sich ferner die Chilarien als Extremität erweisen sollten und einem selbständigen und nicht etwa dem 7. abortiven embryonalen Segment zuzurechnen wären, so würden in diesem Falle 3 Ganglienpaare des Abdomens mit der cephalothorakalen Nervenmasse verschmolzen sein, andernfalls nur 2.

33a) Außer den Pedipalpen ist ein solches Ganglion noch bei Solpugiden, Cherneteden und Mygaliden (unter den Araneiden) zu finden.

Cephalothorax beobachten als Rekapitulation der phylogenetischen Entwickelung.

Wenn nun die abdominalen Beine der Arachnoideen verschwinden, resp. einsinken und ihre lokomotorische Funktion einbüßen, so liegt darin im Grunde genommen auch eine Art Konzentration des lokomotorischen Apparates vor und zwar wieder zugunsten des Cephalothorax. Dieser Vorgang könnte, wie gesagt, vielleicht durch dieselben Kräfte verursacht sein, durch die auch das Verschwinden des abdominalen Segments, die Verschiebung sämtlicher abdominalen Segmente nach vorn[34]), und die Zurückziehung der abdominalen Ganglien aus dem Abdomen in die Cephalothorax bewirkt worden sind.

Alle diese Vorgänge sind offenbar der Ausdruck einer allgemeinen Tendenz zur Verkürzung des Abdomens, einer Tendenz, welche dem Arachnoideenkörper innewohnt und welche bemerkenswerterweise bereits bei den Merostomen zu konstatieren ist.

Im vorhergehenden wurden verschiedene Erklärungen für das Einsinken der Beine gegeben, die einander aber nicht unbedingt auszuschließen brauchen. Bei so komplizierten Vorgängen an so komplizierten Körpern müssen verschiedene Kräfte mitgewirkt haben. Letzter Umstand macht es auch begreiflich, warum die abdominalen Beine, welchen zwar eine allgemeine Tendenz zur Reduktion eigen ist, doch im einzelnen verschiedenes Schicksal erlebt haben. Das Operculum und der Pecten von *Scorpio* sind z. B., obwohl auch nach vorne verschoben, auch reduziert und auch ihrer ursprünglichen lokomotorischen Funktion beraubt, doch dem Skorpionenkörper als äußerliche Anhänge erhalten geblieben, ebenso wie die Spinnhöcker der Araneiden.

Niemand wird zweifeln können, dass das 1. Abdominalbein zum Genitaloperculum wurde, denn das ist ontogenetisch nachweisbar, andererseits können wir den Anfang dieses Prozesses bereits bei *Limulus* sehr deutlich sehen. Es wird auch kaum die Annahme Anstoß erregen, dass die Spinnhöcker aus den Beinen hervorgegangen sind, weil es die Ontogenie zu deutlich zeigt. Und diese Umformungen sind kaum weniger kompliziert als das Einsinken der Lungenbeine; sie zeigen außerdem, dass den Abdominalbeinen der Cheliceraten (wie auch solchen der verschiedensten Arthropodengruppen) eine sehr große Fähigkeit zur Umformung eigen ist.

o) Bedeutung der Experimente von Hyde.

Es sei hier noch auf die Bedeutung der Experimente von Hyde 1894, 1905—1906, 1906 für die uns interessierende Frage hingewiesen.

34) Über diesen Vorgang siehe bei Brauer 1895, p. 362.

Die Kiemenbeine von *Limulus* führen nach diesen Untersuchungen lebhafte respiratorische Bewegungen, etwa 27 Atemschwingungen in 1 Minute bei 24° C. aus. Bekanntlich werden diese Bewegungen durch Protraktoren und Retraktoren zustande gebracht. Nach Hyde kann man in diesen Bewegungen eine inspiratorische und exspiratorische Phase unterscheiden. Während der ersten werden die Beine von der Bauchwand entfernt, die Kiemenblätter erweitern ihr Lumen und das Blut derselben erfährt einen ausgiebigen Gasaustausch. In der Exspirationsphase werden die einzelnen Kiemenbeine rasch gegeneinander und gegen die Bauchfläche geschlagen, und die hinteren Ränder derselben leicht nach vorne gedrückt, wobei die Kiemenblätter zuerst abgeplattet, dann leicht gegeneinander gedrückt werden; das Blut strömt daher aus ihnen heraus.

Außerhalb des Wassers kann *Limulus* ganze Tage am Leben bleiben, wobei die Atembewegungen ganz unregelmäßig sind, ja oft sehr lange in inspiratorischer Phase stehen bleiben. Dieser Umstand sowie andere Experimente von Hyde beweisen, dass der Atemrhythmus von *Limulus* reflektorisch bedingt ist und zwar ist es hauptsächlich der Kontakt der Kiemen mit dem Wasser, welcher den konstanten Reiz für die Tätigkeit des Atemzentrums abgibt. (Dagegen ist der Atemrhythmus von der Reizwirkung des Blutes in hohem Maße unabhängig; nach Entfernung des Herzens oder des Blutes wurden die Atembewegungen bis zu 40 Stunden fortgesetzt.) Diese Tatsachen lassen sich für unsere Anschauung verwerten. Die Resultate von Hyde beweisen vor allem, wie vielseitig die Wirkung der Atmosphäre auf die Kiemenbeine war, sobald die Merostomen ihr normales Lebenselement verlassen hatten: diese Wirkung war nicht nur eine direkte, sondern auch eine indirekte, durch die Änderung der Reizwirkungen auf das Nervensystem. Es wird uns daher leicht sein, an die umgestaltende Wirkung des Milieuwechsels zu glauben.

Speziell die Kiemenbeine könnten, abgesehen von der Wirkung anderer Momente, auch deshalb sich rückbilden, weil die Muskeln, welche die ausgiebigen Respirationsbewegungen bewerkstelligen, nicht mehr in normaler Weise von den Atemzentren affiziert wurden. Sie mussten daher mehr oder weniger außer Funktion gesetzt gewesen sein und konnten leicht der Degeneration anheimfallen und zugleich mit ihnen konnte auch das Bein mehr und mehr sich rückbilden, resp. als Rudiment sich einsenken. (Wir wissen ja, von welcher Bedeutung die Degeneration des Nerven für den von ihm innervierten Muskel ist, oder die Degeneration des Knochens für den entsprechenden Muskel und vice versa.

Außerdem werden durch diese Muskeln die Beine auch während des Wühlens im Schlamm gegeneinander gepresst, damit die Schlamm-

partikelchen nicht zwischen die Kiemenblätter geraten können. Beim Übergang zum Landleben wurde auch diese Funktion der Muskel hinfällig.

p) Die Umwandlung der Kiemen zu luftatmenden Organen bei Onisciden als parallele Erscheinung beweist uns die Leichtigkeit solcher Umwandlung bei den merostomenähnlichen Vorfahren der Arachnoideen, ebenso wie die Lebensweise und die Struktur der Kiemen von *Limulus* und die Struktur der Arachnoideenlungen.

Es ist uns um so leichter, an die Umwandlung der Merostomenkiemen in die Lungen zu glauben, als wir eine ganz gleiche Erscheinung bei den Isopoden finden, wie bereits Milne-Edwards 1873 und Kingsley 1893 hervorgehoben haben.

In der Tat, die Analogie ist in beiden Fällen eine vollkommene und überraschende, wenn man näher zusieht. Bei den Land-Isopoden werden die Abdominalextremitäten, welche bei ihren wasserbewohnenden Vorfahren in ihrer Totalität als Kiemen funktionierten, dadurch zu „Lungen", dass bei ihnen in diese Extremitäten verzweigte tracheenartige Röhrchen einwachsen (s. z. B. Stoller 1899). Auch bei den Arachnoideen sind es abdominale Extremitäten, welche als Lungen funktionieren, aber die Rolle der verzweigten tracheenartigen Luftröhren spielen hier sehr flache und breite Luft„säckchen", welche, wie wir gesehen haben, durch die embryonale den *Limulus*-Kiemen entsprechende Faltenbildung entstehen. In einem Falle ist die äußere Fläche des Beines in Form von verzweigten Luftröhrchen eingestülpt, in dem anderen in der Form von flachen unverzweigten Säcken; in beiden Fällen ist es wohl unter der Wirkung der atmosphärischen Luft geschehen.

Man sieht daraus, dass der Vorgang, durch welchen sich bei den Isopoden die Kiemen in die Lungen umwandelten, viel komplizierter war: bei ihnen mussten sich dabei neue Organe bilden, die Luftröhrchen, die bei den ursprünglichen Isopoden nicht vorgebildet waren, bei den Arachnoideen dagegen konnten einfach die existierenden Kiemenfalten verwendet werden. Und nehmen wir an, dass die „Säckchen" der Arachnoideen nicht aus den präexistierenden Kiemenfalten entstanden sind, sondern auf mutativem Wege, von Anfang an als selbständige Einstülpungen der Extremitätenhinterwand aufgetreten sind, so wäre auch in diesem Falle das unvermittelte Erscheinen solcher Säckchen nicht mehr wunderlich als die Bildung der Luftröhrchen bei den Onisciden. (Man muss aber bemerken, dass auch im Falle solcher Mutation die Luftsäckchen, resp. die Lungenblätter den Kiemenfalten gleichzusetzen wären, weil offenbar das Bildungsmaterial auf der Extremitätenhinterwand hier und dort derselben Herkunft sein muss; nur wäre

in diesem Falle die Evolution der Kiemenfalten in die Lungenblätter keine kontinuierliche, sondern sprunghafte). Da niemand bezweifelt, dass die Landasseln von Isopodenkiemenatmenden abstammen, so liegt auch kein Grund vor, die Ableitung der luftatmenden Arachnoideen aus den kiemenatmenden Merostomen nur deshalb zu bezweifeln, weil die ersteren Luftatmungsorgane haben.

Es kann überhaupt nichts leichteres geben, als sich die Umwandlung der *Limulus*-Kiemen in die Arachnoideenlungen vorzustellen. Auch der heute lebende *Limulus* kann außerhalb des Wassers mehrere Tage, vielleicht auch Wochen leben. Bei Gerstäcker in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, p. 1131, lesen wir: „Obwohl durch ihre Respirationsorgane auf das Wasserleben angewiesen, lassen die *Limulus* doch außerhalb ihres Wohnelementes eine große Lebenszähigkeit erkennen. Nach v. Siebold kann der japanische *Limulus longispina* lange Zeit an der Luft und sogar wochenlang mit einem Nagel festgeheftet leben. Nur die zu intensive Einwirkung der Sonnenstrahlen fürchten sie, wenn sie sich auf dem Strande in zu großer Entfernung vom Meereswasser befinden; sie suchen sich der Hitze sodann durch Eingraben in den Sand zu entziehen“ (s. auch Hyde 1894).

Auch andere Kiemenatmende, namentlich viele dekapode Krebse geben Beispiele hierfür, wie Wassertiere ohne besondere Vorrichtungen mehrere Tage oder Wochen in feuchter Atmosphäre leben können. Der Grund, warum die meisten kiemenatmenden Tiere am Lande zugrunde gehen, liegt, wie es scheint, nicht darin, dass ihre Kiemen ohne weiteres unfähig wären, in der Luft zu atmen, auch nicht in dem Umstande, dass sie austrocknen; vielmehr ist die direkte Ursache für das Absterben die, dass die Oberfläche der zarten und weichen Kiemen in der Luft, namentlich durch ihr Zusammenkleben, zu gering wird, um das Sauerstoffbedürfnis des ganzen Körpers zu decken (s. Handb. d. vergl. Physiol., herausgeg. von Winterstein, 1. Bd. 2. Hälfte, p. 96, 158, 345).

Bei einigen Krebsen findet man auch Einrichtungen, um dieses Verkleben der Kiemenblätter zu verhüten (Haare, Epipoditlamellen zwischen den einzelnen Kiemenblättern).

Die *Limulus*-Kiemen sind offenbar auch ohne solche Einrichtungen ganz besonders zur Atmung in der Luft befähigt, wie es die Gewohnheiten von *Limulus* beweisen. Die Form der Kiemenblätter ist auch derart, dass sie kaum in der Luft merklichen Änderungen unterliegen kann, im Gegensatz zu den reich verästelten Kiemen vieler Crustaceen und anderer Tiere; folglich werden sie auch in der Luft keine so große Verminderung ihrer Oberfläche erfahren, dass sie funktionsunfähig würden, resp. den ganzen Sauerstoffbedarf nicht gut oder schlecht decken könnten. Diese Fähigkeit lange außerhalb des Wassers bleiben zu können, müssen wir

auch anderen Merostomen zuschreiben, weil ihre Kiemen offenbar denen von *Limulus* ganz ähnlich waren.

Nehmen wir aber jetzt an, dass bereits bei den merostomenähnlichen Vorfahren der Arachnoideen solche kutikulare Härchen an den Kiemenblättern aufgetreten waren, wie sie den Lungenblättern der jetzigen Arachnoideen zukommen, so hätten diese Vorfahren hierin eine Einrichtung besessen, welche die Verklebung der Kiemenblätter unmöglich machen musste, etwa wie es bei einigen heutigen Crustaceen vorkommt. Durch solche einfache Einrichtung konnten die Tiere befähigt gewesen sein, ganz besonders lange außerhalb des Wassers zu verbleiben, viel länger als der heutige *Limulus* es tun kann. Somit war ein ganz allmählicher Übergang zum Landleben ermöglicht. Da der Übergang ganz allmählich vor sich ging, war es Zeit genug, dass anstatt der hervortretenden Falten schließlich hereingewachsene entstanden sind, sei es auf dem Wege der Auslese von günstigen Variationen, wie es der Neo-Darwinismus will, sei es durch direkte Bewirkung der atmosphärischen Luft, wie es der Neo-Lamarckismus annimmt. (Diese kutikularen, unter sich anastomosierenden arkadenähnlichen Härchen an den Lungenblättern der Arachnoideen können nach Börner zur Verdichtung der Luft in den Lufträumen dienen. Nach der hier geäußerten Vermutung, dass sie bereits den wasserbewohnenden Merostomenvorfahren eigen waren, wäre ihre ursprüngliche Aufgabe somit eine andere.)

Bei den luftatmenden Onisciden (Stoller 1899) findet man, dass die Kutikula der respiratorischen Abdominalbeine, und zwar um die Mündung des Atmungsbäumchens herum und in dem Lufteingang selbst nicht glatt, sondern mit netzartig verbundenen Furchen versehen ist. Hier haben wir wieder eine auffallende Analogieerscheinung zu den „Säckchen“ der Arachnoideen mit ihren kutikularen Fortsätzen vor uns. Diese Tatsache scheint darauf hinzuweisen, dass die in Rede stehende Struktur der Kutikula in einem wie in dem anderen Falle als Konvergenzerscheinung durch die Wirkung der Atmosphäre hervorgerufen wurde.

Nun haben sich aber die luftatmenden Onisciden von ihren wasserbewohnenden Verwandten noch sehr wenig entfernt und haben also bereits am Beginn ihrer Anpassung an die Luftatmung die beschriebene Kutikulastruktur erworben.

Dadurch wird unsere Vermutung, dass die Vorfahren der Arachnoideen gleich zu Beginn ihrer Anpassung an das Landleben die kutikularen Härchen ihrer Kiemen resp. Lungenblätter, als Reaktion auf die Wirkung der Atmosphäre erworben haben, noch wahrscheinlicher.

Die Anpassung an die Luftatmung ist offenbar bei den Onisciden viel unvollkommener als bei den lungenatmenden Arachnoideen. Bei diesen letzteren liegen die luftatmenden Organe im Innern des Körpers in Blutsinusen und sehr nahe an allen wichtigen Organsystemen, dagegen bei den ersteren liegen sie nur im Innern der Beine. Das kann auch der Grund sein, warum nur wenige luftatmende Isopoden existieren und warum sie daneben ihre Kiemen behalten mussten.

Die Umwandlung der Merostomenkiemen zu Lungen mag auch noch der Umstand begünstigt haben, dass die Kiemenfalten an sehr breiten Extremitäten sich befanden, in deren Basis sie schließlich hereinwachsen konnten. Auch der Umstand, dass diese Extremitäten ihre lokomotorische Funktion ohne Schaden für die Tiere aufgeben konnten, muss als ein Moment aufgefasst werden, welches die Umwandlung der Kiemenbeine zu Lungen erleichterte.

Wir haben gesehen, dass *Limulus* mehrere Tage außerhalb des Wassers leben kann. Nach Wilhelmi 1909 wird er am besten im lebenden Zustande, trocken, in einem Holzgestell, von Amerika nach Deutschland versandt, wobei er während der 14tägigen Reise nur gelegentlich mit Wasser begossen wird.

Nach Lockwood 1870 kann *Limulus* sich auch außerhalb des Wassers häuten, trotzdem er bereits zuvor mehrere Tage lang in freier Luft gelegen hatte, und zwar bringt er den Häutungsprozess unter so ungewöhnlichen Verhältnissen nach 3—4 Tagen glücklich zu Ende.

Eine außergewöhnliche Zähigkeit zeigen aber auch die sich entwickelnden Eier, welche in ungünstigen Verhältnissen zwar ganz außergewöhnlich langsam sich entwickeln, aber doch Embryonen liefern können. (Nach Lockwood fingen die Eier im Frühjahr an sich zu entwickeln, dann waren sie in einem Gefäß sich selber überlassen; durch ungünstige Verhältnisse und wegen der niedrigen Temperatur war ein Stillstand für 7—8 Monate eingetreten, was aber nicht hinderte, dass die Eier im nächsten Frühling ihre Entwickelung bis zu Ende durchmachten.)

Diese Eigenschaften des *Limulus* waren wohl neben seiner Fruchtbarkeit die Ursache, warum er so viele geologische Perioden überlebt hat und dies, trotzdem diese Reliktenform nach Wilhelmi sonst für den Kampf ums Dasein schlecht ausgerüstet ist.

Andererseits musste aber diese Lebenszähigkeit, wenn sie auch anderen Merostomen eigen war, denselben den Übergang zum Landleben wesentlich erleichtert haben.

Limulus zeigt auch eine Anpassungsfähigkeit in der Hinsicht, dass er weit in die Flüsse hinauf gehen kann (90 Meilen von der Flussmündung, nach Annandale 1909). Diese Eigenschaft muss

auch anderen Merostomen eigen gewesen sein; namentlich die kambrischen Merostomen lebten, wie es den Forschungen von Walcott 1910, 1911, 1912 zu entnehmen ist, im süßen oder brackischen Wasser.

Schließlich musste, möchte ich meinen, auch die Ernährungsweise der Merostomen, wenn sie eine solche war, wie beim rezenten *Limulus* (was ja recht wahrscheinlich ist), ihre Verwandlung zu Landtieren begünstigt haben. *Limulus* sucht seine Nahrung, indem er im Schlamme wühlt, und verzehrt dabei wohl alles, was ihm in den Weg kommt. (In der Gefangenschaft kann man ihn nach Wilhelmi mit Sardinen, Schnecken, Regenwürmern, ja auch mit Pferdefleisch füttern.) Wenn aber die Arachnoideenvorfahren mit solcher Ernährungsweise in immer seichteres Wasser kamen, welches auch zeitweise verdunstete, so konnten sie sich offenbar lange Zeit auf dieselbe Art und Weise ernähren, indem sie in dem sumpfigen Schlamm (so lange dieser Schlamm wenigstens von dünner Wasserschicht bedeckt oder auch unbedeckt, aber doch wassergetränkt war) weiter wühlten. Sie konnten dabei, wenn die Wasserbecken immer wasserärmer wurden, ganz allmählich an die andere Ernährungsweise sich anpassen. Ein Schlammwühler des Meeres kann wohl mit Leichtigkeit zum Sumpftier und weiter dann zum Landtier werden. Dagegen hätte wohl ein Wassertier mit Raubinstinkten, jedenfalls ein solches, welches seine Nahrung nicht im schlammigen und sumpfigen Boden der Gewässer sucht, sondern von schwimmenden Wassertieren sich ernährt, mehr Schwierigkeit bei Umwandlung zu einem Landtier, weil es seine Instinkte viel radikaler ändern müsste. Es ist vielleicht auch nicht Zufall, dass die Dipnoen, deren Verwandte ja ebenfalls eine Umwandlung zu Landtieren durchmachten, auch eine ähnliche Lebensweise wie *Limulus* führen.

Die Lebenszähigkeit hat offenbar *Limulus* vom Aussterben gerettet, doch sie genügte nicht, um auch anderen Eurypteriden ein unverändertes Fortexistieren zu erlauben. Diese sind auch ausgestorben, soweit sie sich nicht in Landtiere umwandelten. Und wenn einige Merostomen zu Landtieren wurden, so war die Folge davon, dass sie in eine größere Artmannigfaltigkeit sich zersplitterten und höhere Instinkte erwarben und zwar aus dem Grunde, weil der Nahrungserwerb und das Leben auf dem Lande überhaupt sich viel schwieriger gestalten und bessere Anpassungen erfordern.

Limulus legt seine Eier ans Ufer, in den Sand, nahe der Flutlinie, so dass sie der Luftwirkung (in Sandhöhlen gelegen und vom Sande bedeckt) und Sonnenstrahlen zeitweise ausgesetzt sind und die Sonnenwärme ist offenbar von großer Bedeutung für ihre Entwickelung (Lockwood 1870, Kishinouye 1892). Es mögen auch andere Merostomen diese Gewohnheiten gehabt haben. Und wie

leicht konnten solche Eier von irgendwelchem Merostomentier ganz außerhalb der Flutlinie kommen und bei der großen Lebenszähigkeit der Tiere wäre auch kein Wunder, dass solche zufällig aufs Land geratene Eier ihre Entwickelung von Anfang bis zu Ende außerhalb des Wassers glücklich zu Ende durchmachten. Da die Embryonen nun unter ganz anderen Verhältnissen sich auszugestalten hatten, so könnte aus ihnen auf mutativem Wege von vornherein eine ganz andere Generation herausgekommen sein. Der Körper des Embryo, welcher sich an der Luft entwickelt, muss, wenn er einmal diese Entwickelung durchmachen kann, ganz anders gebaut sein als bei der Entwickelung im Wasser, denn die Luft stellt dem sich entwickelnden Körper ganz andere Forderungen in bezug auf die Statik und Mechanik des Körpers. Diese Entwickelung konnte vielleicht um so leichter geschehen als die Tiere ohne Metamorphose sich entwickeln und kein wasserbedürftiges freilebendes Larvenstadium besitzen (nach *Limulus* zu urteilen).

Und dieses könnte vielleicht um so eher geschehen, da die erwachsenen Tiere wahrscheinlich in vielen Generationen, wenn auch zunächst nur zeitweise, außerhalb des Wassers verblieben. Dabei suchten sie sich an den Aufenthalt in der Luft so gut es ging anzupassen, ohne ihre Gestalt zunächst zu verändern. Das Protoplasma ihres Körpers stand aber unter dem Druck der neuen, aus dem Leben an der Luft sich ergebenden, statisch-mechanischen Bedingungen; diese „Eindrücke", in einer Reihe von Generationen im erwachsenen Zustande empfunden, konnten sich schließlich so ansammeln und so das Protoplasma sämtlicher Zellen (und daneben auch dasjenige der Germinalzellen [34 a)]) nach und nach umgeändert haben, dass schließlich die Eier, welche zufällig in besondere Verhältnisse geraten waren, einen ganz anderen Entwickelungsverlauf einschlugen; sie entwickelten sich dabei so wie es den mechanischen Bedingungen des Aufenthaltes in der Luft am besten entsprach.

r) Atmung und Lebensweise der Skorpione.

Es mag aber sein, dass auch Skorpione noch nicht so vollkommen an die Luftatmung angepasst sind, wie man es glauben könnte und vielleicht nicht so vollkommen wie andere Arachnoideen, namentlich wie diejenigen, welche mit Tracheen versehen sind. Wenigstens das, was ich von der Lebensweise der Skorpione in Triest beobachten konnte, legt mir diese Vermutung nahe. Die Skorpione sind hier an trockenen Tagen ziemlich schwer zu finden, dagegen sehr leicht an regnerischen. Während der Trockenheit verkriechen sie sich zwischen den Steinen, wo die Feuchtigkeit niemals verschwindet und werden dort getroffen, wo man auch Nacktschnecken finden kann. Nur an regnerischen Tagen kriechen sie aus der Tiefe der Steinhaufen heraus, beinahe in derselben Weise wie Regenwürmer und Landmollusken. Wenn unter einem Steine die Erde ganz trocken ist, findet man unter demselben niemals Skorpione, dagegen habe ich unter solchen, selbst unter den von der Sonne durchglühten Steinen recht oft Spinnen finden können.

34 a) Die Teilung in Soma- und Germinalzellen ist gewiss recht künstlich.

Der beste Fundort von Skorpionen bei Triest war ein recht schattiger Eichenwald in Boschetto, wo *Euscorpius carpathicus* beständig, während der größten Trockenheit, in großer Zahl gefunden werden konnte. Doch auch allzu große Feuchtigkeit meiden sie; unter den Steinen, wo die Erde besonders feucht ist, da sind eher Landasseln, aber nicht Skorpione, zu finden. Ich kann das oben Gesagte nur als Vermutung aussprechen, weil ich genauere vergleichende Beobachtungen nicht angestellt habe, auch ist mir die Lebensweise anderer Skorpione unbekannt. Wenn diese Vermutung sich als richtig erweisen sollte, so könnte sie als wertvolle Stütze für die *Limulus*-Theorie angesehen werden. Das Auftreten der Tracheen bei den Arachnoideen würde sich dann als durchaus notwendige und bessere Einrichtung für die Luftatmung betrachten lassen.

3. Bestätigung der embryologischen Angaben von Purcell durch Kautzsch und Ivanič und widersprechende Angaben von Janeck und Montgomery.

Kautzsch 1910 bestätigt in vollem Maße die Angaben von Purcell und weist solche von Janeck und Montgomery zurück.

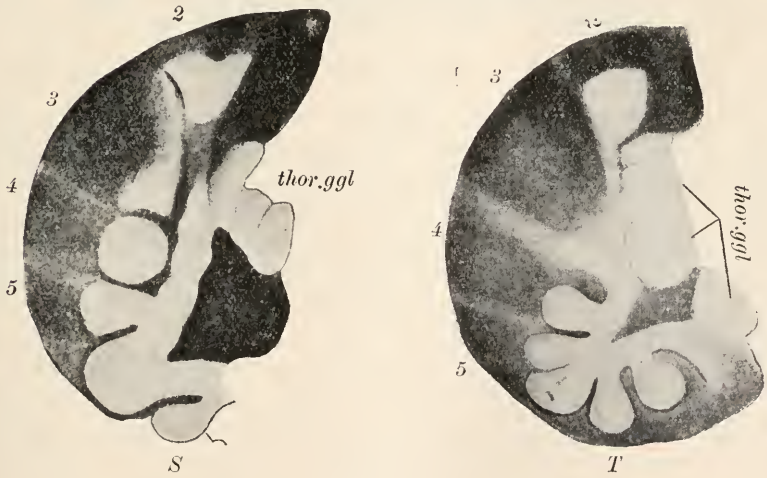
Es wird gut sein, seine Beschreibung und einige seiner Abbildungen hier wiederzugeben. Die auf der Fig. 27 vorgeführten Abbildungen stellen Oberflächenbilder des Abdomens und zwar nur einer Hälfte des Keimstreifens dar. „Zwischen dem vordersten Anhang (2. Segment) und der 4. Thorakalextremität liegt die Lücke, die das 1. Abdominalsegment bezeichnet. Da der Embryo schräg von hinten gezeichnet ist, sieht man auf die Hinterseite des Anhangs vom 2. Segment. Auf dieser Rückwand sind 3—4 feine dunkle Parallellinien zu sehen, die schräg nach der Innenseite der Keimstreifhälfte verlaufen. Wenn wir berücksichtigen, dass die beiden Hälften des Abdomens schon etwas nach außen divergieren, können wir die Richtung der Falten in bezug auf den ganzen Embryo ungefähr als lateral-medial oder horizontal bezeichnen. In der Figur sind die dunklen Linien etwas schärfer gezeichnet als sie in der Wirklichkeit erscheinen. Ihnen entsprechen ebensoviel Einfaltungen in die Rückwand des Höckers. Die zwischen den Linien liegenden hellen Streifen will ich als (Ektoderm-)Falten bezeichnen, ein Ausdruck, den die Betrachtung der Schnitte rechtfertigen wird[35]). Lateral von der äußersten, oder am meisten proximal und dorsal liegenden Falte liegt ein Spalt, der sich besonders scharf vom hinteren Außenrand des Anhangs abgrenzt und die Öffnung einer lateral gerichteten Einstülpung bildet.

Wir haben hier die erste Anlage der Lungenblätter und des Stigmas vor uns. Die drei folgenden Höcker bilden nichts Auf-

35) Der Leser kann sich davon überzeugen durch Betrachtung der Fig. 13 dieser Schrift, welche aus Purcell 1909 entnommen ist.

fallendes. Das nächste Bild zeigt ein weiteres Stadium der Umrollung. Um dasselbe Bild in der Aufsicht zu geben, musste der Embryo auf die Seite gelegt werden. Die Segmente haben dorsal an Ausdehnung zugenommen; die Extremitätenhöcker erscheinen breiter als vorher, zugleich aber etwas abgeflacht, namentlich die zwei vorderen. Auf der Rückseite des vordersten Anhangs haben die Falten an Zahl zugenommen, und zwar nach der Außenseite hin. Die letzten äußeren Falten liegen mehr in der Tiefe des Spalts als die vorhergehenden. Der Spalt selbst ist wie zuvor lateral scharf begrenzt. Dagegen erscheint der folgende Höcker stark abgeflacht und zugleich in zwei Teile ausgezogen . . .

(1.) Fig 27.



(2.) Fig. 27.

Im weiteren Verlauf der Umrollung erfolgt die bekannte ventrale Einknickung des Embryo. Die beiden Keimstreifhälften, oder richtiger die 4 Abdominalhöcker jeder Seite, beginnen sich wieder zu nähern, zunächst mit Ausnahme des vordersten. Um diese Bildungen besser deutlich zu machen, wurden in den Fig. *S*, *T*, *U*[36]) der Cephalothorax mit den Extremitäten, die den vorderen Teil des Abdomens in situ bedecken, entfernt.

Wir sehen in der Fig. *S* die Ganglienmasse des Cephalothorax angeschnitten. Der Anhang des 2. Abdominalsegments hat sich weiter abgeflacht und zeigt die gleiche, nach außen zweilappige Form wie der folgende. Die Falten sind völlig im Innern verschwunden, nur die dunkle, etwas gebogene hintere Grenzlinie deutet bei beiden Höckern das Vorhandensein eines Spaltes an.

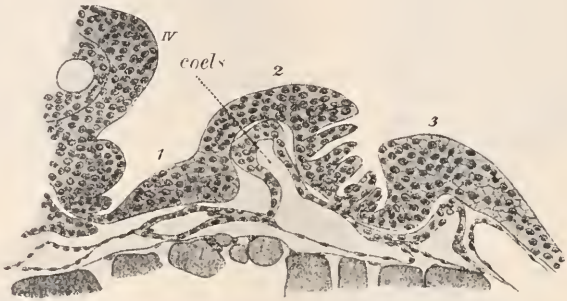


Fig. 28a.

Die drei letzten Anhänge nähern sich nun weiter, während der vorderste noch beiderseits im Winkel zwischen den gegeneinander gekrümmten Hälften des Embryo liegt (Fig. *T*). Die Grenzen der Segmente 2—5 sind noch deutlich zu sehen."

Im weiteren gibt Kautzsch eine Darstellung der Faltenbildung auf Grund der vollständigen Schnittserien, wobei die Beschreibung sowohl als auch die Bilder vollkommen denen von Purcell ähnlich sind. (Fig. 28a.)

Janeck 1909 und Montgomery 1909 haben ebenfalls die Falten auf der Rückwand der ersten abdominalen Extremität während der Entwicklung beobachtet und abgebildet. Dass diese Tatsache auch von ihnen konstatiert ist, ist gewiss beachtenswert. Auch ihre Abbildungen zeigen, dass die betreffenden Falten den embryonalen Kiemenfalten von *Limulus* sehr ähnlich sind. Warum wollen aber diese Forscher trotzdem die Möglichkeit, die Lungen aus den Kiemen abzuleiten, in Abrede stellen? Sie behaupten, dass diese Falten vorübergehende Bildungen seien, die angelegt werden, um später zu verschwinden; die Lungenblätter entwickeln sich dagegen un-

36) Die letztere Figur ist in diese Schrift nicht übernommen.

abhängig von ihnen aus einer kompakten Zellenmasse am Grunde des Lungensackes. (Doch merkwürdigerweise sind die Kerne in dieser kompakten Zellenmasse auch vom ersten Augenblick, wo sie sichtbar wird, reihenweise angeordnet.) Diese Behauptungen von Janeck und Montgomery kommen gewiss daher, weil sie keine ununterbrochene Serie von Entwicklungsstadien und Schnitten gehabt haben.

Janeck's Abbildungen (besonders Plattenmodell der Textfiguren 16 u. 20) zeigen, wie außerordentlich typisch diese Falten der 1. abdominalen Extremität erscheinen. Allerdings behauptet er, dass ähnliche, wenn auch weniger regelmäßige Falten auch auf den thorakalen Beinen vorkommen. Doch hängen sie dort nach Kautzsch mit der künftigen Beingliederung zusammen. Außerdem zeigen uns dieselben Abbildungen von Janeck, dass die Falten der thorakalen Beine, abgesehen von ihrer Unregelmäßigkeit, in der Wirklichkeit sehr wenig Ähnlichkeit mit den von ihm abgebildeten Falten des 1. abdominalen Anhangs aufweisen. (Auch in der späteren Arbeit 1910, in welcher er die Falten der Thoraxbeine ganz besonders eingehend studiert hat, sagt er [p. 648], dass an diesen Beinen eigentlich nicht Falten, sondern unregelmäßige Hohlräume in ihrem Innern zu beobachten seien.) Es ist weiter auffallend, dass andere abdominale Beine, in den Segmenten also, wo keine Lungen sich entwickeln, auch nach Janeck's Abbildungen gar keine Faltenbildung zeigen.

Trotzdem dass diese Falten des 1. abdominalen Anhangs auch nach Janeck so reich ausgebildet sind, verschwinden sie nach ihm während der weiteren Entwicklung spurlos. Nach einigen Zwischenstufen kommen Stadien vor, wo auf den Beinen gar keine Faltenbildung zu beobachten ist, wo aber die Lungenblätter aus einer kompakten Zellenmasse unbekannten Ursprungs sich ausbilden. Janeck sagt aber selbst, dass diese Zwischenstadien ihm nicht recht klar geworden sind; was für Veränderungen während derselben vorkommen, kann er nicht sagen und gerade deshalb betrachtet er seine Arbeit als nicht ganz abgeschlossen. Er sagt einfach: „Schieben sich Zwischenstadien ein, auf welchen diese Falten sich in merkwürdiger Weise verändert haben. Später findet man eine kompakte Anlage der Lungenblätter, so dass also die Falten der Lunge als Neubildung entstehen.“ Merkwürdigerweise sagt aber Janeck selbst in seinen Schlussbetrachtungen, als er die Lungen auf die Tracheen zurückführen will: „Die kompakte Anlage der Lungen kann also theoretisch als Faltenbildung aufgefasst werden.“

Dagegen geben Purcell und Kautzsch eine ununterbrochene Serie von Abbildungen, wo diese rätselhaften „Zwischenstadien“ gar keinen Platz haben. Nach alledem erscheint die Erklärung der Entstehung dieser abweichenden Resultate, welche Kautzsch gibt, recht plausibel. Kautzsch sagt: „Diese sonderbaren Resultate er-

klären sich einfach dadurch, dass die ‚Zwischenstadien' Janeck's (Fig. 24—36) an frontalen und sagittal-frontalen Schnitten beobachtet wurden. Das ist aber die einzige Schnittrichtung, welche die unklaren Bilder gibt oder die Falten überhaupt nicht zeigt . . . Einige Quer- oder Sagittalschnitte durch diese Zwischenstadien hätten Janeck von der Persistenz der primären Falten überzeugt."

Nach Kautzsch hat Janeck auch andere Fehler begangen. So wird die Entapophyse des Lungensegmentes von ihm als Anlage der weiblichen äußeren Geschlechtsorgane gedeutet, obschon sie in der Wirklichkeit damit nichts zu tun hat (auch nach Purcell nicht). Die Anlage der Tracheen wird von ihm ebenfalls anders beschrieben als von Purcell und Kautzsch (Kautzsch 1910, p. 585). Schließlich muss man bemerken, dass auch in bezug auf die Ableitung der Spinnenwarzen Janeck vollkommen isoliert dasteht, indem er im Gegensatz zu Salensky 1871, Locy 1886, Morin 1887, 1888, Kishinouye 1891, Wallstabe 1908, Montgomery 1909, Purcell 1909, Kautzsch 1910, Schimkewitsch 1911 die Umwandlung der abdominalen Extremitäten zu den Spinnwarzen nicht zugeben will.

Auch aus der zweiten Arbeit von Janeck (1910) sieht man, dass diese Zwischenstadien ihm selbst vollkommen unklar bleiben. Und schließlich, die ganze Entwickelung der Spinnen scheint ihm nicht kontinuierlich vor sich zu gehen, sondern aus Stadien bestehend, welche an die Metamorphose der Insekten erinnern. „Wichtig ist für uns, dass während der Umrollung, bei der in ungeheuer kurzen Zeit der ganze Embryo eine so weitgehende Umgestaltung erfährt, er sowohl die Reste der Abdominalbeine, die Falten unter dem Rudiment der zweiten Abdominalextremität und die Höhlungen in den Thorakalbeinen verliert." Auf Grund dieses wirft er die Frage auf: „Wäre es da nicht möglich, dass . . . wir in den embryologischen Stadien vor der Umrollung ein reduziertes Larvenstadium zu erblicken haben, das auf dem Wege der Umrollung erst sich umgestaltet zu einer Form, aus der dann ohne Unterbrechung die vollentwickelte Spinne hervorgeht." Ein Unterschied von der Metamorphose der Insekten wäre der, dass hier die Entwicklungsstadien, welche man mit den einzelnen Phasen der Insektenmetamorphose vergleichen könnte, nicht nach dem Verlassen der Eihüllen sich abspielen, sondern „in das Embryonalleben der Spinnen zurückgedrängt" seien. Es ist auch dies eine Ansicht, die ganz isoliert ist und wohl isoliert bleiben dürfte.

Auch die Arbeit von Montgomery 1909 kann, wenn man sie mit den Arbeiten von Purcell und Kautzsch vergleicht, nicht die Angaben dieser beiden Autoren widerlegen. Seine Abbildungen sind nicht genau und klar ausgeführt, er hat keine Wachsmodelle angefertigt, und ohne dieselben kann man sich nach den übereinstimmenden Behauptungen von Purcell, Kautzsch und Janeck keine richtigen Vorstellungen von der Entwickelung der fraglichen Organe machen. Wir finden außerdem bei ihm keine genauen Angaben über die Flächenrichtung der Schnitte. Nun aber verändern die embryonalen Extremitäten während ihrer Entwickelung fortwährend ihre Lage, und die richtige Erkenntnis hängt davon ab, dass man die Schnittrichtung exakt bestimmt. Ohne diese Vorsicht ist es leicht, seitliche, schiefe und nicht typische Schnitte zu bekommen, welche die Fehler bedingen, in welche Janeck und Montgomery verfallen sind.

Man muss auch sagen, dass Montgomery der Frage über die Homologien der Spinnwarzen und des sogen. Colullus und Cribellum

mehr Aufmerksamkeit geschenkt hat und die Entwickelung der Lungen von ihm weniger eingehend studiert worden ist. Außerdem ist er vielleicht durch die Arbeit von Janeck, welche ihm bekannt war, einigermaßen beeinflusst gewesen.

Wenn schon das genaue Studium dieser vier Arbeiten zur Genüge bewies, dass die Angaben von Purcell und Kautzsch, welche die *Limulus*-Theorie stützen, viel mehr Vertrauen verdienen, als die dieser Theorie ungünstigen Angaben von Janeck und Montgomery, so ist jetzt gar nicht mehr daran zu zweifeln. Denn inzwischen ist eine fünfte Arbeit erschienen, nämlich eine vorläufige Mitteilung von Ivanič 1912, welche die diesbezüglichen Angaben von Purcell und Kautzsch in vollem Maße bestätigt. Er schreibt (p. 288): „Es ist Janeck gegenüber besonders zu betonen, dass die bis hierher beschriebenen Falten (d. h. an der 1. Abdominalextremität) niemals verschwinden, sondern sich dauernd erhalten, wie zeitlich genau serierte Stadien beweisen. Fig. 7 u. 8 stellen Längsschnitte eines und desselben Embryo dar auf einem Stadium, wo Janeck keine Falten mehr fand, und das auch von andern Autoren nicht beschrieben wird... Die Figuren zeigen, dass trotz der starken Gewebsvermehrung und engeren Lagerung die Falten bezw. die zukünftigen Lungenlamellen noch deutlich zu unterscheiden sind... Die Zahl der Lamellen vergrößert sich fortwährend, so daß sie stets sehr eng gegeneinander gepresst erscheinen (Fig. 9). Es ist darum möglich, bei nicht ganz gelungener Fixierung oder bei spärlichem Material anstatt klarer Falten, die uns vorliegen, nur eine kompakte Masse von Kernen, im günstigsten Fall regelmäßig geordnet[37]) zu finden."

Auch nach Ivanič's Beschreibungen und Abbildungen sind die ersten Falten von außen sichtbar, liegen also außerhalb des Lungensackes. Außerdem sagt er: „Die Regelmäßigkeit der Faltung erscheint bedeutsam gegenüber dem von manchen Seiten gemachten Versuch (z. B. von Janeck), in den Falten nur zufällige Bildungen zu sehen, die höchstens provisorisch und durch starkes Wachstum bedingt wären und keinen morphologischen Wert hätten."

4. Entwickelung der Lunge bei den primitiven Arachnoideen.

Doch diese Angaben beziehen sich auf die Araneae. Und wie ist es bei den anderen Arachnoideen? Entwickeln sich auch bei ihnen die Lungen als Falten der Hinterfläche der abdominalen Extremität, so wie die Kiemen von *Limulus*? Diese Fragen müssen nach dem, was in der Literatur darüber zu finden ist, bejaht werden (Arbeiten von Laurie 1894 und Schimkewitsch 1906 über Pedipalpen und die Arbeit von Brauer 1895 über *Scorpio*.

37) Gesperrt im Original.

Nach Schimkewitsch 1906 wird „das zweite und dritte Segment (des Abdomens) jederseits durch eine Querfurche in zwei Abschnitte geteilt: in einen vorderen — das eigentliche Segment, und in einen hinteren — welcher dem Extremitätenpaar gleichgestellt werden kann. Hinter der Extremität befindet sich eine Vertiefung, welche dieselbe von der Ventralwandung des Abdomens scheidet. Diese Vertiefung stellt einen in dorsoventraler Richtung komprimierten Sack dar (Fig. 45), welcher denn auch die erste Anlage der Lunge repräsentiert. Zugunsten der von mir angeführten Deutung des erwähnten Hügelchens als einer Extremität spricht auch noch ein anderer Umstand: auf der inneren Seite dieses Hügelchens befindet sich die Anlage einer Apodeme, welche genau dieselbe Lage besitzt, wie die entsprechenden Apodemen der cephalothorakalen Gliedmassen" (Fig. 45).

„Die oben beschriebene Vertiefung stellt nicht die Anlage der ganzen Lunge, sondern nur desjenigen Teiles derselben dar, welcher als Wucherungspunkt bezeichnet werden kann, indem sie bei dem jungen *Telyphonus* als diejenige Stelle dient, wo neue Lungenblätter gebildet werden. Die untere Wandung dieser Vertiefung erscheint mehrschichtig, in Wirklichkeit ist sie jedoch nicht mehrschichtig, aber sie bildet anfangs noch nicht besonders zahlreiche Falten. Diese Falten sind es nun auch, welche die erste Anlage der Lungenblätter bilden. Die Zahl dieser Falten vergrößert sich und mit zunehmendem Wachstum rücken sie auf die hintere Oberfläche der Extremität (Fig. 46), wobei sie sich parallel zu den Wandungen der ursprünglichen Vertiefung legen . . ."

„Ursprünglich ist die Lungenhöhle, ausgenommen deren Gipfel, welcher häufig über dem Wucherungspunkte zu liegen kommt, noch nicht ausgesprochen und die zwischen den Lungenblättern liegenden interlamellären Zwischenräume öffnen sich bei der ausgeschlüpften Larve direkt nach außen, oder genauer gesprochen unter der Chitinauskleidung (Fig. 44). Bei der älteren Larve jedoch bildet sich eine Lungenhöhle, sowie spaltartige, in dieselbe führende Stigmen. Dies erfolgt aus dem Grunde, weil die Gelenkmembran zwischen dem zweiten und dritten und zwischen dem dritten und vierten Segmente des Abdomens sich einsenken, wodurch Falten entstehen, deren vorderste nicht nur die Lunge, sondern auch die Genitalöffnungen überdeckt . . . Aus dieser Beschreibung ergibt sich, dass man in völliger Übereinstimmung mit der Auffassung von Simmons (1894) die Lungen der Arachnoiden als eine Reihe von Blättern auffassen kann, welche auf der hinteren Oberfläche einer abdominalen Extremität entstanden sind und von einer Integumentfalte überdeckt werden. Bei ihrer Entwickelung findet keinerlei Inversionsprozess statt."

Aus diesem Zitate, besonders aus den von mir unterstrichenen Stellen, geht es klar hervor, dass die Lungen bei den Pedipalpen ebenso sich entwickeln, wie bei den Spinnen nach Purcell, Kautzsch und Ivanič. Allerdings sagt Schimkewitzsch, dass die Falten im Lungensack immer zahlreicher werden und mit zunehmendem Wachstum auf die hintere Oberfläche der Extremität rücken, also gerade umgekehrt, wie es nach Purcell bei den Araneen der Fall ist, wo die ersten Falten auf der Extremität entstehen und erst nachträglich in den Lungensack zu liegen kommen. Es mag sein, dass Schimkewitsch die allerersten Falten, die doch nur bei ganz bestimmter Orientierung der Schnitte zu bemerken sind und sonst leicht übersehen werden können, gar nicht zu Gesicht bekam. Bezeichnend ist immer der Satz, in dem es heißt, dass die interlamellären Zwischenräume (innere Lungenräume, „Saccules" Purcell's) anfangs direkt nach außen sich öffnen, weil die Lungenhöhle noch nicht ihre definitive Ausbildung erlangt hat.

Und diese zitierte Stelle und ebenso seine Fig. 46, Taf. III lassen kaum einen Zweifel, dass die Entwickelung auch der Pedipalpienlungen so wie die der *Limulus*-Kiemen verläuft. Dasselbe ist übrigens auch aus der älteren kurzen Beschreibung von Laurie 1894 und seiner Fig. 5, Taf. 22 zu ersehen.

Und wie ist es bei dem primitivsten Vertreter der Arachnoideen, beim Skorpion?

Brauer 1895, p. 415 sagt: „so kann meiner Ansicht nach kaum ein Zweifel darüber aufkommen, dass die Lungen hinter oder gar ganz getrennt von den Extremitätenanlagen entstehen, sondern dass die hintere Hälfte derselben es ist, welche eingestülpt wird und an welcher sich die Falten bilden. Das Material der Extremitätenanlagen geht offenbar in die Anlagen der Lungen über.“ Er schließt sich deshalb vollkommen der Ansicht von Kingsley an. Allerdings, auch nach Brauer ist die Reihenfolge, in welcher die Bildung der einzelnen Lamellen vor sich geht, gerade umgekehrt, als bei den Spinnen nach Simmons, Purcell, Kautzsch und Ivanič. Er sagt: „So weit ich habe feststellen können, entsteht die erste Falte an der am weitesten nach innen gelegenen Partie (der Einstülpung), dann folgen nach außen allmählich neue“ (p. 414). Doch hat offenbar auch Brauer die allerersten Falten nicht gesehen und auch hier ist die Reihenfolge der Lamellenbildung aller Wahrscheinlichkeit nach so, wie es Pereyaslawzewa (1907) im Gegensatz zu Brauer beim selben Objekt beobachtet hatte, d. h. gerade umgekehrt und deshalb in voller Übereinstimmung mit dem, was bei den Spinnen und bei *Limulus* beobachtet wurde.

Auf der Textfig. 15 d (p. 413) von Brauer zeigt die embryonale Extremität von *Scorpio* mit ihren Lungenfalten im Vergleich zu den mit Kiemenfalten versehenen Extremität von *Limulus* solche Ähnlichkeit, wie man sie nicht größer erwarten kann. (Schluss folgt.)

Ludwig Will. Der Einfluss des Hungers auf die Hydroiden und seine kausale Beziehung zum Polymorphismus.

Sitzungsber. u. Abh. d. Naturforsch. Ges. zu Rostock Bd. V. S. 33—55.

In dem Hydroidpolypen *Clava squammata* findet Will ein Objekt, das besonders stark auf Hungereinwirkung reagiert. Während die Stämme von den Spitzen der Hydrantententakeln anfangend bis an die Basis reduziert werden, ist die Entstehung und Ausbildung neuer Hydranten durchaus unabhängig vom Hungerzustand und seinen Begleiterscheinungen. Aus einem Vergleich abgeschnittener Hydranten von *Clava squammata* mit denen von *Syncoryne sarsii* sieht Will, dass jede Regenerationsstelle einen Absorptionspunkt darstellt. An Hydranten von *Clava*, welche unterhalb der Tentakelzone Gonophoren tragen, bewirkt der Hunger Reduktion der Tentakel und des Hypostoms, so dass der Typus eines Blastostyls entsteht. Hier schließt Will ohne zwingende Beweisgründe, dass die Gonophorenzone der *Clava* ein Absorptionsgebiet darstelle. Dieselben Reduktionen wie durch Hunger kommen an den gonophorentragenden Hydranten auch in freier Natur vor und zwar steigert sich die Häufigkeit der Erscheinung mit der Zunahme der Gonophorenbildung. Da der Hunger zur Blastostylbildung im Aquarium führt, müssen die Blastostyle in der freien Natur durch Einflüsse entstehen, die in gleichem Sinne wirken wie Nahrungsentziehung. Dies sind 1. der Knospungsvorgang als solcher und 2. die Wirkung der wachsenden Keimzellen. Weil nun Nahrungsentziehung, Knospung und die Anwesenheit wachsender Keimzellen ihre reduzierende und gestaltverändernde Wirkung durch Erzeugung eines physiologischen Hungerzustandes ausüben, so stellt

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 uÌˆber den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (Limulus-Theorie). Kritische Zusammenstellung der älteren und neuesten Literatur. 108-149