

sind. Wie ich nun aber an anderer Stelle gezeigt habe¹⁸⁾, sind die Schlussfolgerungen, die Späth aus seinen Versuchen zieht, nicht gerechtfertigt; die Versuche zeigen im Gegenteil, dass die Johannistriebbildung mit den äußeren Bedingungen in Zusammenhang steht. Diese Auffassung teilt auch Klebs in seiner neuesten Arbeit¹⁹⁾, er erblickt in den Ergebnissen der Späth'schen Versuche eine Bestätigung seiner Auffassung von der Abhängigkeit der Periodizität von den äußeren Bedingungen. Die Versuche von Späth ergaben u. a., dass abnorme Trockenheit, schlechte Ernährung, Verletzung der Wurzeln oder mangelhafte Pflöpfung sowie Beschattung die Johannistriebbildung ganz oder teilweise unterdrücken können, während durch gute Ernährung, Schnitt und Dunkelkultur die Bildung von Johannistrieben wesentlich gefördert wurde²⁰⁾. Diese Versuche zeigen meines Erachtens zur Genüge, dass hier ein Zusammenhang zwischen Johannistriebbildung und Wasser- bzw. Nährsalzversorgung besteht. Die Aufklärung der näheren Verhältnisse in der Natur muss weiteren, speziellen Versuchen überlassen werden; aus dem vorliegenden Tatbestand können wir aber mit Sicherheit schließen, dass die Erscheinung der Johannistriebbildung keinesfalls für die Annahme eines physiologischen Atavismus bei den Eichen und der Buche spricht.

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 statt Schluss.)

5. Zusammenstellung der embryologischen Daten.

Wir können die wichtigsten Tatsachen der Lungenentwicklung bei den Spinnen folgendermaßen zusammenfassen.

1. Die Lungen entstehen im engsten Zusammenhang mit den embryonalen Extremitäten und zwar in denjenigen Segmenten des Abdomens, in welchen auch bei *Limulus* Respirationsorgane sich befinden. (Diese Übereinstimmung ist besonders groß bei den Skorpionen und *Limulus*, wo sie Segment für Segment nachgewiesen werden kann, weil die allgemeine Zahl der Segmente in Prosoma und Mesosoma dieselbe ist, weil die embryonalen Beine

18) LakoN, Neuere Untersuchungen zur Frage der jährlichen Periodizität u. s. w. (Zeitschr. f. Forst- u. Landw. XI, 1913), p. 40—44.

19) Klebs, Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Sitzber. Heidelb. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl. 1913, 5. Abh. p. 34.

20) Späth, l. c., p. 50—60.

des Abdomens bei *Scorpio* ebenfalls in der Zahl von 6 Paaren sich finden und weil bei *Limulus* und bei *Scorpio*, wie es scheint, ein und dasselbe embryonale Segment während der Entwicklung verschwindet (Brauer 1895). Die Extremität des 8. Segmentes wird bei *Limulus* und *Scorpio* zum Genitaloperculum, indem sie hier und dort ihre respiratorische Funktion verliert. Die Extremität des 9. Segmentes, welche bei *Limulus* ein gewöhnliches Kiemenbein ist, liefert bei *Scorpio* den Pecten, welcher wohl ebenfalls wie die Lunge eine Modifikation des Kiemenbeines ist, nur in einer anderen Richtung. — Demnach entsprechen die 4 nächsten Kiemenbeinpaare von *Limulus* den 4 Lungenpaaren der Skorpione.

2. Die Lungenblätter entstehen als Falten der Extremität.

3. Diese Falten erscheinen genau wie bei *Limulus* auf der Hinterfläche des Beines.

4. Die ersten Falten entstehen außerhalb des Lungensackes, auf der freien Oberfläche der vom Körper abstehenden Extremität, worin sich eine Ähnlichkeit mit den embryonalen Kiemenfalten von *Limulus* kundgibt, wie es nicht besser gewünscht werden kann. Sie liegen näher dem distalen Ende des embryonalen Anhangs und gehen nicht bis zur Basis desselben.

5. Alle Falten entstehen in derselben Reihenfolge wie bei *Limulus*, d. h. die älteren liegen mehr distalwärts, die jüngeren mehr proximalwärts.

6. Die übrigen Falten entstehen im Lungensack, auf seiner Vorderwand, welche aber nichts anderes als die Hinterfläche der Extremität ist.

7. Die Falten, welche außerhalb des Lungensackes und die, welche im Innern des Lungensacks gebildet werden, sind einander vollkommen ähnlich und werden in identischer Weise zu den Lungenblättern. Deshalb müssen wir auch alle Falten, welche im Lungensack gebildet werden, als zur Beinhinterfläche gehörig ansehen.

8. Alle Falten verwandeln sich in die Lungenblätter, es gibt keine solchen, die vorübergehend erschienen und später wieder verschwänden (Purcell, Kautzsch, Ivanič gegen Janeck und Montgomery).

9. Die Falten der Arachnoideen wachsen nicht nach außen, von der Extremität weg, sondern nach innen, ins Beininnere. Dadurch ist ihr Unterschied von den *Limulus*-Kiemen bedingt.

10. Die Lungenextremität mit ihren Respirationsfalten sinkt ins Körperinnere ein und ihr äußeres Epithel bildet das Operculum der Lunge.

11. Diese typische Falten kommen nur an der Extremität des 2. abdominalen Segmentes vor. Andere abdominale Segmente zeigen nichts Entsprechendes. (Das geht auch aus der Arbeit von Janeck und Montgomery hervor.) Diese Falten des 2. abdominalen Beines

sind auch von der Faltung der thorakalen Beine, durch welche hier die beginnende Beingliederung angedeutet wird, grundverschieden (wie es Janeck 1910, p. 648 selbst zugibt).

12. Die Falten haben in bezug auf den ganzen Embryo eine mehr horizontale Lage (ebenso wie die Kiemenblätter von *Limulus*).

13. Die embryonalen Abdominalbeine beim *Scorpio* und *Pholeus* erinnern auch in ihrer äußeren Form die Kiemenbeine von *Limulus*.

Im Zusammenhang mit diesen embryologischen Tatsachen sei nochmals auf die Fig. 2, 3 und Fig. 4, 5 hingewiesen, welche die Ähnlichkeit zwischen den fertigen Organen bei *Limulus* und bei den Arachnoideen zeigen.

6. Andere Ansichten über die Entstehung der Lungen.

Nach alledem, was oben gesagt ist, darf die direkte Ableitung der Lungen aus den Kiemen als die wahrscheinlichste Theorie betrachtet werden.

Es sind aber heutzutage auch etwas abweichende Ansichten darüber aufgetaucht, die die *Limulus*-Theorie gerade in dieser Hinsicht modifizieren wollen. So macht zunächst Kautzsch 1910 (p. 591, 592 Anm.) folgende Bemerkung. „Nach Ansicht mancher Autoren ist *Limulus* erst sekundär zum Wassertier geworden. Denkbar wäre immerhin die Zurückführung von Lunge und Kieme auf eine gemeinschaftliche Grundform, nämlich die gegliederte Extremität. Die Ähnlichkeit der ersten Lungenfalten mit der ersten Anlage der Thorakalextremitätengliederung ist überraschend.“

Warum sollen wir aber die Lungen auf die Beingliederung in völlig unbekannter Weise zurückführen, wenn wir sie viel ungezwungener auf die Kiemenblätter zurückführen können in der Art, wie es Kingsley sich vorstellte! Die lamellosen abdominalen Beine der Merostomen, welche, wie der Vergleich der abdominalen Segmente von *Limulus* und *Scorpio* zeigt, genau den Lungenbeinen auch in bezug auf ihre Zugehörigkeit zu den bestimmten Segmenten entsprechen, haben keine solche Gliederung, auf welche die Lungenblätter zurückgeführt werden könnten. Wohl aber zeigen ihre Kiemenblätter die größte Ähnlichkeit sowohl in ihrer ganzen Beschaffenheit, als auch in kleinen Details ihrer Struktur (Zellsäulen), mit den Lungenblättern. Auch ihre Funktion ist hier und dort dieselbe, weil die Form der Blätter, ihr Blutraum, die Beziehungen zum äußeren Medium, Verlauf der Blutgefäße und die Lage der venösen Blutsinuse, die veno-perikardialen Muskeln (Lankester), die doch auch im Dienste der Respiration stehen, bei *Limulus* und die *Scorpio* genau die gleichen sind. Wie kann man sich alle diese Ähnlichkeiten erklären, wenn beide Organe als bloß konvergente Bildungen auf unbekanntem Wege aus der Beingliederung entstanden sind?

Man muss nochmals auf den Umstand hinweisen, dass die Lungen in denselben Segmenten entstehen, in denen bei *Limulus* die kiementragenden Beine sich befinden. Das erste Paar von den bleibenden abdominalen Beinen verliert sowohl bei *Scorpio*, als bei *Limulus* seine respiratorische Funktion und tritt in Beziehungen zu den Geschlechtswegen (Genitaloperculum). Das 2. Beinpaar von *Scorpio* wird zum Pecten, welcher dem Kiemenbein und auch der Lunge verwandt sein muss. Warum können wir jetzt nicht annehmen, dass auch die nächsten kiementragenden Beinpaare eines limulusartigen Merostomen dieselbe Funktion wie bei *Limulus* auch weiter (bei seinem Übertritt zum Landleben) beibehalten hätten, indem sie ins Körperinnere einsanken und ihre Kiemenblätter durch kleine Veränderungen zu Lungenblättern wurden?

Es war eigentlich Heymons 1904¹, welcher zuerst die Annahme machte, dass die Lungen kaum direkt aus limulusartigen Kiemen abgeleitet werden könnten. Er führte die rezenten Cheliceraten (Arachnoideen und *Limulus*) auf gemeinsame, an feuchten Orten lebende Vorfahren (Ufertiere) zurück, „bei denen die heutzutage allerdings sehr auffallende Differenzierung der Atmungsorgane nicht so ausgeprägt war“. Ihm schloss sich auch Reuter 1909 an (p 66—67). Gegenüber dieser Ansicht muss hervorgehoben werden, dass nach den Funden von Walcott 1911, 1912 auch bei den kambrischen Merostomen, ja wahrscheinlich auch bei den Trilobiten, die Kiemen kaum viel anders als bei *Limulus* gebaut waren und jedenfalls richtige Wasseratmungsorgane waren.

Auch Dahl 1912 spricht den Gedanken aus, dass die Lungen nicht aus den Kiemen entstanden seien, sondern die Lungen, Tracheen und Kiemen, alle samt und sonders, aus einer Art von primitivsten Respirationsorganen abgeleitet werden müssen. Er macht die Annahme, dass die Vorfahren der Arachnoideen Uferbewohner waren und sagt darauf: „Wir können uns dann die Atmungsorgane sehr wohl so primitiv vorstellen, dass sich aus ihnen *Limulus*-Kiemen, Fächertracheen und Röhrentracheen entwickeln konnten. Freilich müssen wir uns darüber klar sein, dass unsere Theorie dann etwas ganz anderes geworden ist als die *Limulus*-Theorie in ihrer ursprünglichen Form.“ Was sind es aber für Vorfahren, welche noch primitiver sind als die Merostomen, die sich doch in den ältesten Schichten finden und sich unmittelbar an die Trilobiten anschließen? Was sind es für primitive Atmungsorgane, die noch primitiver sind als Merostomenkiemen? Davon sagt Dahl nichts. Offenbar hat auch er die merkwürdige Ähnlichkeit der Kiemen und Lungen, Entstehung des Lungenoperculums aus einem Teil des embryonalen Beines, die Beziehungen der Lungen der Arachnoideen und der Kiemen des *Limulus* zu denselben Segmenten des Körpers und in beiden Gruppen ganz ähnliche Umwandlung eines und desselben

abdominalen Beinpaares in das Genitaloperculum nicht näher berücksichtigt.

Auch hat er die ontogenetischen Tatsachen, welche uns durch Purcell bekannt geworden sind, nicht in Erwägung gezogen und er sagt nicht, warum er die Theorie von Kingsley verwirft und an Stelle derselben seine eigene vorschlägt. Auch sieht man aus seiner Schrift nicht, warum ihm die Ableitung der Tracheen aus den Lungen, wie sie Purcell 1909 und 1910 vertritt, unwahrscheinlich vorkommt.

Und wenn die Tracheen aus den unbekanntem primitiven Organen entstanden sind, so müsste man doch angeben, welche Teile des Tracheensystems von ihm daraus abgeleitet werden, denn die medianen Tracheenstämme entstehen ja nach Purcell und Kautzsch aus den Entapophysen, sind also dem lateralen Stamme nicht homolog.

Dahl will die Kiemennatur der Lungen nicht anerkennen, weil ihm die Angaben von Purcell und Kautzsch, wonach die ersten Lungenblätter außerhalb des Lungensackes auftreten, nicht gesichert erscheinen und durch die Arbeiten von Brauer 1895, Montgomery 1909 und Schimkewitsch 1906 nicht unterstützt würden. „Stände diese Tatsache bei allen Spinnen fest, so würde dadurch allerdings die *Limulus*-Theorie recht fest begründet.“ Schon die genaue Analyse dieser Arbeiten könnte, glaube ich, wahrscheinlich machen, dass diese Tatsache in der Tat feststeht. Jetzt kann aber Dahl die gewünschte Bestätigung noch in der Arbeit von Ivanič finden.

Und nehmen wir selbst an, es würde sich später herausstellen, dass nicht Purcell, Kautzsch und Ivanič, sondern Janeck und Montgomery Recht hätten, würden wir dann gezwungen sein, anstatt der Theorie von Kingsley diejenige von Dahl anzunehmen? Gewiss nicht. Die Lungenblätter entstehen doch unzweifelhaft auf der Hinterfläche der Extremität (Kichinouye, Simmons, Brauer, Laurie, Schimkewitsch, Purcell, Kautzsch, Ivanič), weil die Extremität selbst zum Lungenoperculum wird. Und wenn man keine embryonalen Falten außerhalb des Lungensackes im Gegensatz zu den Behauptungen von Purcell, Kautzsch, Ivanič beobachtete, so würde diese Tatsache offenbar nur so viel beweisen, dass die abdominalen Extremitäten der Arachnoideen ganz rudimentär sind und so von dem Lungensack eingeschlossen werden, dass keine von den Falten von außen mehr sichtbar sein kann.

Ja noch mehr. Selbst wenn die ersten Falten der Abdominalbeine nicht zu den definitiven Lungenblättern würden, wie es Janeck und Montgomery wollen, könnte man wirklich diesen merkwürdigen Falten jede phylogenetische Bedeutung absprechen, trotz ihrer Ähnlichkeit mit Kiemen- und Lungenblättern, trotz ihrer bemerkenswerten Lage auf der Hinterfläche der Extremität, trotz ihrer Zugehörigkeit zu den Beinen und zu den Segmenten, wo auch

bei *Limulus* ähnliche respiratorische Falten sich befinden? Gewiss könnte man alle diese Tatsachen auch in diesem Falle nicht leichten Herzens von der Hand weisen, um andere noch weniger durch Tatsachen begründete Spekulationen aufzustellen.

In diesem Falle würden wahrscheinlich diese provisorischen Falten immerhin so viel bedeuten können, dass die den Kiemenblättern homologe Falten auch bei den Arachnoideen noch als atavistische Erscheinung während der Entwicklung auftreten, dann aber verschwinden, wobei allerdings eine merkwürdige Verschwendung des Materials vorliegen würde. Sie verschwinden, so könnte man weiter denken, weil sie nicht direkt in Lungenblätter sich verwandeln können; das geschieht aber schließlich mit einer anderen, vielleicht weiteren Reihe ganz ähnlicher Falten³⁸⁾. Selbst Janeck sagt, dass die kompakte Anlage, aus welcher nach ihm die Lungen sich entwickeln, theoretisch als Faltenbildung aufgefasst werden kann. Alles das würde meiner Ansicht nach doch immer wahrscheinlicher sein als die Annahme, dass die Kiemen, Lungen und Tracheen aus einem primitiven unbekanntem Respirationsorgan eines unbekanntem Vorfahren herkommen.

Es mag sein, dass die Kiemen des merostomenartigen Vorfahren der Arachnoideen nicht vollkommen so ausgesehen haben, wie die des heutigen *Limulus*; man kann vielleicht auch zugeben, dass sie in gewisser Hinsicht primitiver sein konnten. Doch jedenfalls waren diese Unterschiede nicht groß, weil die Struktur der Lungen mit ihren Lungenblättern, Zellsäulen etc. einer solchen der *Limulus*-Kiemen zu sehr ähnlich ist und weil die Kiemen der kambrischen Merostomen und Trilobiten wohl nicht viel primitiver waren.

Wenn wir annehmen wollten, dass die Kiemen der Arachnoideen vielmehr primitiver wären als diejenigen von *Limulus*, so müssten wir weiter schließen, dass die *Limulus*-Kiemen und die ihnen so ähnlichen Arachnoideenlungen beide aus einer gemeinsamen Anlage in einer streng parallelen Richtung sich entwickelt haben. Dieser auffallende Parallelismus könnte nur durch die nahe Verwandtschaft beider Gruppen bedingt sein. Diese streng parallele Entwicklung wäre aber, ungeachtet der nahen Verwandtschaft beider Gruppen, doch zu auffallend, weil die Lungen und Kiemen in so verschiedenen Medien funktionieren. Aus diesem Grunde wäre eher die Annahme wahrscheinlicher, dass die Lungen direkt aus den limulusartigen Kiemen sich entwickelt haben. Und man kann sich nur darüber wundern, wie diese Kiemenstruktur in den Lungen bis auf heute so vollkommen sich erhalten konnte.

38) In der Entwicklung der Crustaceen kommt es vor, dass Extremitäten, welche auf jüngeren Entwicklungsstadien bereits angelegt sind, auf späteren verschwinden, um noch später wieder zu erscheinen und definitive Gestalt anzunehmen.

Und wenn die Lungen nicht aus den Kiemen und die Arachnoideen selbst nicht aus den Merostomen entstanden sind, welche andere Erklärung ihrer Lungenentstehung können wir als Ersatz in der Literatur finden?

Sehr viele Forscher nahmen an, dass diese Organe nichts anderes als Büschel der plattgedrückten Tracheen wären. Zuerst wurde diese Ansicht besonders von Leuckart ausgearbeitet (1848, Anmerkung zur Seite 119, und 1849, p. 246—254) und von vielen anderen Zoologen (Leydig 1857, O. Schmidt 1876, Bertkau 1872, Lang 1889) angenommen, ganz neuerdings noch durch Jannecki 1909, Schtschelkanowzew 1910, Haller 1911 vertreten.

Doch diese Annahme wird durch die Entwicklung der Lungen, wie sie uns durch die Arbeiten von Purcell, Kautzsch, Ivanič, Wallstabe (und man kann wohl sagen auch durch die Arbeiten von Janneck und Montgomery) bekannt ist, keineswegs unterstützt. Man hat den Lungensack als gemeinsamen Tracheestamm betrachtet, von welchem die plattgedrückten Tracheen (innere Luft Räume) fächerartig entspringen. Aber die ersten inneren Luftkammern entstehen außerhalb des Lungensackes und deshalb kann man den letzteren nicht als einen gemeinsamen Tracheestamm auffassen (Purcell 1909). Die Lungenblätter entstehen als Falten auf der Hinterfläche der abdominalen Extremität. So entstehen die *Limulus*-Kiemen, aber derartig angebrachte Tracheenbüschel sind bis jetzt unter den Arthropoden nicht beobachtet worden.

Übrigens, wenn wir die Entstehung der inneren Luftkammern auf die unmittelbare Wirkung der atmosphärischen Luft zurückführen würden und wenn wir auch die Entstehung der Tracheen durch dieselbe Ursache erklären wollten, so bekäme die Streitfrage, ob die Lunge eine Trachee sei, eine ganz andere Beleuchtung.

Wenn die inneren Luftkammern durch plötzliche Veränderung der Teilungsrichtung der Zellen, welche die Kiemenblätter der Arachnoideenvorfahren zusammensetzen, unter der unmittelbaren Wirkung der atmosphärischen Luft beim Übertritt zum Landleben entstanden sind, so waren eigentlich diese neu entstandenen inneren Luftkammern durch ihre Funktion den Tracheen ähnlich; man hätte sie daher auch Tracheen nennen können³⁹⁾. Doch da sie durch Umwandlung der Kiemenblätter entstehen, müssen wir sie in erster Linie mit den Kiemen homologisieren.

Die Tracheen sind wahrscheinlich ebenfalls unter dem unmittelbaren Einfluss der atmosphärischen Luft entstanden. Darauf deutet der Umstand, dass sie aus so verschiedenen Anlagen entstehen konnten. Nach der Arbeit von Purcell 1909 und 1910 sind nicht nur die Tracheen der verschiedenen Tracheaten auf verschiedene Anlagen zurückzuführen, sondern diese Respirationsorgane sind auch innerhalb der Arachnoideenklasse verschiedenen Ursprungs; ja noch mehr die Tracheen eines und desselben spinnenartigen Tieres sind verschiedenen Ursprungs, mögen sie im Cephalothorax und Abdomen oder nur in zwei aufeinanderfolgenden abdominalen Segmenten (*Caponiidae*) liegen. Das gilt sogar für den einen und den anderen Teil des Tracheenstammes in ein und demselben Segment (die meisten Dipneumones). Offenbar ent-

39) Bei den Landasseln sind unter ganz ähnlichen Verhältnissen auch in der Tat tracheenartige Röhrrchen entstanden.

stehen die Tracheen mit Leichtigkeit überall da, wo nur das Gewebe in entsprechender Weise auf die Wirkung der atmosphärischen Luft reagiert.

Mit den Lungen ist es anders, die können nur auf einer besonders vorgebildeten Grundlage entstehen. Mit anderen Worten, wenn wir mehr physiologisch reden wollen, kann die Tracheenart, welche wir Lunge nennen, einzig auf der Grundlage der Kiemenbeine ihre Entstehung nehmen. Sie kommen deshalb nur bei den Arachnoideen vor, und da sie auf solcher Grundlage entstanden sind, so ahmen sie auch die Struktur der Kiemenbeine vollkommen nach; resp. für die Entstehung solcher Tracheen mussten die Kiemenbeine nur sehr wenig umgeändert werden.

Ein anderer Unterschied zwischen Lungen und Tracheen wäre der, dass die Tracheen in der Phylogenese der Arachnoideen als spätere Bildungen erscheinen. Diejenigen Formen, welche offenbar zunächst aus den Merostomen entstanden sind und welche die primitive Organisation bis zu unseren Tagen behalten haben, haben noch keine Tracheen. Und der Grund hierfür ist wohl der, dass die Gewebe dieser älteren Formen noch nicht so auf die Wirkung der Luft reagierten, dass aus dieser Reaktion hätten echte Tracheen entstehen können (Skorpione, Pedipalpen, Tetraneumonien). Erst bei den abgeleiteten, jüngeren Formen, die zugleich vielleicht zu größeren Umwandlungen fähig waren, haben die Zellen auch auf den anderen Körperstellen durch Umwandlungen in verschiedenen Generationen, durch andauernde Wirkung der Luft in einer sukzessiven Reihe von Generationen Eigenschaften angenommen, dank welcher sie bei ihrer Reaktion auf die Luftwirkung zu Tracheen auswuchsen. Schließlich waren in diesen späteren Generationen auch die Zellen, welche bei ihnen die Anlage der Lungen bildeten, in derselben Weise modifiziert, so dass auch die Lungenanlagen endlich in echte Tracheen sich umwandeln konnten, wenn sonst die Verhältnisse günstig waren. Das geschah entweder nur in einem Segment (die meisten Dipneumonien) oder auch in den beiden (*Caponiidae*). Für diesen letzten Unterschied war wahrscheinlich die Lage der Lunge, ihre Beziehungen zu den anderen Organsystemen, z. B. zum Blutgefäßsystem, ausschlaggebend.

Eine andere Meinung hat Lamy 1902 ausgesprochen. Nach ihm sind weder die Tracheen noch die Lungen als primitive Organe anzusehen, weder haben die Tracheen den Lungen den Ursprung gegeben, noch umgekehrt. Beide Arten von Atmungsorganen konnten unabhängig voneinander und gleichzeitig als divergente Bildungen aus einer anfangs existierenden Einsenkung entstanden sein. In einem Falle hat diese Einsenkung durch das Hervorbringen von plattgedrückten Säcken den Lungen den Ursprung gegeben, im anderen Falle sind durch das Hervorbringen der röhrenförmigen Auswüchse Tracheen zustande gekommen. Doch diese Annahme von Lamy wird durch die Lungenentwicklung widerlegt, denn die ersten inneren Luftkammern entstehen, wie es Purcell (1895, 1909), Kantsch 1910 und Ivanič 1912 zeigen, außerhalb des Lungensackes, und deshalb können wir die Einsenkung nicht als etwas Primäres ansehen (Purcell 1909). Und die ganze Entwicklung, die Verwandlung der Extremität in das Operculum zeigt deutlich, dass die Vorderwand des Lungensackes nichts anderes ist als die Hinterfläche dieser Extremität. Übrigens vertrat Lamy diese Ansicht und wies diejenige von Purcell zunächst nur deshalb zurück, weil ihm die Angaben des letzteren (1895) über die Entstehung der ersten Luftkammern als nicht gesichert erschienen. Seitdem haben

aber diese Angaben doch ihre volle Bestätigung erfahren, wie wir früher gesehen.

Eine dritte Meinung ist die von Jaworowsky 1894. Nach diesem Forscher wird ontogenetisch in dem Lungensegment zuerst eine Trachee angelegt. Später geht aber der größte Teil derselben zugrunde, es bleibt nur der Anfangsteil und in diesem Tracheenstummel legt sich die vordere Wand in Falten, wodurch die Lunge zustande kommen soll. Keiner von den späteren Forschern hat jedoch eine derartige Entwicklung der Lungen bestätigt, zu keiner Zeit existiert im Lungensegment eine solche embryonale, später sich rückbildende Trachee, auf deren Kosten und in deren Überbleibsel die Lunge sich entwickeln könnte.

Kautzsch (p. 584) gibt auch eine Erklärung dafür, wie Jaworowsky zu seinem Irrtum kam: mit dem Lungensack stößt unmittelbar die Entapophyse zusammen und eben diese beiden angrenzenden Organe hält Jaworowsky für eine einheitliche Bildung, für die vermeintliche embryonale Trachee (wie es auch Ivanič und noch früher Lamy und Carpenter 1904 vermutet haben). Dass es in der Tat so ist, beweist nach Kautzsch die auffallende Bemerkung von Jaworowsky, dass seine Trachee von ihrem Vorraume durch ein Diaphragma abgegrenzt sei.

Noch eine andere Meinung hat Kennel 1891 ausgesprochen. Derselbe leitet alle Tracheaten von „Peripatiformes“ ab und unterscheidet unter den Tracheen drei Entwicklungsstufen: primäre Tracheen des *Peripatus*, sekundäre Tracheen der Arachnoideen und der *Julidae* (Vorhof, von welchem die unverzweigten, spirallosen Röhrchen abgehen) und tertiäre Tracheen der Insekten und einiger Arachnoideen. Diese letzteren sind aus den sekundären dadurch entstanden, dass der Vorhof sich spaltete und sich in Zipfel auszog; diese Zipfel sind eben tertiäre Tracheen, welche an ihrem Ende noch die unverzweigten sekundären Tracheen tragen.

Aus den sekundären Tracheen mit ihrem Vorhof sind in einer anderen Richtung die Lungen der Spinnen entstanden und zwar dadurch, dass sich hier der Vorhof nicht in spitze Höcker und Zipfel teilte, sondern in parallele Falten legte, von welchen jede wie zuvor zunächst noch sekundäre Tracheen trug. Später sind die letzteren verschwunden und so sind die „Tracheenlungen“ entstanden.

Auch hier kann man zum mindesten sagen, dass solche Ansichten in vollem Widerspruch mit der Embryogenese der Arachnoideen stehen.

Nach Bernard (1892—1894) sollen die Lungen der Arachnoideen, ebenso wie ihre Tracheen, ihre Coxaldrüsen, Giftdrüsen der Cheliceren, Spinndrüsen, Drüsen im Basalgliede der 2. Extremität, weiter aber auch die Tracheen der übrigen Arthropoden,

„Coxaldrüsen“ der Myriapoden und des *Peripatus*, Speicheldrüsen der Insekten u. s. w., samt und sonders aus den Borstensäcken der Anneliden entstehen, — eine Theorie, welche hier wohl undiskutiert bleiben darf.

Sinclair (1892) leitet die Lungen aus den Tracheen ab und sieht in den Tracheen von *Scutigera* eine Zwischenstufe der Evolution der Tracheen in die Lungen (wie es auch Haase 1885, teste Lamy 1902, p. 237 diese abweichenden Respirationsorgane der *Scutigera* als Bindeglied zwischen den Röhrentracheen der Arachnoideen und ihren Lungen betrachtet hat).

Wheeler 1900 und Rucker 1901 wollten in den 3 Paaren von Abdominalsäcken von *Koenenia*, welche durch Blutdruck ausstülpbar sind, die Vorläufer der Lungen und Tracheen der Arachnoideen erblicken. Bereits Hansen 1901, und weiter Börner 1904 wiesen diese Auffassung als unbegründet zurück. Der letztere entdeckte (1904) solche Ventralsäcke bei den Tarantuliden in demselben Segment, in welchem auch das 2. Paar von Lungen sich befindet. „Diese Tatsache spricht somit entschieden gegen die von Wheeler eingeleitete und von Miss Rucker noch etwas weiter ausgeführte Ansicht. Die Ventralsäcke der Pedipalpen, wie ja auch jene der verschiedenen Ateloceraten, sind keine ursprüngliche Bildungen, sondern neuerworbene Organe, die bei den ersteren keinesfalls mit primären Respirationsorganen in Beziehung zu bringen sind“ (p. 106, 107).

Börner (p. 109) möchte sie vergleichend-morphologisch als Coxalorgane auffassen. Er ist auch mit der Ansicht von Grassi und Rucker nicht einverstanden, wonach *Koenenia* als die primitivste aller Arachnoideen aufzufassen wäre. Der Mangel an Malpighischen Gefäßen und Respirationsorganen deutet nach ihm darauf hin, dass *Koenenia* „ein relativ junger Pedipalpen-Typus“ ist, welcher „erst auf dem Wege eigenartiger Rückbildung, die vielleicht in manchen Einzelheiten zu der Wiedererwerbung phylogenetisch alter Stadien geführt hat, seine heutige Gestalt erlangt hat“ (p. 92).

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

Nach dem Gesagten kann man kaum zweifeln, dass die Ansicht, wonach die Lungen durch Umwandlung der Kiemen entstanden sind, die größte Wahrscheinlichkeit für sich hat.

1. Bedeutung dieser Frage für die *Limulus*-Theorie.

Die Ursache, warum viele Forscher die Lungen aus den Kiemen und überhaupt die Arachnoideen aus den Merostomen abzuleiten sich weigerten, lag, wie Kingsley hervorhebt, nicht in der Schwierig-

keit, sich die Umwandlung der Kiemen in die Lungen vorzustellen, sondern in den Konsequenzen, welche bei dieser Annahme in bezug auf die Tracheen gezogen werden mussten. Wenn die Arachnoideen nicht mit den Merostomen, sondern mit anderen Tracheaten als Verwandte angesehen wurden, so war mit dieser Ansicht die Erklärung für das Vorhandensein der Tracheen bei den Arachnoideen bereits gegeben. Die Tracheen sind eben bei allen diesen Formen von einem gemeinsamen Ahnen ererbt; dass eine solche primitive Ausgangsform schon Tracheen besessen haben könnte, beweist *Peripatus*, welcher auch von vielen Forschern einen solchen gemeinsamen Ahnen als sehr nahestehend angesehen wurde. Mit der Annahme der *Limulus*-Theorie änderte sich dies alles. Da man die übrigen Tracheaten nicht aus den Merostomen, weder direkt noch vermittelt der Arachnoideen, ableiten konnte, so müsste man annehmen, dass die Arachnoideen mit den anderen Tracheaten nicht näher verwandt sind und dass ihre Tracheen ganz unabhängig von solchen der Insekten und Myriopoden entstanden sind. Eben zu einer solchen polyphyletischen Entstehung der Tracheaten und ihrer Tracheen konnte man sich nicht entschließen.

Wenn die Arachnoideen aus den Merostomen und ihre Lungen aus den Merostomenkiemen entstanden sind und die Tracheen offenbar nicht wie die Lungen direkt aus den Kiemen entstehen konnten, so bleiben für die Tracheen bei der Annahme der *Limulus*-Theorie zwei Möglichkeiten in bezug auf ihre Herleitung: Entweder sind sie von den Lungen ganz unabhängig aus besonderen Anlagen entstanden oder sie sind aus den Lungen selbst abzuleiten. Wir werden weiter unten sehen, dass die ontogenetische Erforschung der Tracheenentwicklung die merkwürdige Tatsache zutage gefördert hat, dass beide Möglichkeiten für ein und dasselbe Tracheepaar bei einem und demselben Tier anzunehmen sind. Doch bevor die Entwicklung der Tracheen näher bekannt war, schien man in der Tat vor diesen beiden Alternativen zu stehen. Die erste, wonach die Lungen und Tracheen nichts Gemeinsames haben würden, schien gänzlich unannehmbar (Leuckart 1848, 1849), weil die Tracheen und Lungen bei den Spinnen (Dipneumones) offenbar stellvertretend vorkommen und weil die histologische Struktur der Tracheen sehr oft an diejenige der Lungen erinnert. Und so war man gezwungen, bei der Annahme der *Limulus*-Theorie zu der zweiten Alternative zu greifen und die Tracheen aus den Lungen abzuleiten.

Dann würden aber, wie gesagt, die Tracheen der Arachnoideen mit den Tracheen der übrigen luftatmenden Arthropoden (Onychophoren, Insekten, Myriapoden), welche man nicht in der gleichen Weise auf eine Lunge zurückführen kann, nichts Gemeinsames haben. Trotzdem die Tracheen der Arachnoideen und diejenigen

der Insekten so ähnlich sind, muss man sie hier und dort als konvergente Bildungen betrachten und kann sie nicht von einem gemeinsamen, schon mit Tracheen versehenen Tracheatenachsen ableiten. Und das schien eben wenig plausibel zu sein, die Tracheen schienen nicht nur überall homologe Bildungen, sondern auch ein recht altes Merkmal der luftatmenden Arthropoden darzustellen.

Heutzutage denken aber die meisten Zoologen nicht mehr daran, alle luftatmenden Arthropoden aus dem *Peripatus* abzuleiten, ja sie bezweifeln überhaupt — und zwar aus verschiedenen Gründen — die monophyletische Abstammung der Gliederfüßler.

Und neueste Forschungen zeigen, dass die neuerkannten Tatsachen aus der Entwicklung der Tracheen die Annahme ihrer polyphyletischen Abstammung recht wahrscheinlich machen.

Dass es in der Tat so ist, dürfte die folgende kurzgefasste Wiedergabe der Arbeiten von Purcell 1909 und 1910 zeigen.

2. Ontogenetische Entwicklung der Tracheen nach Purcell 1909 und 1910.

Die Trachee entwickelt sich bei den Spinnen in dem 9. postoralen oder dem 3. abdominalen Segment. Die embryonale Extre-

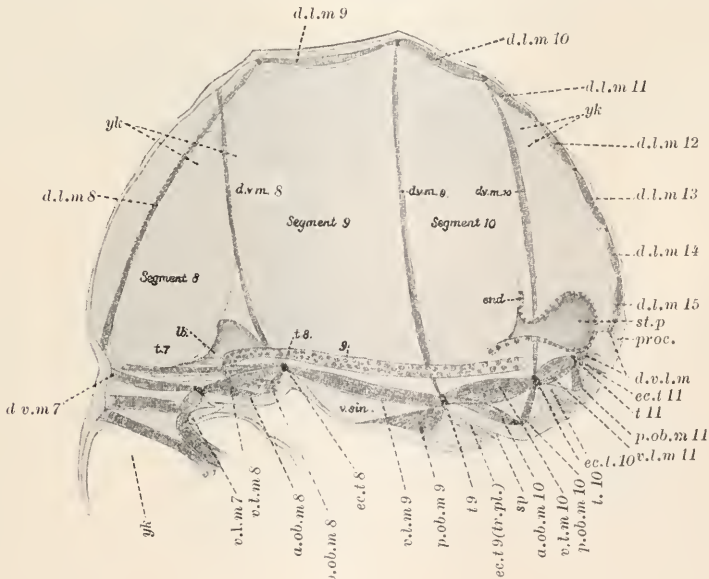


Fig. 28.

mität dieses Segments unterscheidet sich keineswegs von einer solchen des 8. (Lungen-)Segments. Auch hier befindet sich hinter dem Anhang eine transversale Vertiefung („post appendicular, intersegmental infolding“ Fig. 6, *gr* hinter den Buchstaben *ab.opp* 2).

In jedem abdominalen Segment bildet sich aus dem Cölomabschnitt ein longitudinales Muskelsegment, so wie es oben beschrieben ist;

da, wo dieses mit der Körperwand in Berührung kommt, nimmt die Ektodermfläche eine besondere Struktur an (*ect 8, ect 9, Fig. 28*), aus dem Mesoderm (Schimkewitsch) bilden sich „Entochondrites“ (*t8 u. t9, Fig. 28*), mittels welcher der Muskel an diese „ectodermal area“, oder ektodermale Muskelanheftungsstelle, sich ansetzt. Diese „ectodermal area“ liegt in jedem Segment im Bereiche des medialen Teiles der oben erwähnten postappen-
dikulären Transversal-

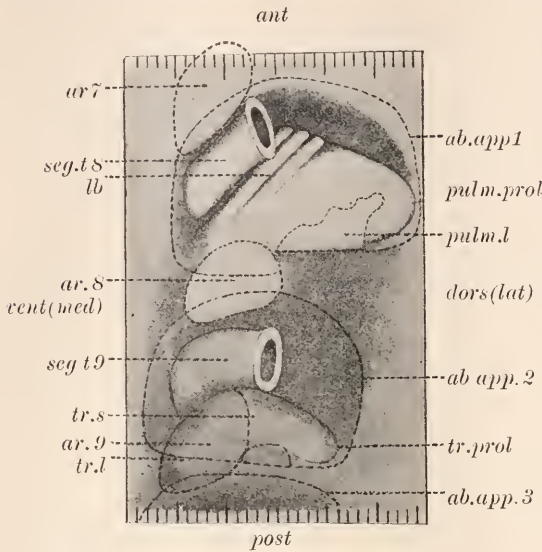


Fig. 29.

grube (*ent, Fig. 9, ar 8, ar 9, Fig. 29*). Sie sind in allen Segmenten serial homolog (*Fig. 29*); in allen Segmenten vertiefen sie sich im

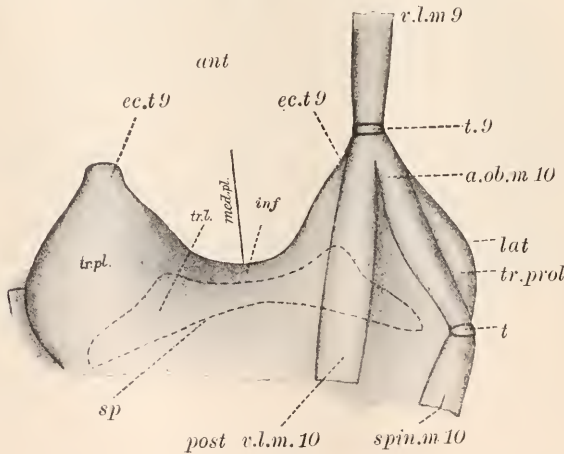


Fig. 30.

Laufe der weiteren Entwicklung zu hohlen, ins Körperinnere hineinragenden, mit Chitin ausgekleideten Einstülpungen; auf diese Weise werden sie zu den Entapophysen („apodemes“, „ectodermal tendons“),

der laterale Tracheenstamm entspricht also der Lunge des vorhergehenden Körpersegments; der mediale Stamm dagegen entsteht aus der „ectodermal area“, welche als etwas von dem Lungen- und Trachealsack ganz Unabhängiges erscheint, welche in allen Segmenten serial homolog ist, welche auch in den Segmenten existiert, in denen keine Lungen-, resp. Trachealsäcke zur Ausbildung kommen und welche schließlich überall als Anheftungsstelle der Muskeln dient.

Schon vom Beginn der Entwicklung an ist ein Unterschied zwischen dem 8. und 9. Körpersegment merklich: im Lungensegment ist der Lungensack ganz besonders stark entwickelt, die Entapophyse dagegen sehr schwach, im Tracheensegment ist es gerade umgekehrt (Fig. 29; vgl. auch Fig. 5 und Fig. 31).

Die weitere Entwicklung im Tracheensegment geht in der Weise vor sich, dass die Entapophyse noch weiter sich verlängert und jetzt eine lange Röhre darstellt, in deren Hohlraum die Kutikula miteinander anastomisierende Fortsätze bildet, wie es für die Tracheen typisch ist. An der Spitze dieser blinden Röhre bleiben die Muskelenden wie zuvor mittels Entochondrites angeheftet (Fig. 31), ganz ebenso wie

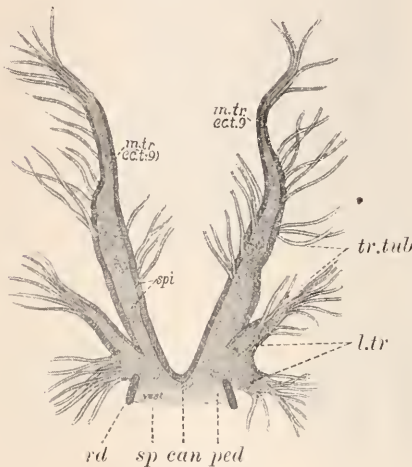


Fig. 32.

an den anderen nicht metamorphosierten Entapophysen.

Auch der Trachealsack zieht sich in die Länge aus, aber nicht nach vorn, wie die Entapophyse, sondern lateralwärts (Fig. 31) und wird zum lateralen Tracheenstamm. Schließlich entstehen sowohl hier, wie auf dem medianen Stamm die Trachealröhrchen und damit ist die Entwicklung des ganzen Atmungsorganes vollendet (Fig. 32).

3. Vergleichend-anatomische Beweise von Purcell.

Bei *Attus* (Fig. 32) wird der laterale Stamm schließlich zu einem kleinen Anhängsel des medianen, so dass die Selbständigkeit beider Teile verwischt wird; doch die ganze Entwicklung deutet auf die Selbständigkeit hin. Die Lage der Anlagen, aus welchen diese beiden Teile entstehen (Fig. 29) erlauben nicht, in dem lateralen Stamme nur einen Zweig des medianen Stammes zu sehen. Diese Folgerung wird noch mehr durch die vergleichend-anatomische Übersicht bestätigt. In der Familie der *Argyropodae* mündet bei einigen Arten der laterale Stamm auch bei den erwachsenen in eine inter-

tracheale Verbindungsfalte, vom medianen Stamm getrennt, so dass der mediale Stamm mit dem lateralen gerade ebenso durch einen Kanal in Verbindung gesetzt wird, wie in dem Lungensegment die Entapophyse mit dem Lungensack (vgl. Fig. 5 u. 33). Die Querfalte und der durch dieselbe gebildete Kommunikationskanal sind in

beiden Segmenten ganz gleich gebaut (vgl. *can* Fig. 34 u. Fig. 35). Der letztere hat hier wie dort dieselbe mit komplizierten Fortsätzen versehene Chitinauskleidung. Dieses Tracheensystem zeigt besonders deutlich,

dass die medianen Tracheenstämme nichts anderes sind, als die verlängerten Entapophysen und die lateralen Stämme nichts anderes als Lungensäcke. Bei diesen Spinnen und noch bei anderen haben die Tracheen zudem keine sekundären Tracheenröhrchen und stellen nur unverzweigte röhrenartige Tracheenstämme dar, wodurch die Ähnlichkeit der medianen Stämme mit den Entapophysen noch deutlicher wird.

Ganz besonders groß ist aber diese Ähnlichkeit in den Familien der *Sicariidae*, *Palpimanidae* und *Filistatidae*, wo der mediane Stamm respiratorisch gar nicht tätig sein dürfte und lediglich zur Insertion der Muskeln dient. Seine Chitinauskleidung ist auch dementsprechend glatt, ohne Stacheln (Fig. 36 *ect* 9). Und bei *Filistata* ist das ganze Tracheensystem der Lunge und der Entapophyse des vorhergehenden Segmentes noch deshalb besonders ähnlich, weil der laterale Stamm hier kurz und sackartig ist und der Lunge vollkommen ähneln würde, wenn man von ihrer Vorkammer alle Lungenblätter entfernen würde (vgl. Fig. 5 u. 36).

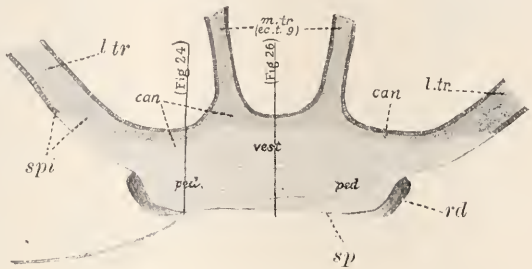


Fig. 33.

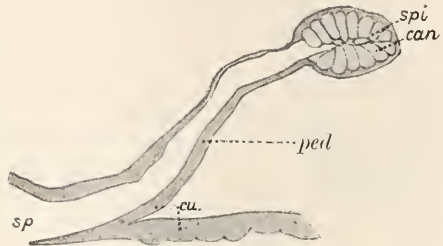


Fig. 34.

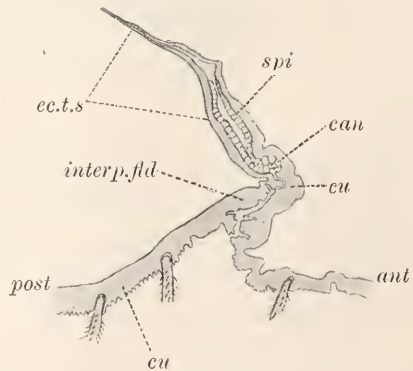


Fig. 35.

Bei einigen Formen dieser Familie (z. B. *Scitodes*) verschmelzen die beiden medianen Stämme miteinander. Es ist interessant, dass dasselbe auch mit der Entapophyse des Lungensegmentes bei *Lycosa Darlingi* vorkommt.



Fig. 36.

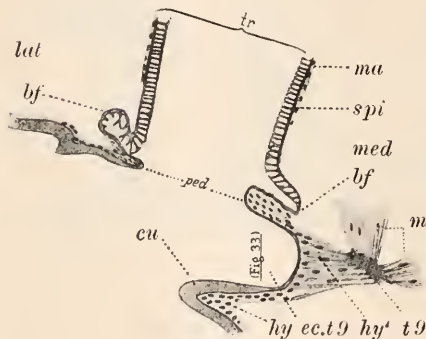


Fig. 37.

Schließlich bei einigen Dysderiden (*Scgestria*) finden wir gar keine medianen Stämme im Tracheensystem, weil hier die Entapophyse ganz unverändert geblieben (Fig. 37) ist; sie ist hier nicht einmal verlängert und erscheint wie im Lungensegment als eine kleine Ektodermeinsenkung, an welche von innen her die Muskeln sich ansetzen. Bei dieser Form bleiben auch die beiden Stigmen des Tracheensegmentes voneinander getrennt im Gegensatz zu den meisten anderen Spinnen, wo sie zu einer einzigen Stigmenöffnung verschmelzen.

Diese getrennten Stigmen haben ganz dieselbe Lage wie die Stigmen des 2. Lungenpaares der tetrapneumonen Spinnen, und das ganze Tracheensystem der *Segestria* erscheint demnach als

Äquivalent der Lunge und entspricht also nur dem lateralen Stamme im Tracheensystem anderer Spinnen. Die Entapophyse, welche dem medianen Stamm hervorbringen könnte, bleibt hier als solche unverändert in ihrer typischen Lage, d. h. zur medianen Seite des lateralen Stammes bestehen.

4. Wie und warum die Entapophyse zur Trachee werden konnte.

Purcell gibt uns auch eine Andeutung dafür, welche Ursache es bewirkt haben mag, dass die Entapophyse zur Trachee sich umwandelte. Man muss bedenken, dass die drei letzten Abdominalanhänge der Dipneumones während der Entwicklung typischerweise nach hinten wandern. Dabei verlängert sich das 9. Segment sehr stark in der Längsrichtung des Körpers (Fig. 28, Strecke von *ec.t 8* bis *ec.t 9*), und das mag eben die Ursache sein, warum gerade die Entapophyse dieses Segmentes sich so in die Länge gestreckt hat: das Spiraculum wird bei dieser Streckung des Segmentes

weit nach hinten gebracht; um diese Rückverlagerung zu kompensieren, verlängert sich die Entapophyse nach vorne⁴⁰⁾.

Eine solche röhrenartig verlängerte Entapophyse liegt aber bei den Araneen im Blutsinus und da sie hohl und dünnwandig ist, so sind damit recht günstige Bedingungen für den Gasaustausch und damit auch zur Umwandlung der Entapophyse in eine richtige Trachee gegeben.

Purcell meint, dass durch einen solchen Funktionswechsel die Entstehung der Tracheen am besten zu verstehen ist. Denn wenn wir die Trachee nicht aus einem, zu bestimmten Zwecken bereits früher entstandenen Organ ableiten können, so ist ihre Entstehungsweise überhaupt sehr schwer zu begreifen, weil eine Trachee dem Organismus nur dann nützlich sein kann, wenn sie schon eine beträchtliche Länge erreicht hat; bevor sie aber die funktionsgemäße Größe erreicht hat, kann man kaum eine zutreffende Erklärung für ihre Entstehung und ihr weiteres Wachstum bis zu diesem Punkte finden.

Die ventralen Längsmuskeln sind sicher als sehr primitive Bestandteile des Spinnenkörpers zu betrachten. Somit sind auch die Entapophysen, welche als Ansatzstellen dieser Muskeln dienen, als ebenso primitiv aufzufassen. Dementsprechend muss die Umwandlung der Entapophyse als eine sekundäre Erscheinung betrachtet werden. Wir haben also keinen Grund zur Annahme, dass umgekehrt die Entapophysen aus den Tracheen abzuleiten sind.

Offenbar sind die medianen Stämme von größerer Leistungsfähigkeit als die lateralen; denn man trifft oft bei den Spinnen, dass die ersteren sehr stark entwickelt sind, wogegen die lateralen mehr rudimentär erscheinen (*Attus*) und manchmal ganz fehlen können (*Argyroneta*). Dieser Umstand mag darin seinen Grund haben, dass die medianen Stämme unmittelbar in dem großen venösen Sinus liegen (Purcell).

5. Wie und bei welchen Spinnen die Lunge in den lateralen Tracheenstamm sich umgewandelt hat.

Soweit war die Rede über die ontogenetische und phylogenetische Entstehung der medianen Tracheenstämmen. In der Arbeit von 1909 und noch mehr in der Arbeit von 1910 sucht Purcell

40) Man kann diese Erklärung Purcell's, die mehr andeutungsweise gefasst ist, wohl in folgender Weise präzisieren: Die Länge des 9. Segmentes nimmt zu und dadurch werden das Spiraculum und die Entapophyse weit nach hinten verlagert. Die Längsmuskelsegmente aber (Fig. *r l. m 9*) streben danach, ihre frühere Länge zu behalten; damit das jedoch möglich ist, muss eben die Entapophyse entsprechend sich verlängern; nur dann werden die Ansatzstellen der Muskelsegmente annähernd dieselbe Lage und die Muskelsegmente annähernd dieselbe Länge behalten. Und diese Verlagerung der Beine und des Spiraculums nach hinten und die Verlängerung des Segmentes sind vielleicht durch Umrollungsprozesse hervorgerufen worden, wie es oben angedeutet war.

auch den Weg zu ermitteln, auf welchem nun der laterale Stamm aus der Lunge phylogenetisch entstehen konnte.

Da ist zunächst wieder die Frage zu diskutieren, ob derselbe in der Tat aus der Lunge oder eher umgekehrt, die letztere aus der Trachee entstanden ist, und zwar wäre es besser, wenn wir diese Frage unabhängig von der *Limulus*-Theorie zu entscheiden suchten. In dieser Hinsicht ist der Umstand sehr wichtig, dass die primitivsten Arachnoideen, die Skorpione und die ebenfalls reich gegliederten und in sonstiger Hinsicht recht primitiven Pedipalpen nur Lungen und keine Tracheen haben. Und ebenso gilt das unter den *Araneae* für die Tetro Pneumones, welche in aller Hinsicht, und unabhängig von der Frage über die phyletische Abstammung der Lungen und Tracheen, schon längst als die primitiveren angesehen wurden. Auch die merkwürdige, recht archaische Form wie *Liphistius*, welche noch ein gegliedertes Abdomen, recht ursprüngliche Lage der Spinnwarzen und manches andere primitive Merkmal aufweist, atmet ebenfalls nur durch die Lungen. Aus dem allem ist zu schließen, dass auch die Lungen selbst phyletisch älter sind als die Tracheen, und demnach die letzteren aus den Lungen entstanden sind und nicht umgekehrt. Denn sonst wäre es unbegreiflich, warum gerade die ältesten Arachnoideen keine Tracheen besitzen.

Wenn man — meint Purcell — die Lungen unter allen Umständen, trotz ihrer Ähnlichkeit mit Kiemen in Bau und Entwicklung, aus den Tracheen ableiten wolle, so könne man sie doch offenbar nicht auf die jetzt bei den Spinnen existierenden Tracheen zurückführen, da die Ontogenie der Lungen es nicht zulässt. Man könnte es sich höchstens in der Weise vorstellen, dass die Vorfahren der Arachnoideen an der Hinterfläche der Abdominalbeine eine Reihe von Tracheen besaßen, und dass dann solche Beine ins Körperinnere sanken und diese Reihe der Tracheen zu Lungenblättern wurde. Da aber derartig angeordnete Tracheen unter den Arachnoideen nicht bekannt sind, so ist diese Möglichkeit wenig wahrscheinlich. Es bleibt eben nichts übrig, als die Lungen aus den Kiemen entstanden zu denken und erst aus diesen Lungen die Tracheen abzuleiten.

Wenn der laterale Tracheenstamm aus der Lunge entstand, wie ist dies im einzelnen zu denken?

Nach Purcell sind hier zwei Möglichkeiten vorhanden, und beide sind bei den Spinnen verwirklicht worden. Zunächst können wir denken, dass die Lunge als ganzes in den lateralen Tracheenstamm sich umwandelt: die Lungenhöhle wird dabei zum Tracheenstamm, die inneren Luftkammern erscheinen an ihm jetzt als sekundäre Tracheenröhrchen, indem sie nicht mehr lamellenartig bleiben, sondern eine mehr oder weniger röhrenartige Form an-

nehmen, resp. sich vorher der Länge nach teilen. Auch die Zellsäulen der Lungenblätter müssen dabei verschwinden. Diese Art der Umwandlung soll nach Purcell in den Familien der *Dysderidae*, *Caponiidae* und *Oonopidae* stattgefunden haben.

Bei diesen Spinnen muss das ganze Tracheensystem aus der Lunge abgeleitet werden, denn es existiert keine Andeutung dafür, dass die Entapophyse an der Tracheenbildung teilgenommen hat, und dass also hier ein Äquivalent des medianen Stammes vorhanden wäre. Bei *Segestria* bleibt in der Tat die Entapophyse nachweislich als eine kleine Ektodermvertiefung an der medianen Seite des Tracheenstammes erhalten (wie es schon oben ausgeführt wurde). Aus der Anordnung der Muskeln, welche an diese Entapophyse sich ansetzen, muss man schließen, dass wir hier tatsächlich das Homologon der Entapophyse des Lungensegmentes und also auch das Homologon des medianen Stammes, welcher hier nicht als solcher zur Entwicklung kam, vor uns haben (Fig. 37).

Überhaupt in allen diesen Familien befinden sich die Tracheen jeder Körperseite sämtlich lateralwärts von den Entochondrites und den daran befestigten Muskeln, d. h. geradeso, wie die lateralen Stämme der übrigen Spinnen. Auch sind hier die Tracheenstigmata nicht zu einer Öffnung vereinigt, wie sonst bei Dipneumones. Sie liegen am Abdomen weit vorn und weit voneinander entfernt und meistens (mit einer Ausnahme) durch den Kanal der Querfalte vereinigt, d. h. geradeso, wie die Stigmata im Lungensegment derselben Spinnen und genau in derselben Lage, wie die Stigmata des 2. Lungenpaares bei den Tetrapneumones.

Besonders die vorderen Tracheen der *Caponiidae*, der einzigen Spinnenfamilie, in der keine Lungen und nur Tracheen existieren, sind leicht von den Lungen abzuleiten, denn sie haben genau die Position, welche sonst die Lungen einnehmen; sie haben ferner sehr kurze Tracheenröhrchen, welche durchaus die Stellung haben wie sonst die Lungensäckchen; außerdem sind sie auch etwas abgeflacht, wie letztere. (Die Unterschiede wären nur die, dass einmal die Röhren transversale oder spiralförmige Chitinverdickungen anstatt der einzelnen zerstreuten Höcker haben, und weiter, dass *Caponia* außerdem eine Röhrengruppe extra an der Vorkammerbasis aufweist.)

Purcell glaubt, dass diese Familien der *Dysderidae*, *Oonopidae*, *Caponiidae* eine vermittelnde Stellung zwischen den mygalomorphen und den arachnomorphen Spinnen einnehmen, wie es Bertkau in bezug auf die ersteren zwei Familien schon früher (1878) angenommen hat.

Der zweite Weg, auf welchem die Lunge zur Trachee wurde, ist der, dass die Lunge ihrer Lungenblätter einfach verlustig wurde; es blieb also nur die Lungenhöhle zurück, welche sich dafür aber in die Länge streckte, manchmal auch sekundäre Zweige bekam

und nunmehr als Trachee funktionierte. Und diese Art der Umwandlung ist nach Purcell bei allen übrigen arachnomorphen Spinnen eingeschlagen worden.

Besonders bei *Filistata* (Fig. 36) haben die lateralen Stämme die dreieckige Form, welche der Lungsack gewöhnlich hat, noch behalten, sind inwendig wie letzterer, mit Stacheln versehen und sind deshalb einer Lungenhöhle, welche ihre Lungenblätter verloren hat, noch durchaus ähnlich. Wir haben schon gesehen, dass diese Form auch in der Hinsicht besonders primitiv erscheint, als alle vier Tracheenstämme in die Querfalte einmünden, genau wie zwei Lungenhöhlen und zwei Entapophysen des vorhergehenden Segmentes. Da bei dieser Form (und noch bei einigen anderen) die Entapophysen dazu noch respiratorisch untätig sind, einfache Chitinauskleidung haben und im wesentlichen nur als Entapophysen funktionieren, so ist hier der ganze Tracheenapparat, ebenso wie bei *Caponiida*, *Oonopidace* und *Dyderidae* (Fig. 37) nur aus der Lunge hervorgegangen, aber wie ersichtlich, durch eine wesentlich andere Art der Lungenumwandlung.

Im Gegensatz zu diesen Spinnen, gibt es nach Purcell auch solche, bei welchen der ganze Tracheenapparat seine Entstehung nur den Entapophysen verdankt; so ist es nämlich bei *Argyroneta*. Hier liegt das ganze Tracheensystem medianwärts von den ventralen longitudinalen Muskeln. Das entsprechende Ende eines solchen Muskelsegmentes setzt sich an einen Processus an der lateralen Seite des Tracheenstammes an. Und eben diesen lateralen Processus müssen wir mit der Entapophyse homologisieren, und auf diese Weise den ganzen Tracheenstamm als einen seitlichen Auswuchs dieser letzteren betrachten. Das Homologon des lateralen Stammes resp. der Lunge scheint bei *Argyroneta* gänzlich zu fehlen.

6. Bestätigung der Ansichten Purcell's durch Untersuchungen von Lamy und Kautzsch und zum Teil abweichende theoretische Ansichten des letzteren.

Die hier von Purcell 1895, 1909, 1910 vertretenen Auffassungen werden im wesentlichen auch von Lamy 1902 anerkannt, und auch nach Kautzsch 1910 entwickelt sich der mediane Tracheenstamm aus der Entapophyse. Auch er beschreibt die Anlage des medianen und lateralen Stammes als selbständige Bildungen. „Wir werden sehen, sagt er, dass die zwei Tracheenstämme beiderseits ganz verschiedene Entstehung haben“ (p. 586). Den medianen hält er für das Homologon der Entapophyse, und der laterale läßt sich nach ihm „wenigstens durch seine Lage der Lungeneinstülpung vergleichen“ (p. 586). Auch histologisch weisen die Lungenhöhle und der laterale Stamm Ähnlichkeiten auf. „Das Lumen des lateralen Tracheenstammes ist fast ganz mit chitinisierender Substanz ausgefüllt, genau

wie es bei der Lungeneinstülpung um diese Zeit der Fall ist“ (p. 588). Andererseits, die Entapophysen des Lungensegmentes sind ebenfalls durch ihre Chitinausscheidung den medianen Tracheenstämmen des nächsten Segmentes ähnlich: „Die Analogie wird dadurch noch auffallender, dass die Innenwand der erwähnten Röhren (d. h. Entapophysen des Lungensegmentes) wie des gemeinsamen Vorraums von den gleichen chitinösen Gitterwerk ausgekleidet wird wie die Tracheen . . . Die naheliegende Frage, ob hier nicht auch eine respiratorische Funktion in Frage kommen könnte, möchte ich nicht vor weiterer Untersuchung entscheiden.“

Im vorhergehenden sahen wir, dass Kautzsch den lateralen Tracheenstamm in bezug auf seine Lage und in bezug auf seine Chitinauskleidung mit dem Lungensack vergleicht.

Und trotzdem ist er der Meinung, dass von der Umwandlung der Lunge in die Trachee nicht die Rede sein könne. „Eine Zurückführung der Tracheen, dieser so einfachen Röhren, über den Umweg der Lungenbildung auf die Kiemen einer Ahnenform erscheint doch außerordentlich gekünstelt. Der Ersatz des zweiten Lungenpaares durch Tracheen bei den Dipneumonem, und sogar des ersten Paares bei den Caponiiden, beweist ebensowenig die Entstehung der Tracheen aus den Lungen wie die umgekehrte Umwandlung.“

Er neigt aber der Ansicht zu, dass die Lungen durch ihre Lage „stets eine Zurückführung auf Kiemen gestatten“; demnach müssen die Lungen phylogenetisch älter sein als die Tracheen. Er ist weiter mit Purcell der Meinung, dass die medianen Tracheenstämmen auf die Entapophysen zurückgeführt werden müssen. Und wenn endlich auch nach Kautzsch die lateralen Tracheenstämmen eine große Ähnlichkeit mit dem Lungensack haben, so ist seine oben angeführte Meinung etwas überraschend. Angenommen, dass die lateralen Tracheenstämmen trotz ihrer Ähnlichkeit nicht aus der Lunge hervorgegangen sind, wie ist denn ihr Ursprung zu erklären? Kautzsch sagt davon nichts. Er will die Tracheen nicht aus den Lungen ableiten, weil ihn die Art und Weise, wie es Mac Leod 1884 versucht hat, nicht befriedigt. Und die jüngsten solcher Versuche von Purcell, welche auf einer breiten embryologischen und anatomischen Basis unternommen wurden und gut begründet zu sein scheinen, bespricht Kautzsch nicht, vielleicht deshalb, weil er mit den Untersuchungen von Purcell 1909 sich nicht vollkommen vertraut machen konnte, möglicherweise, da seine eigene Arbeit dem Abschluss nahe war, als die von Purcell veröffentlicht wurde. Und die spätere Arbeit von Purcell (1910), welche vielleicht Kautzsch noch am ehesten überzeugen hätte können, konnte ihm gar nicht bekannt sein.

7. Polyphyletischer Ursprung der Tracheen innerhalb der Arachnoideen und der ganzen Arthropodengruppe.

Somit sehen wir, dass die Tracheen selbst innerhalb der Arachnoideenklasse verschiedenen Ursprung haben und einander nicht homolog sind.

1. Einmal ist bei den meisten Spinnen und zwar bei ein und demselben Tier, in einem und demselben Segment ein Teil des Tracheenapparates aus der Entapophyse entstanden, der andere Teil aus der Lunge.

2. Es gibt Spinnen, bei welchen der ganze Tracheenapparat entweder ausschließlich der Lunge (*Caponiidae*, *Oonopidae*, *Dysderidae*)

oder ausschließlich der Entapophyse (*Argyroneta*) seine Entstehung verdankt.

3. Die Vordertracheen der *Caponiidae*, bei welchen sie in einem Segment liegen, in dem sich bei allen übrigen Spinnen Lungen befinden, sind ausschließlich aus diesen letzteren entstanden. Da aber demnach bei allen anderen dipneumonen Spinnen die Lungen noch unverändert blieben, so muss man annehmen, dass die Vordertracheen der Caponiiden zu einer anderen Zeit und später aus der Lunge entstanden sind, als die Tracheen der übrigen Spinnen (und vielleicht auch später und unabhängig von den Tracheen des 9. Segmentes der Caponiiden selbst).

4. Und weiter, der laterale Tracheenstamm der übrigen Spinnen ist doch, obwohl er bei ihnen allen im 9. Segment liegt und obwohl er bei allen aus der Lunge seine Entstehung genommen hat, auf verschiedene Art entstanden. Die eine Art der Umwandlung hat bei den *Dysderidae*, *Oonopidae* und *Caponiidae* stattgefunden, die andere bei allen übrigen Dipneumones.

5. Endlich müssen die Tracheen, welche bei einigen Arachnoideen im Cephalothorax oder an den Beinen ausmünden und nicht, wie sonst am Abdomen, wieder eines anderen Ursprungs sein.

Auf diese Weise sind die Tracheen, selbst in ein und derselben Klasse der Arachnoideen, zu wiederholten Malen und zu verschiedenen Zeiten unabhängig voneinander entstanden. Offenbar bilden sie sich mit großer Leichtigkeit überall da, wo sie von nöten sind, wobei für ihren Aufbau verschiedene Anlagen ausgenützt werden.

Mit solcher Leichtigkeit und ebenso unabhängig sind sie wohl in der ganzen Gruppe der Tracheaten polyphyletisch entstanden und nicht samt und sonders von einem mit Tracheen versehenen Ahnen übernommen worden. Zum mindesten können wir ruhig annehmen, dass die Tracheen der Arachnoideen und diejenigen der übrigen Tracheaten nur konvergente Bildungen sind, so dass wir in ihnen keinen unbedingten Beweis für die nähere Verwandtschaft mit den Insekten zu sehen brauchen. Wie leicht die tracheenartigen Bildungen entstehen, das beweisen die Landisopoden, bei welchen solche scheinbar ganz unvermittelt aufgetreten sind und zwar bei den Formen, welche sich von ihren nächsten tracheenlosen Verwandten sonst keineswegs bedeutend unterscheiden.

Früher wiesen die Gegner der *Limulus*-Theorie auf die cephalothorakalen Tracheen der Solifugen und der Acarinen hin, die durch ihre Lage im Cephalothorax in der Tat dieser Theorie Schwierigkeiten machten, so lange man sich genötigt sah, alle Tracheen unbedingt aus den Lungen abzuleiten. Auch bei den Phalangiden gibt es nach Hansen 1893, p. 198 und Loman 1896 Tracheenstigmata auf der Tibiae der vier Beinpaare des Cephalothorax. Jetzt

können aber solche Fälle der Kiementheorie keine Schwierigkeit mehr bereiten, wie es Purcell bemerkt, (1909) denn, wie wir gesehen haben, entstehen die Tracheen mit Leichtigkeit aus den verschiedensten Anlagen; also konnten sie auch in den zitierten Fällen aus den Apodemen irgendwelcher Muskeln oder auch auf andere Art (aus Hautdrüsen — Moseley 1874, Chun 1875, Kennel, Lang 1889, Weißenborn 1886, Wagner 1894 etc. entstehen. Dass sie vielleicht unter Umständen auch ganz unvermittelt auftreten können, durch einfache Ektodermeinstülpung, darauf scheinen (meiner Ansicht nach) die Landasseln hinzudeuten.

Und es kann uns eine solche verschiedenartige Entstehungsweise der Tracheen um so weniger wundern, wie ich betonen möchte, als auch die Lungen innerhalb der Arachnoideenklasse ebenfalls zu wiederholten Male und in einzelnen Gruppen unabhängig aus den Merostomemkiemen entstanden sein müssen (Pocock 1893, Laurie 1894, Purcell 1909), weil sie hier auf verschiedene Segmente verteilt sind (Purcell 1909). So gehören sie bei den Skorpionen den Segmenten 10—13 und bei den tetrapneumonen Spinnen dem 8. und 9. Segment an, in denen bei den Skorpionen nur Operculum und Pecten sich befinden.

Auch die manchmal sehr auffallende Ähnlichkeit, welche zwischen den Tracheen der Arachnoideen und denen der Insekten existiert, kann uns nicht stutzig machen; sie ist kein Beweis für Homologie. Das zeigen uns die Arachnoideen: Hier sind verschiedene Teile des Tracheensystem in bezug auf ihre Struktur, ihre Chitinauskleidung ganz ähnlich und trotzdem verschiedener Herkunft, wie es Purcell ausdrücklich betont.

8. Unterschiede zwischen den Arachnoideen- und Insektentracheen.

Andererseits dürfte diese Ähnlichkeit, die der Annahme der konvergenten Tracheenentstehung so im Wege stand, schließlich doch nicht so vollständig sein, wie man es glaubte. MacLeod 1884 weist wenigstens auf folgende Unterschiede (p. 29 und 30) zwischen den Spinnen- und Insektentracheen hin:

1. An die Arachnoideentracheen setzen sich mesodermale Fibrillen, welche sie mit anderen Organen und mit dem Ektoderm verbinden. Solche Fäden findet man in derselben Weise an den Lungen der Spinnen, aber nicht an den Tracheen der anderen luftatmenden Arthropoden.

2. Die Tracheen der Spinnen sind inwendig mit Chitinstacheln versehen, ähnlich wie die Lungen; bei den Insektentracheen fehlen derartige Bildungen.

3. Die Lage der Stigmen ist auch verschieden. Bei den Insekten und Myriopoden befinden sie sich oberhalb der Ansatzstelle der

Extremitäten, bei den Arachnoideen dagegen in einer rein ventralen Lage.

4. Auch sind die Tracheen der Arachnoideen oft abgeplattet, die der Insekten röhrenartig.

Wenn diese Differenzen, einzeln genommen, auch recht unbedeutend sein mögen (wie es Lamy 1902 ausführt), so können sie doch nach MacLeod's Meinung in ihrer Gesamtheit den Gedanken rechtfertigen, dass die Tracheen nicht in beiden Fällen homologe Bildungen seien. Um so mehr können wir jetzt hier Konvergenz annehmen, da die Ontogenie der Tracheen und der Lungen übereinstimmend darauf hindeutet. Das auffallendste Ähnlichkeitsmerkmal der Insekten — und Arachnoideen — die Existenz eines kutikularen Spiralfadens in den Tracheenröhren kann nach MacLeod schon deshalb nicht als Beweis für die Homologie dieser Tracheen gelten, da solche Spiralfäden auch in anderen ektodermalen Einstülpungen der Arthropoden existieren, welche mit den Tracheen nichts zu tun haben. Ganz besonderes Gewicht muss aber auf den Umstand gelegt werden, dass die Tracheen der Insekten niemals an die embryonalen Beinanlagen gebunden sind, wie die opisthosomalen Tracheen der Arachnoideen (Kingsley 1897, weiter auch Reuter 1909).

V. Unterschiede zwischen den Arachnoideen und Insekten.

Wir sahen, dass die Tracheen an und für sich nicht als Beweis für die Verwandtschaft der Arachnoideen mit den Insekten dienen können. Sind aber in der übrigen Organisation dieser Tiere solche Ähnlichkeiten aufzufinden, welche, abgesehen von den Tracheen, beweisen könnten, dass beide Gruppen gemeinsamen Ursprungs sind, und dass die Arachnoiden den übrigen luftatmenden Arthropoden, nicht aber den Merostomen angereicht werden müssen?

In der Wirklichkeit, zeigen die Arachnoideen im Gegenteil sehr große Unterschiede gegenüber den Insekten und den Eutracheaten überhaupt, Unterschiede von prinzipieller Bedeutung, wie sie zwischen den Arachnoideen und Merostomen nicht existieren.

1. Arachnoideen haben eine andere Gliederung des Körpers als die Insekten; die Körperregionen, welche eine so auffallende Übereinstimmung bei den Merostomen und Arachnoideen zeigen (*Stimonia* und *Scorpio*), sind bei den Arachnoideen und Insekten ganz verschieden. Den Arachnoideen fehlt der Kopf der Insekten.

2. Wir finden hier keine solche Übereinstimmung in der Zahl und Anordnung der Segmente, wogegen bei den Arachnoideen und Merostomen selbst rudimentäre embryonale Segmente einander entsprechen. (Nach Angaben von Brauer und Kishinouye.)

3. Die Insekten haben keinen postanal Stachel, wie die Merostomen und Arachnoideen (Skorpione, Pedipalpi).

4. Die Arachnoiden haben keine Antennen, welche für die Tracheaten so typisch sind, und darin stimmen sie mit der überwiegenden Zahl der Merostomen⁴¹⁾ überein, welche ebenfalls Cheliceren an Stelle der Antennen haben⁴²⁾.

5. Die Arachnoideen haben keine solche ungegliederte und anhangslose Mandibeln, wie sie für die Insekten typisch sind. Die Mundwerkzeuge der Arachnoideen überhaupt sind ganz anders gestaltet, sie sind zugleich Gangbeine, wie die der Merostomen.

6. Die Arachnoideen haben 4 Paar Beine (welche auch bei den Merostomen zu finden sind), anstatt der drei Paare der Insekten. Sie sind zum Teil mit Scheren versehen, welche nie bei den Insekten (wohl aber bei den Merostomen) vorkommen.

7. Konzentration des Nervensystems und Bau des Gehirns sind bei den Arachnoideen anders als bei den Insekten, doch ganz ähnlich wie bei den Merostomen (Milne-Edwards, Viallanes, Pacquard, Lankester).

8. Die Medianaugen der Arachnoideen sind dreischichtige und unikorneale, durch Invagination entstandene, mit Retinulae versehene Augen, wie diejenigen von *Limulus*. Solche Augen fehlen den Insekten. Die zusammengesetzten Augen der Insekten fehlen den Arachnoideen und auch *Limulus* gehen sie ab; denn seine lateralen Augen stimmen trotz der Einzelverdickungen der kutikularen Überkleidung der Augen, im Bau der Retina mit den Augen der Arachnoideen überein.

9. Das Blutgefäßsystem ist bei den Insekten und Arachnoideen verschieden, wohl aber ganz übereinstimmend bei den Arachnoideen und *Limulus*. Ebenso enthält das Blut der Insekten kein Hämocyanin⁴³⁾ in Gegensatz zu *Limulus*, Arachnoideen und Crustaceen.

10. Die Arachnoideen haben die Coxaldrüsen wie *Limulus*, den Insekten gehen sie ab (wenigstens in dieser typischen Form⁴⁴⁾).

41) Die ältesten Merostomen, welche neuerdings von Walcott entdeckt sind, haben anstatt der Cheliceren Antennen wie die Trilobiten.

42) Ich will dieses negative Merkmal hier ganz allgemein fassen, ohne die Frage über die Homologie der Antennen, Cheliceren, Mandibeln und Maxillarpalpen zu diskutieren; unabhängig davon, ob man die Homologa der Antennen der Tracheaten, resp. des 1. oder des 2. Paares der Crustaceenantennen bei den Arachnoideen findet oder nicht, ist der Mangel der typischen Antennen bei den Arachnoideen immerhin sehr bezeichnend. Nach Jaworowsky 1891 und Wagner 1894 (s. Brauer 95, 369) sollen am Kopfe der Spinnen, resp. zwischen dem 1. und 2. Körpersegment der Milben rudimentäre Anhänge vorhanden sein. Doch sind sie jedenfalls zweifelhaft. Und Brauer hebt in bezug auf *Scorpio* ausdrücklich hervor, dass bei ihm nichts dergleichen zu finden ist (1895, p. 369).

43) Wenigstens in den Handb. d. vergl. Physiol.; herausg. von Winterstein, wird sein Vorkommen im Insektenblute nicht angegeben.

44) In der „Kopfnier“ von *Machilis* hat man ein Homologon der Coxaldrüsen zu finden geglaubt.

11. Die Arachnoideen haben nicht die ektodermalen Malpighischen Gefäße der Insekten.

12. Die Arachnoideen und gerade die primitivsten von ihnen haben Lungen, welche den Eutracheaten gänzlich fehlen.

13. Bei den Arachnoideen haben die embryonalen Beine des Abdomens Beziehungen zu den Respirations- und Geschlechtsorganen (Genitaloperculum), ganz wie die entsprechenden Beine der entsprechenden Segmente bei *Limulus*. Etwas Ähnliches trifft man bei den Insekten nicht an.

14. Die Tracheen weisen einige Unterschiede in ihrem Bau auf, und ihre Entwicklung zeigt, dass sie denen der Insekten nicht homolog sind.

15. Die Ausmündung der Geschlechtswege liegt bei den Arachnoideen weit vorn am Abdomen und in demselben Segment wie bei *Limulus*, bei den Insekten weit hinten.

16. Die Gonaden der Arachnoideen haben z. T. eine netzartige Struktur, wie bei *Limulus* (und *Apus*), welche Struktur sich unter den Insekten nicht findet.

17. Die Arachnoideen haben eine „Leber“, welche den Insekten nicht zukommt. Umgekehrt, den Arachnoideen geht der Fettkörper der Insekten ab.

18. Die Arachnoideen haben ein Innenskelett ganz ähnlich dem von *Limulus* (und einiger Crustaceen); ein derartiges Endosternum wird bei den Insekten nicht angetroffen.

19. Die Arachnoideen und *Limulus* haben veno-perikardiale Muskeln (Lankester), die für sie sehr typisch sind; solche sind aber bei den Insekten unbekannt.

20. Endlich legt neuerdings Börner 1912 einen großen Wert darauf, dass die Fußkrallen bei den Insekten nur Flexormuskeln, die Fußkrallen der Arachnoideen dagegen Flexor- und Extensormuskeln besitzen — ein Merkmal, welches unter anderen nach Börner zur Unterscheidung der zwei großen Unterstämme, dem Unterstamm „Antennata“ (Trilobiten, Crustaceen, Insekten etc.) und dem Unterstamm Chelicerata (*Arachnoidea*, *Merostomata*) dienen kann.

Im Bau der Insekten und Arachnoideen können wir zu dem nicht alle die unzähligen Übereinstimmungen in den kleinsten Details (Zellsäulen der Kiemen- und Lungenblätter, Bau und Gliederung der Beine und ihrer Scheren, Bau der Genitaloperculums, Retinulae der Augen etc.) auffinden, welche zwischen *Limulus* und Arachnoideen nachzuweisen sind. Wir finden aber nicht nur recht viele einzelne gemeinsame Züge in der Organisation der Arachnoideen und *Limulus*, sondern, was sehr wichtig ist, wir

konstatieren hier und dort dieselben Beziehungen der entsprechenden Organe zu einander, wie es in der Einleitung ausgeführt war. So Nervensystem und Blutgefäßsystem, Nervensystem und Segmente, Gehirn und Cheliceren, Gehirn und Augen, so weit man die Arbeit von Patten verstehen kann, Lage der Augen auf dem Prosoma und Struktur der Augen, Beine und Geschlechtsöffnungen, Beine, Genitaloperculum, Lungen einer- und Segmente andererseits, Beine und Respirationsorgane, Beine und Coxaldrüsen, Beine und Mundöffnung, Blutsinuse, veno-perikardiale Muskeln und Pericardium, Respirationsorgane und ihre Verteilung auf die Abdominalsegmente — alles das zeigt dieselben Beziehungen zueinander durch ihre gegenseitige Lage und Entwicklung sowohl bei *Limulus* als bei den Arachnoideen. Nichts nur annähernd Ähnliches existiert zwischen Arachnoideen und Insekten. Das beweist, dass die Ähnlichkeit zwischen den Arachnoideen und *Limulus* nicht durch künstliches Herausgreifen einzelner Merkmale konstruiert, sondern durch Blutverwandtschaft bedingt ist.

Die ganze Entwicklung der Arachnoideen zeigt viel mehr Ähnlichkeit mit den Merostomen als mit den Insekten (s. Kingsley, Korschelt und Heider). Eher findet man gemeinsame Züge in der Entwicklung der Arachnoideen mit den Crustaceen als mit den Insekten. Und das kann uns nicht wundern, denn die Merostomen (und Arachnoideen), Trilobiten und Crustaceen müssen in der Tat irgendwo an der Wurzel zusammenhängen, um so mehr da nach den neuesten Entdeckungen von Walcott einige Merostomen anstatt der Cheliceren Antennen besaßen, wie Trilobiten, und sonst diesen letzteren ähnlich waren. (Auch zeigen diese kambrischen Merostomen noch andere Andeutungen auf Verwandtschaft mit Cruraceen, vermittelt der Trilobiten, wie Walcott annimmt.)

Schimkewitsch 1906 meint (p. 77—78), dass man bei den Arachnoideen doch einige mit den Eutracheata übereinstimmende Merkmale finden kann. Er sagt: „Die Abstammung der Arachnoideen von Formen, welche den *Xiphosura* nahestehen, hat natürlich viel Wahrscheinlichkeit für sich, allein es sind gleichzeitig Züge vorhanden, welche für einen gewissen Zusammenhang mit den niederen Tracheaten sprechen. Zu solchen Zügen gehören die nachstehenden: das von mir entdeckte Vorhandensein von kardio-cölomialen Öffnungen bei den *Pedipalpa*, wie sie außerdem noch bei den Orthopteren zu finden sind; die Ähnlichkeit zwischen den Arachnoideen und den Myriopoden in der gegenseitigen Anordnung der sekundären und der primären Höhlen; die Ähnlichkeit zwischen den Arachnoideen und Diplopoden in bezug auf die Lage der Genitalöffnung; die Ähnlichkeit zwischen den Arachnoideen und Rhynchoten in der exkretorischen Funktion der Anhänge des entodermalen Mitteldarmabschnittes (Leberlappen bei *Aphrophora* nach Gadd (1902) und Malpighi'sche Gefäße der Arachnoideen); das Vorhandensein

eines Endosternites bei *Julus*⁴⁵⁾. Alles dies spricht für den Umstand, dass hier irgendein Zusammenhang vorhanden ist, welcher uns vorderhand noch völlig unklar ist.“

Wenn man diese Aufzählung der Ähnlichkeitsmerkmale, mit der oben gegebenen Liste gemeinsamer Züge zwischen den Arachnoideen und Merostomen vergleicht, erkennt man ohne weiteres, wie wenig man zugunsten der näheren Verwandtschaft der Arachnoideen mit den anderen „Tracheaten“ aufbringen kann, selbst wenn man einzelne physiologische und anatomische Merkmale aus dem ganzen Organisationskomplex herausgreift, miteinander mischt und dieselben von allerlei weit voneinanderstehenden Repräsentanten der Eutracheaten sammelt (*Orthoptera*, *Chilopoda* und *Rhynchota*).

Es konnte eine Zeitlang den Anschein erwecken, als ob die Solifugen die Theorien von der Ableitung der Lungen aus den Tracheen und auch die von dem gemeinsamen Ursprung aller Tracheaten stützen können. Bei dieser Arachnoideengruppe haben sich bekanntlich die drei letzten thorakalen Segmente mit den entsprechenden Beinpaaren von dem übrigen Cephalothorax abgetrennt; es kommt auf diese Weise eine Art von dreigliedrigem Thorax zustande mit drei Beinpaaren wie bei den Insekten. Das Abdomen ist bei ihnen auch gegliedert und aus zehn Segmenten zusammengesetzt, wie dasjenige der meisten Insekten. Die Ähnlichkeit wird dadurch ergänzt, dass dieser „Thorax“ bei ihnen ein Tracheenstigma trägt. Die Tracheen haben einen Spiralfaden und sind, als einzige Erscheinung unter den Arachnoideen (Purcell, 1909, p. 84) durch Anastomosen miteinander verbunden; die Solifugen führen auch respiratorische Bewegungen aus (Purcell, *ibid.*). Die Lungen, welche diese Ähnlichkeit stören würden, gehen ihnen gänzlich ab.

Aber heutzutage ist es klar, dass diese Ähnlichkeit eine oberflächliche ist und nur von zufälliger Natur. Wenn wir die drei letzten Beinpaare der Solifugen mit den Beinpaaren der Insekten homologisieren, so müssten wir in den drei ersten Beinpaaren der Solifugen die Homologa der Mundwerkzeuge der Insekten erblicken; und wenn wir dies alles zugeben, so bleibt doch bei den Solifugen nichts den Insektenantennen Entsprechendes. Außerdem müssen wir bei dieser Annahme die Cheliceren mit den Mandibeln homologisieren, trotzdem die Cheliceren vom Gehirn aus innerviert werden. Die vergleichende Anatomie lässt also diesen Vergleich nicht durchführen. (Korschelt und Heider, *Lehrb. d. Entwicklungsgeschichte*.) Um diese Frage zu entscheiden, hat Heymons 1904 die Entwicklung der Solifugen untersucht und ist zu der Überzeugung gekommen, daß ihre Entwicklung keine Ähnlichkeit

45) In der Anmerkung wird gesagt: „Ich sah dasselbe auf mir liebenswürdig von A. O. Kowalewsky gezeigten Präparaten.“

mit derjenigen der Insekten zeigt, wohl aber mit der Entwicklung von *Limulus* übereinstimmt.

Gewiss würde auch hier die Erforschung der Statik und Mechanik des Solifugenkörpers in der Art, wie es Wimmer angebahnt hat, aufklären, wodurch diese Konvergenz mit den Insekten hervorgerufen würde⁴⁶⁾.

VI. Unterschiede zwischen den Merostomen und Arachnoideen.

Es wird nun tunlich sein auch der Unterschiede zu gedenken, welche zwischen den Arachnoideen und Merostomen existieren, damit es nicht den Anschein gewinnt, dass die große Übereinstimmung zwischen beiden Gruppen nur deshalb bestünde, weil man das Positive allein herauswählt und das Negative weglässt. Aber auch beim besten Willen kann man prinzipiell wichtige Unterschiede zwischen ihnen nicht finden; die Unterschiede, welche angeführt werden könnten, sind lediglich durch verschiedene Lebensweise bedingt, also reine Anpassungsmerkmale.

Trotzdem Korschelt und Heider, 1892, die Arachnoideen von den Merostomen ableiten, wollen sie beide Gruppen doch nicht so miteinander im System vereinigen, wie es Straus-Dürckheim, Van Beneden, Lankester, Kingsley, Oudemans u. a. getan haben. Sie führen folgende Unterschiede an, welche gegen eine solche Vereinigung sprechen sollen:

1. Der dem Wasserleben entsprechende Bau der zur Respiration verwendeten Gliedmaßen bei *Limulus*;

2. die Abwesenheit der entodermalen „Malpighi'schen“ Gefäße bei *Limulus*;

3. Zusammengehörigkeit der Xiphosuren mit dem Trilobiten, „welche den Arachnoideen ferner stehen“ sollen.

Heutzutage legen diese namhaften Forscher auf die angeführten Unterscheidungsmerkmale keinen Wert mehr, selbst nicht in bezug auf die Vereinigung der Merostomen mit den Arachnoideen.

Der Abwesenheit der exkretorischen Darmanhänge bei *Limulus* und ihrer Anwesenheit bei Arachnoideen hat man früher viel Bedeutung zugeschrieben, weil man sie bei Insekten und Arachnoideen für homolog hielt und umgekehrt bei den Crustaceen typischerweise ebenso vermisste wie bei *Limulus*. Jetzt wissen wir aber, dass man in dieser Hinsicht sehr stark irrte.

Die exkretorischen Darmanhänge der Arachnoideen gehen vom entodermalen Darmabschnitt aus, sind also nicht ektodermaler Herkunft wie die Malpighi'schen Gefäße der Insekten. Diese Bildungen

46) Bei den Solifugen werden die Maxillarpalpen als Beine verwendet; ob nicht dieser Umstand die Gliederung des Cephalothorax bedingt hat?

sind demnach nicht homolog und beweisen keine nähere Verwandtschaft, ebensowenig wie die Tracheen.

Andererseits deutet die Anwesenheit solcher exkretorisch funktionierender Anhänge am Mitteldarm (ähnlich denen der Arachnoideen) bei gewissen Crustaceen mit abweichender, zum Teil terrestrischer Lebensweise darauf hin, dass sie möglicherweise bei den Arachnoideen als Anpassung an das Landleben entstanden sind. (Kingsley 1893, Wagner 1894a und b, Lankester 1904.) Das Vorkommen von ähnlichen Malpighi'schen Gefäßen bei den ebenfalls landlebenden Arachnoideen und ihr Fehlen bei den wasserbewohnenden Merostomen wäre dann leicht erklärlich.

Jedenfalls kann man auf Grund dieses Unterschiedes allein Merostomen von den Arachnoideen ebensowenig trennen, wie es unmöglich ist die Crustaceen, welche solche Anhänge besitzen, von denen, die derselben entbehren, zu trennen (Lankester 1904).

Auch der Umstand, dass Xiphosuren größere Ähnlichkeit mit den Trilobiten aufweisen als die Arachnoideen, ist recht natürlich. Die Xiphosuren sind jedenfalls viel älter als Arachnoideen und haben deshalb auch viel mehr von den Merkmalen bewahrt, welche der gemeinsamen Stammform der Trilobiten und Merostomen eigen waren. Die geologisch jüngeren Arachnoideen haben sich zu viel von dieser Stammform entfernt und zeigen infolgedessen nur recht spärliche Übereinstimmung mit den Trilobiten; diese fehlen aber durchaus nicht (Gnathocoxen an vielen, in der Ontogenie an sämtlichen Beinpaaren, ein Paar präoraler Anhänge, Chitinpanzer und vielleicht auch einige Anklänge in der Arachnoideenontogenie).

Zu den oben erwähnten unterscheidenden Merkmalen könnte man eventuell noch Abwesenheit der inneren Befruchtung bei *Limulus* heranziehen. Innere Befruchtung der Arachnoideen ist aber auch eine Anpassung an das Landleben und ihr Auftreten deshalb bei den letzteren recht erklärlich.

Manchmal werden auch die lateralen „zusammengesetzten“ Augen der Merostomen in dieser Hinsicht erwähnt. Aber gerade in den Augen liegt allem Anschein nach einer der auffallendsten gemeinsamen Charakterzüge, welcher die Merostomen und die Arachnoideen auszeichnet. Bei *Limulus* und Arachnoideen gleichen sie sich vor allem in der Struktur der Retina, in welcher die Retinazellen Neigung zur Bildung der Retinulae aufweisen, obschon diese Augen meist eine einheitliche Linse haben. Dadurch stellen die *Limulus*- und Arachnoideenaugen einen ganz besonderen Typus der Seborgane dar (Lankester und Bourne, 1883). Die Augen der Skorpione bilden zwei Gruppen: Mediau- und Lateralaugen, welche ganz ebenso auf dem prosomalen Schild angebracht sind wie bei *Limulus* und welche unter einander einen großen und äußerst bemerkenswerten Unterschied aufweisen; dieser Unterschied wird

durch ganz verschiedene Entwicklung beider Augenarten bedingt. (Police 1908 verneint das in bezug auf *Scorpio*, im Gegensatz zu den übereinstimmenden Angaben mehrerer Forscher; doch seine Beschreibung und seine Abbildungen sind nicht überzeugend genug.) Und bei *Limulus* zeigen beide Augenarten nach Lankester und Bourne ebenfalls diesen Unterschied, so dass wir immer die gleich situierten Augen in beiden Gruppen miteinander vergleichen können, die Medianaugen der Arachnoideen mit den Medianaugen des *Limulus*, die Lateralaugen der ersteren mit den entsprechenden Augen von *Limulus*.

Auch die Beziehungen der mittleren Augen während ihrer Entwicklung zur Gehirnanlage speziell zu den Scheitelgruben sind hier und dort (wenn ich die Angaben Patten's richtig verstehe) auffallend ähnliche. (Vgl. Fig. 41, 41, 24, 25 und Beschreibung auf p. 64 und 65 von Patten 1893).

Was speziell die Lateralaugen betrifft, so sind sie, wie gesagt, im Bau ihrer Retina vollkommen denen der Skorpione ähnlich: in bezug auf die Gruppierung der Zellen zu Retinulae und in bezug auf die Bildung der Rhabdome. Diese Augen entwickeln sich laut den Angaben aller diesbezüglichen Arbeiten, ausgenommen derjenigen von Police, 1908, auch beim *Scorpio* wie bei *Limulus*, ohne Einstülpung, durch einfache Differenzierung der Epithelschicht, wobei keine Inversion im Gegensatz zu den *Limulus*- und Arachnoideen-medianaugen zu beobachten ist.

Bei *Limulus* sind diese Augen als eine Art zusammengesetzter Augen ausgebildet. Beim Skorpion sind an den entsprechenden Stellen je eine Gruppe von Einzelaugen, welche Gruppe man vielleicht durch Auflösung eines großen einheitlichen Seitenauges entstanden denken kann. (Lankester und Bourne 1893, Kishinouye 1892b.)

Kishinouye 1892, p. 102 schließt aus der Betrachtung der Figuren von Parker, dass sich die Lateralaugen der Skorpione jederseits aus einer gemeinsamen Ektodermanlage ontogenetisch differenzieren (ebenso wie die Lateralaugen der Spinnen nach Kishinouye), wie wenn diese Einzelaugen jeder Gruppe früher ein einheitliches Sehorgan bildeten, welches sich erst später in einzelne nahe beieinanderliegende Augen auflöste.

Lankester und Bourne 1883 kamen zu diesem Schluss schon früher durch den Umstand, dass die Zahl der Einzelaugen in jeder Lateralgruppe bei verschiedenen Individuen von *Scorpio* stark variieren kann und dass auch akzessorische kleine Augen auftauchen können. Das alles macht den Eindruck, als ob die Einzelaugen früher näher beieinander gestanden hätten und vielleicht einmal an ihrer Stelle ein einheitliches großes Seitenauge gewesen wäre. Durch verschiedene Art der Auflösung eines solchen einheitlichen Auges, welches nach Lankester und Bourne dem gemeinsamen Vorfahr der Merostomen und Skorpione zugenommen wäre, könnten dann durch weitere Entwicklung in zwei divergenten Richtungen die Augen von *Limulus* und die von *Scorpio* entstanden sein.

Dies alles deutet darauf hin, dass man der Zusammensetzung der *Limulus*-Seitenaugen aus einzelnen isoliert voneinander stehenden

Retinulaegruppen, über welchen die gemeinsame kutikuläre Bedeckung besondere linsenartige Verdickungen aufweist, keine besondere Bedeutung beimessen kann; um so mehr da die Retinulae bei Skorpionen und *Limulus* sehr ähnlich gebaut sind und andererseits auch im Bau der Medianaugen so auffallende Ähnlichkeit zutage tritt.

Wenn Police recht hätte und die Lateralaugen der Skorpione sich ebenso entwickelten wie die Medianaugen, im Gegensatz zu *Limulus*, so würde diese Tatsache nur so viel bedeuten, dass die Lateralaugen und die Medianaugen zusammen den Medianaugen von *Limulus* gleichzusetzen wären und dass die Lateralaugen des letzteren den Skorpionen abgehen. Trotz dieses Unterschiedes wären die Augen nur geeignet, die Verwandtschaft beider Gruppen evident zu machen, denn auch nach Police stellen die Arachnoideensehorgane einen besonderen Augentypus dar und zwar gerade wegen Eigentümlichkeiten, die auch die *Limulus*-Augen auszeichnen d. h. Gruppierung der Retinazellen in Retinulae unter einer einheitlichen Linse.

Wenn Arachnoideen eine unpaare und limuluspaarige Genitalöffnung haben, so steht dies wohl mit seiner im allgemeinen primitiveren Organisation in Zusammenhang (vgl. *Ephemeridae* und andere Insekten). Es muss auch bemerkt werden, dass das unpaare Endstück der Geschlechtswege beim Skorpionembryo recht spät angelegt zu werden scheint.

Die Kämme der Skorpione sind wohl ebenfalls eine Modifikation der Kiemenbeine der Merostomen (Woodward 1872, Lankester 1881), welche aber in anderer Richtung gegangen ist als im Fall der Umformung zu Lungen. Und dass diese Extremität zu Tastorganen wurde und in den Dienst des Geschlechtslebens eingetreten ist, wird dadurch recht verständlich, dass die Skorpione als Landtiere eine innere Begattung erwarben welche komplizierte Einrichtungen erfordert. Nach Peach 1882 sollen übrigens bereits die Eurypteridae (*Glyptoscorpis*) Kämme (und Fußkrallen) besessen haben. Nach Laurie 1898—1899 und Pocock 1901 waren die Kämme der silurischen Skorpione vermutlich mit Kiemenlamellen versehen, wie *Limulus*-Beine, und funktionierten als Kiemen. Nach Pocock waren sie auch zweiästig.

Andererseits soll die starke Entwicklung des Genitalsegmentes und des Operculums bei den Eurypteriden (bei welchen dies zur Folge hatte, dass das 2. mesosomale Beinpaar zum Verschwinden kam) nach Laurie 1893 und Börner 1902 (p. 453) seine Parallele bei den Pedipalpen haben.

Bei den silurischen Skorpionen war nach Pocock 1901 der Sternit, welcher bei den rezenten die letzten 2 Beinpaare weit von der Medianlinie auseinanderrückt, noch nicht so weit nach vorne verlagert. Daraus wäre vielleicht zu schließen, dass bei diesen primitiven Scorpioniden auch der ganze Prozess der Verschiebung von mesosomalen Organen nach vorne, gegen Prosoma hin, nicht so weit gediehen war und demnach auch die Konzentration des Nervensystems im Cephalothorax und die ventrale embryonale Knickung noch nicht so ausgeprägt waren wie bei den rezenten (also mehr limulusähnlich).

Es sind wohl besonders die Tracheen, welche den Arachnoideen (in ihrer Gesamtheit genommen) gegenüber den Merostomen einen fremdartigen Charakterzug verleihen. Das Vorhandensein dieser Atmungsorgane stempelt ihre Besitzer zu wahren Landtieren und war Anlass, sie immer den Insekten anzureihen (wie unrichtig dies ist, haben wir oben gesehen). Die Tracheen waren in erster Linie daran schuld, dass man die Ähnlichkeit der Arachnoideen mit den Merostomen weniger betonte, als man es sonst hätte tun müssen;

obwohl vom Standpunkte der *Limulus*-Theorie das Fehlen solcher Tracheen bei den Merostomen und bei den niedersten Arachnoideen leicht erklärlich war.

Die Tracheen an und für sich können aber keineswegs eine Kluft zwischen beiden Gruppen bilden, ebensowenig wie die tracheenartigen Bildungen der Landisopoden uns veranlassen könnten, diese letzteren von den übrigen Isopoden zu trennen. Das ergibt sich noch aus dem folgenden.

Entapophysen von *Limulus*.

Die Merostomen haben, wie es scheint, nicht nur Respirationsorgane, welche den Arachnoideenlungen homolog sind, sondern sie besitzen auch Bildungen, welche den Arachnoideen die Möglichkeit gegeben haben, zu tracheenatmenden Tieren zu werden, nämlich die Entapophysen (Fig. 4). Wir können somit gewissermaßen sagen, dass schon *Limulus* die Anlagen der Tracheen besitzt — ein Umstand, welcher bis jetzt vielleicht nicht genug betont wurde. Purcell 1909 macht eine kurze Bemerkung, dass die Entapophyse von *Limulus* denen der Arachnoideen nicht homolog seien. In der Tat befestigen sich an diese Entapophysen in den beiden Gruppen verschiedene Muskeln, trotzdem die Lage der in Rede stehenden Organe (hinter den abdominalen Extremitäten) in beiden Fällen ganz ähnlich ist (vgl. Fig. 4 *et* und Fig. 5 *et* 8). Wenn sie demnach auch nicht streng homolog sind, so ist immerhin ihre Anwesenheit bei *Limulus* höchst bezeichnend. Auch die Tracheen der Arachnoideen sind nach Purcell möglicherweise aus verschiedenen Entapophysen entstanden (so die abdominalen und cephalothorakalen Tracheen einiger spinnenartiger Tiere) und somit können wir immerhin die *Limulus*-Entapophysen als den Tracheenanlagen gewissermaßen entsprechende Gebilde auffassen. Respektive, wir können vielleicht, um die Verwandtschaft der Arachnoideen und *Limulus* in krasser Form Ausdruck zu geben, sagen, dass auch bei *Limulus* Anlagen vorkommen, welche seine Umwandlung in einen tracheaten Landarthropoden ermöglichen würden, wenn alle anderen Verhältnisse sonst günstig wären.

VII. Unterschiede zwischen den Merostomen und Crustaceen.

Die Ähnlichkeit der Arachnoideen mit den Merostomen wird augenfälliger durch die Unterschiede, welche zwischen den Arachnoideen und Insekten vorhanden sind. Sie wird aber noch evidentere, wenn man zugleich auch die Unterschiede bedenkt, welche zwischen den Merostomen und den Crustaceen existieren. Hier wären zu nennen:

1. Die Crustaceen haben zwei Paar Antennen, niemals Cheliceren, dagegen bei den Merostomen existiert ein einziges Paar prätoraler Extremitäten, welche als typische Cheliceren wie bei den Arachnoideen ausgebildet sind. Nur bei den neuentdeckten Ordnungen der *Limu-*

luru und *Aglaspinia* Walcott's sind die Cheliceren durch ein Paar Antennen ersetzt.

2. Die Mundwerkzeuge der Crustaceen bestehen selbst bei den niedersten Repräsentanten aus Mandibeln und zwei Paar Maxillen, welche recht spezialisierte Mundwerkzeuge darstellen im Gegensatz zu solchen der Cheliceraten.

3. Wir finden bei Crustaceen keine solche Übereinstimmung in der Zahl der Segmente und in der Art der Regionenbildung mit den Merostomen wie zwischen *Limulus* und Arachnoideen.

4. Crustaceen haben keinen post-analen Stachel, wie *Merostomata*, *Scorpio* und *Pedipalpi*.

5. Es ist auch keine nähere Übereinstimmung in der Zahl, in dem Bau und in der Verteilung der Extremitäten auf Segmente vorhanden, wie eine solche Übereinstimmung zwischen *Limulus* und Arachnoideen existiert.

6. Crustaceen besitzen Paragnathen (Unterlippe, welche hinter den Mandibeln und vor den Maxillen liegt), welche *Limulus* abgehen.

7. Die Atmungsorgane sind anders gebaut und sind nicht so typisch auf die Segmente 8, 9, 10, 11, 12 und 13 verteilt, wie bei *Limulus* und verschiedenen Arachnoideen.

8. Crustaceen haben keine solche Anordnung der Beine um den Mund herum wie die Cheliceraten.

9. Crustaceen haben nicht das „Genitaloperculum“ der Cheliceraten und ihre Geschlechtsöffnung ist nicht so übereinstimmend gelagert wie bei den Arachnoideen und *Limulus*.

10. Crustaceen und Arachnoideen zeigen nicht eine solche Ähnlichkeit in der Ausbildung des Blutgefäßsystems und des Nervensystems und der Innervierung einzelner Extremitäten wie sie zwischen *Limulus* und Arachnoideen existiert.

Die Schlundkommissur ist bei den Crustaceen sehr lang im Gegensatz zu der der Cheliceraten. Bei Cheliceraten sind die ersten Ganglienpaare des Bauchmarkes enger aneinander gelagert und bilden mit den Gehirnganglien einen engen Ring um den Ösophagus. Wenn bei gewissen Decapoden auch eine starke Konzentration stattgefunden hat, so scheint diese anderen Charakters zu sein. Das Gehirn der Crustaceen hat um einen Abschnitt mehr (Tritocerebron) im Vergleich zu dem der Cheliceraten und ist dem der Insekten ähnlicher (Viallanes 1893)

11. Die Crustaceen haben keine so typischen Chilaria wie *Limulus* sie hat. Es ist allerdings noch nicht klar, ob auch Arachnoideen etwas Entsprechendes haben, doch könnten sie vielleicht in den rudimentären Anhängen des abortiven embryonalen Segmentes wiedergefunden werden.

12. Crustaceen haben zusammengesetzte Augen, welche denen der Insekten sehr ähnlich sind, wogegen die Augen der Merostomen ganz anders gebaut sind und mit denen der Arachnoideen übereinstimmen. Auch die Verteilungsart der Augen auf dem prosomalen Schild der Merostomen findet sich bei den Arachnoideen wieder, nicht aber bei den Crustaceen.

Die Medianaugen dieser letzteren unterscheiden sich nach den neuesten Untersuchungen von Moroff 1912 ebenfalls von den Cheliceratenaugen.

13. Crustaceen haben meist schwanzlose Spermatozoiden (mit wenigen Ausnahmen); *Limulus* hat geschwänzte wie die der Skorpione.

14. Der Bau des Panzers ist bei Crustaceen und Merostomen nicht so ähnlich, wie bei den letzteren und Arachnoideen.

15. Für die Crustaceen ist ein Naupliusstadium charakteristisch und ein solches wird von *Limulus* nicht durchlaufen. Hier, wie bei den Arachnoideen ist die Entwicklung eine direkte.

16. Die Crustaceen weisen überhaupt nicht so viel ontogenetische Übereinstimmungen mit den Arachnoideen auf, wie solche *Limulus* und Arachnoideen unter sich zeigen.

Die Unterschiede also zwischen den Crustaceen und Merostomen sind größer als zwischen *Limulus* und Arachnoideen. Das ist deshalb besonders bezeichnend, weil *Limulus* doch dieselbe Lebensweise führt wie die Crustaceen und eine ganz andere als die Arachnoideen, so dass man die Ähnlichkeit mit den letzteren nicht durch Konvergenz erklären kann. Eher könnte man schon die Ähnlichkeit zwischen den Merostomen und Crustaceen, so weit sie existiert, als Konvergenz betrachten.

Allerdings haben auch die Crustaceen einige gemeinsame Züge mit den Merostomen; diese teilen sie aber dann nicht nur mit *Limulus* allein, sondern auch mit den Arachnoideen. Und das kann uns nicht wundern, denn sicher hängen die Merostomen und die Arachnoideen (also die Cheliceraten) mit den Crustaceen an der Wurzel zusammen und zwar wahrscheinlich durch Vermittlung der Trilobiten und der neu entdeckten kambrischen Merostomen.

Zu diesen Zügen, welche die Crustaceen mit *Limulus*, aber auch mit den Arachnoideen gemeinsam haben, gehören:

1. Das Endosternum, welches unter den Crustaceen bei *Apus* und Ostracoden vorkommt.

2. Die Beine, soweit sie an der Nahrungsaufnahme auch bei *Apus* teilnehmen.

3. Die grüne und Schalendrüse, welche man gewöhnlich den Coxaldrüsen der Arachnoideen an die Seite stellt.

4. Die netzartige Struktur der Gonaden findet man unter den Crustaceen bei *Apus*.

5. Scherenförmige Extremitäten sind auch bei Crustaceen weit verbreitet.

6. Die starke Entwicklung des Blutgefäßsystems ist auch bei den Crustaceen zu finden, was auch hier mit der lokalisierten Kiemenatmung zusammenhängt.

7. Die meisten Crustaceen haben mit *Limulus* das Fehlen der exkretorischen Darmanhänge gemeinsam. (Einige Crustaceen haben aber solche, ähnlich denen der Arachnoideen; also ist es kein charakteristisches gemeinsames negatives Merkmal für Crustaceen und Merostomen.)

Selbst die Spaltfüße des *Limulus*, welche (und noch mehr die der kambrischen Merostomen von Walcott) die Merostomen den Crustaceen nähern, sind möglicherweise auch bei den Arachnoideen in embryonalen Spinnwarzen (nach Jaworowsky), in Spinnwarzen von *Liphistius* und den Kämmen der silurischen Skorpione (Pocock) wiederzufinden, im letzteren Falle sogar vielleicht mit Kiemenlamellen.

Einwände gegen die *Limulus*-Theorie und Modifikation derselben.

Wenn man sich einen Überblick über die Einwände gegen die *Limulus*-Theorie verschafft, so erstaunt man, wie wenig Argumente dagegen aufgebracht werden konnten. Es ist mir nicht gelungen, so sehr ich auch danach suchte, einen einzigen, der Anatomie entnommenen Einwand gegen die *Limulus*-Theorie zu finden, welcher Geltung behalten könnte und nicht durch bereits vorhergehende oder später erschienene Arbeiten widerlegt wäre. Das gilt für die Einwände von Gerstaecker 1866—1879, Weißenborn 1886, Thorell (Thorell und Lindström 1885), Croneberg 1888, Ziegler 1904, Pacquard 1882⁴⁷), Lang 1889, Schtschelkanowzew 1910, Haller 1911, 1912.

Es soll damit nicht gesagt werden, dass alle Homologien, welche man zwischen den Merostomen und Arachnoideen angeführt hat, samt und sonders über jeden Zweifel erhaben seien. Für viele Vergleiche müssen noch mehr detaillierte Untersuchungen unternommen werden, um sie vollständig zu begründen. Soviel kann man aber behaupten, dass die Homologien, welche die definitive Bestätigung noch erwarten, jedenfalls durch die Einwände, welche man ihnen entgegengestellt hat, nicht erschüttert werden konnten. Und es ist guter Grund vorhanden, zu glauben, dass künftige, detaillierte Untersuchungen nur noch erlauben werden, diese Vergleiche und Homologien weiter zu führen und zu begründen. Und die neueste embryologische Literatur ist ein Beweis hierfür.

47) Pacquard ist später (1898, 1903) ein eifriger Anhänger der *Limulus*-geworden.

Wenn man die *Limulus*-Theorie widerlegen will, so muss man jedenfalls neue Argumente auf Grund neuerer Untersuchungen vorbringen, denn die alten Argumente haben versagt.

Man findet selten, dass die *Limulus*-Theorie auf Grund breiter vergleichend-anatomischer Basis bekämpft würde; offenbar deshalb, weil die Organisation der Merostomen und der Arachnoideen so ähnlich ist, dass sie wenig Anhaltspunkte dazu bieten kann. Nur Weißenborn 1886 hat einen solchen Versuch gemacht und dieser zeigt uns wie unnatürlich die Vergleiche zwischen Insekten und Arachnoideen sind, welche man als Einwände gegen die *Limulus*-Theorie vorgebracht hat.

Für die meisten Forscher waren doch hauptsächlich die Respirationsorgane der Grund für die Zurückweisung der *Limulus*-Theorie. Die Hauptmomente dabei waren: die angebliche Schwierigkeit, sich die Umwandlung der Wasser- in die Luftatmungsorgane vorzustellen, die Schwierigkeit, das Auftreten der Tracheen bei den Arachnoideen zu erklären, die angebliche Unmöglichkeit, die Tracheen aus den Lungen abzuleiten und besonders die sich bei der Annahme der *Limulus*-Theorie ergebende Notwendigkeit, die Tracheen der Arachnoideen und der Eutracheaten polyphyletisch entstehen zu lassen. Der letztere Einwand war immer derjenige, welcher am ernstesten genommen werden musste und wird vermutlich auch in der Zukunft noch manchen (nach den neuesten embryologischen Tatsachen wohl mit Unrecht) als für die *Limulus*-Theorie hinderlich erscheinen.

Wir haben bereits oben gesehen, dass jedenfalls Versuche, die Lungen aus Tracheen (Leuckart u. a.) oder aus anderen Organen (zum Teil aus unbekanntem Organen nach Dahl 1911, zum Teil aus der Beingliederung nach Kautzsch 1910, zum Teil aus Abdominalsäcken nach Wheeler 1900 und Rucker 1901, oder aus den Borstensäcken der Anneliden nach Bernard 1892—1894 abzuleiten) fehlgeschlagen haben, da sie von der Embryologie nicht bestätigt wurden.

Alle Argumente, welche man gegen die *Limulus*-Theorie vorgebracht hat, hier zu diskutieren, das wäre eine fruchtlose Aufgabe: auf viele Einwände ist bereits durch die hier zusammengestellten Tatsachen geantwortet worden, viele von ihnen werden wohl selbst von ihren Urhebern nach dem Erscheinen der letzten Arbeiten zurückgezogen werden, viele waren nur durch die unrichtigen Beschreibungen von Jaworowsky und Janeck provoziert, und endlich eine große Anzahl von Einwänden beruht einfach auf dem Umstand, dass die Literatur teils unvollständig, teils missverständlich berücksichtigt worden war.

Am besten kann man diesen Einwänden begegnen, indem man den richtigen Sachverhalt aus der Literatur zusammenstellt. In

bezug auf die Respirationsorgane ist ein solcher Versuch in der vorliegenden Schrift gemacht worden, in bezug auf die übrigen Organsysteme kann es nur in einer besonderen Abhandlung geschehen.

Am interessantesten ist noch immer der Gedanke, dass womöglich nicht die Arachnoideen aus den limulusartigen Vorfahren, sondern umgekehrt, *Limulus* selbst aus den landbewohnenden Arachnoideen abzuleiten wäre: einige Arachnoideen hätten sich nach dieser Anschauung, welche von Simroth 1891, Jaworowsky 1894, Bütschli 1904 und ganz neuerdings von Montgomery 1909 verteidigt wurde, sekundär zum Landleben anpassen können, wobei ihre Lungen zu Kiemen wurden.

Betrachten wir z. B. die Argumente von Montgomery 1909.

Die Hauptstütze bilden für ihn die Resultate seiner embryologischen Arbeit, welche aber durch die Arbeiten von Simmons 1894, Purcell 1895, 1909, Wallstabe 1908, Kautzsch 1910 und Ivanič 1912 widerlegt sind. Seine theoretischen Beweise sind folgende. Man kann nach ihm *Limulus* um so eher von den Arachnoideen ableiten, als er außer den 6 Abdominalbeinen und 1 Paar von Nephridien, keine primitiven anderen Merkmale haben soll. Montgomery hat übersehen, dass außer den Beinen und Nephridien vor allem noch die Existenz der Kauladen auf sämtlichen prosomalen Beinpaaren das hohe phylogenetische Alter des *Limulus* bekundet, ein Merkmal, welches in Gemeinschaft mit seiner sonstigen Organisation seine nahe Verwandtschaft mit den Trilobiten beweist. Auch in bezug auf andere Organsysteme zeigt *Limulus* primitive Verhältnisse, z. B. in der erst beginnenden Konzentration des Nervensystems u. s. w.

Montgomery will *Limulus* aus den Arachnoideen ableiten, ohne auf seine Verwandtschaft mit Gigantostraken acht zu geben. Diese Verwandtschaft ist außerordentlich nahe, so dass nach Holm 1898 selbst kleine Details — Löcher im Panzer, kleine Anhänge der Beine — im Baue von *Limulus* und Eurypteriden übereinstimmen. Die *Synxiphosura* bilden außerdem eine Brücke zwischen den Limuliden und Eurypteriden, zugleich weisen sie aber auch auf die nahe Verwandtschaft mit den Trilobiten hin. Nach der Entdeckung der ältesten Xiphosuren (*Limulara* und *Aglaspina*) von Walcott mit ihren Antennen und sonstigen Merkmalen der Trilobiten ist die Verwandtschaft mit Trilobiten, welche bereits durch Morphologie der Merostomen und durch Ontogenie von *Limulus* wahrscheinlich war, noch evidenter geworden. Wie kann man aus dieser Gruppe nur *Limulus* herausgreifen und nur ihn durch sekundäre Anpassung an das Landleben aus den Arachnoideen entstehen lassen? Die Trilobiten wird ja doch kaum jemand aus den landlebenden Arachnoideen herleiten!

Ein anderes Argument von Montgomery: „True Araneads occurred in the Carboniferous, in times as early as the first traces of *Limulus*, while terrestrial scorpions existed in the silurian,“ — brauchte man kaum zu diskutieren. Die Merostomen sind sehr reichhaltig im Silur; von Walcott sind jetzt „*Limulara*“ auch im Cambrium gefunden worden. Wenn der heutige *Limulus* nach dem Stand unseres jetzigen Wissens auch später als die ältesten Skorpione erscheint, so ist diese Tatsache kein Einwand gegen die *Limulus*-Theorie, da niemand die Arachnoideen von *Limulus* direkt ableiten wird; das erlaubt nicht schon die im Vergleich zu *Scorpio* sehr reduzierte Zahl der Segmente von *Limulus*.

Auch ein anderes Argument von Montgomery, nämlich dass alle Arachnoideen terrestrisch sind und dies also auch für ihre Vorfahren angenommen werden müsse, ist nicht aufrecht zu erhalten. Und das unter dem anderen aus dem Grunde, weil die silurischen Skorpione (*Pulacophonus*) möglicherweise doch Wassertiere waren; nach Pocock 1901 deuten die Beine dieser Tiere, welche auch sonst im Körperbau den Merostomen näher stehen sollen, darauf hin.

Auch in dem Umstand, dass *Limulus* in seichtem Wasser vorkommt und die Eier ans Ufer ablegt, will Montgomery merkwürdigerweise den Beweis sehen, dass er von Landtieren abstamme. Diese Gewohnheiten von *Limulus* können aber offenbar nur als Beweis dienen, wie leicht die merostomenartigen Tiere zu Landtieren werden konnten. Darauf deutet auch Paläontologie hin, wie es Korschelt und Heider 1892 hervorgehoben haben. Nach Zittel (Handb. d. Paläontologie 1881—1885, Bd. II, p. 647) werden nämlich die ältesten Reste von Merostomen, die untersilurischen Gigantostraken, zusammen mit Graptolithen, Cephalopoden und Trilobiten gefunden; sie waren also offenbar typische Seebewohner. In den obersilurischen Schichten werden sie bereits in Gemeinschaft mit Phyllocariden, Ostracoden und Ganoideen angetroffen, ein Umstand, welcher darauf hindeutet, dass sie nunmehr in brackischem oder gar süßem Wasser lebten. Und in der Kohlenformation werden zugleich mit den Merostomen auch Reste von Skorpionen, Landpflanzen, Süßwasseramphibien u. s. w. gefunden; folglich müssen sie in süßem (und seichtem?) Wasser gelebt haben; Korschelt und Heider 1892 werfen sogar die Frage auf, ob nicht einige Merostomen Landbewohner waren (s. auch Peach 1882).

Danach könnte *Limulus* mit seinen Gewohnheiten eher als ein lebendiges Bild eine Etappe in dieser Evolution dokumentieren, und wäre ein Seitenzweig, welcher in merkwürdiger Weise seine archaische Merostomenorganisation und seine Lebensweise unverändert bis auf unsere Tage behalten hätte.

Die nahe Verwandtschaft mit den Gigantostraken und Trilobiten ist, wie gesagt, der wichtigste Grund, dass wir *Limulus* nicht

von Landtieren ableiten können. *Limulus* geht während der Begattungszeit und während der Eiablage ins seichte Wasser und ans Ufer und kann auch in süßem Wasser der Flüsse leben. Die kambrischen Merostomen lebten offenbar auch in seichtem und in süßem oder brackischem Wasser und konnten als Schlammwühler, wie oben ausgeführt wurde, besonders leicht die Umwandlung zu Landtieren durchgemacht haben.

Im selben Sinne sprechen meiner Ansicht nach auch noch andere Umstände.

In der Ontogenie von *Limulus* treffen wir keine Andeutungen, dass er früher mehr arachnoideenartig war als jetzt, sondern wir finden umgekehrt Züge, welche auf die Trilobiten hindeuten.

Wenn wir weiter seine Kiemen von den Lungen ableiten wollen, so begegnen wir in bezug auf die Umwandlung der Lungenfalten in die Kiemenfalten denselben Schwierigkeiten wie bei der umgekehrten Herleitung. Zu diesen gesellen sich aber noch andere, welche bei der Ableitung der Arachnoideen aus den Merostomen nicht existieren. Es ist nämlich leicht, das Lungenoperculum, welches embryologisch als echte Extremität auftritt, aus dem Schwimmbeine durch Reduktion zu erklären; es wäre aber schwierig, aus dem Operculum einen funktionierenden Schwimmfuß von *Limulus* abzuleiten. Wir müssten dann annehmen, dass bei den Vorfahren der Arachnoideen die Abdominalbeine rudimentär wurden und Lungenbeine lieferten, dass aber diese letzteren, bei denjenigen Urarachnoideen, welche zu *Limulus* wurden, wieder ihre volle Entwicklung erlangt haben.

Und noch eine Überlegung hindert uns, eine terrestrische Lebensweise für die *Limulus*-Ahnen anzunehmen.

Die Arachnoideen haben nämlich als typische Landbewohner eine innere Begattung, *Limulus* hingegen hat aber als wasserbewohnendes Tier eine äußere. Wenn nun *Limulus* von den Arachnoideen abstammte, so würde er gewiss die innere Begattung der letzteren auch weiter beibehalten haben, denn diese wird durch sehr komplizierte Einrichtungen bewerkstelligt und dürfte, einmal erworben, nicht so leicht verloren gehen können.

Endlich, im Tierreich wissen wir, so wirft Montgomery ein, kein Beispiel, wo Kiemen zu Luftrespirationsorganen sich umgewandelt hätten (dieses Argument wiederholt auch Haller 1911).

Solche Beispiele haben wir aber in den Landisopoden; außerdem könnte das Fehlen einer vielmaligen Umwandlung kein Argument gegen eine einmalige sein.

Hier müssen auch die Einwände von Haller 1911 der Vollständigkeit halber geprüft werden und namentlich deshalb, weil sie ganz neuen Datums sind und noch keine Kritik gefunden haben. Doch ist es keine angenehme Aufgabe: das Unzutreffende aller seiner Behauptungen ist so klar, dass ihre Widerlegung als eine höchst langweilige Arbeit erscheint.

Er glaubt die *Limulus*-Theorie widerlegt zu haben 1. auf Grund seiner Untersuchungen an dem Bau der Spinnentracheen, deren Ergebnisse einen äußerst zweifelhaften Wert haben und selbst wenn sie richtig wären, nicht das beweisen können, was Haller beweisen will, 2. auf Grund der Literaturübersicht, wobei die Literatur von ihm höchst mangelhaft studiert wurde: die meisten Arbeiten hat er vollkommen missverstanden und viele wichtige Arbeiten nicht einmal erwähnt.

Haller will bei den Spinnen 2 Paar Tracheen unterscheiden, die miteinander nichts Gemeinsames haben würden: „Vordertracheen“, deren Stigmen sich unmittelbar hinter den Lungen befinden, und „Hinter- oder Analtracheen“, welche ganz am Hinterende des Abdomens ausmünden — eine Auffassung, welche Leuckart vertrat. Alle späteren Forscher, so namentlich Bertkau 1872, Lamy 1902, Purcell 1909, 1910 sind durch äußerst umfassende vergleichend-anatomische, Purcell außerdem (dann auch Kautzsch 1910) durch embryologische zu der Überzeugung gekommen, dass es ein und dasselbe Paar von Tracheen ist und dass seine kaudale Lage bei einigen Arachnomorphen nur durch sekundäre Verlagerung erreicht wurde. Haller will diese Argumente nicht einmal erwähnen, resp. kennt er die so überaus wichtige Arbeit von Purcell 1910 und die Arbeit von Kautzsch 1910 gar nicht.

Er glaubt das Vorhandensein von den 3 Tracheenpaaren (1 Paar von „Fächertracheen“, d. h. Lungen, und 2 Paaren von Röhrentracheen) dadurch bewiesen zu haben, dass bei einigen Spinnen mit „Analtracheen“ (*Lycosa*, *Clubiona*, *Epeira*, *Meta. Agriope*, *Thomisiden*) außer diesen und den Lungen noch Rudimente von „Vordertracheen“ in Form eines Querkanales vorkommen. Die Stigmen dieser Tracheen sollen in unmittelbarer Nähe der Lungenstigmen gelegen sein. „Es befindet sich da ein Querkanal in gleicher Ebene mit der Lungenmündung, der zwischen dem Darm und der Leber und dem einheitlich gewordenen Genitalgang gelegen ist. Jedesmal öffnet sich dieser Querkanal in gleicher Höhe mit der Lungenmündung mit einem äußerlich nur selten wahrnehmbaren Stigma nach außen. Es treten aber nie Äste, welcher Art sie auch immer sein mögen, von diesem Querkanal ab . . .“ (p. 33). Als Beweis dafür, dass es eine Trachee ist, wird nur die Tatsache angeführt, dass in diesem Querkanal kutikulare Bildungen vorkommen, wie in den Hauptröhren der Vordertracheen von *Dysdera*.

Nun ist es aber höchstwahrscheinlich, dass das, was Haller für Tracheenrudimente hält, nichts anderes ist als der Querkanal, welcher die beiden Lungenvorräume miteinander verbindet. Es ist der Querkanal, welchen schon Treviranus 1812 (teste Purcell 1909), MacLeod 1884, Berteaux 1889 und besonders eingehend Purcell 1909 beschrieben haben, wobei von diesen zwei letzteren Forschern dieser Kanal gerade bei den Formen, welche auch Haller erwähnt (*Epeira*, *Clubiona*, *Lycosa*), konstatiert wurde (vgl. auch Textfig. 6, A u. B von Haller und Fig. 23 b, Taf. 5 und andere von Purcell).

Auf Grund dieser einzigen Tatsache — der Lage der Stigmen — teilt Haller die Spinnen in „Protracheata“ und „Opisthotracheata“, die üblichen Klassifikationen umstürzend, ein.

Bei *Trombidium* unter den Acarinen sollen Vorder- und Analtracheen gleichzeitig existieren und nach Haller „liegt in *Trombidium* somit ein Bindeglied zwischen Opistho- und Prostigmata vor. Der Gedanke aber, daß man bei dem Vergleich der Tracheen untereinander auf ihre (durch Embryologie festzustellende) Zugehörigkeit zu bestimmten Segmenten achten muss, ist Haller vollkommen fremd. Viele Forscher und neuerdings Reuter 1909, dessen Arbeit Haller nicht kennt, betrachten außerdem die Tracheen der Acariden (mit Ausnahme der Notostigmata) als dem Prosoma zugehörig und den opisthosomalen Tracheen der Arachnoideen als nicht homolog.

Angenommen aber — so wird wohl der erstaunte Leser fragen —, dass bei den Arachnoideen nicht zwei Stigmenpaare, wie es embryologische Arbeiten be-

weisen, sondern 3 Paare existieren, wie kann dieser Umstand die Abstammung der Lungen aus den Tracheen beweisen, resp. die Abstammung der Tracheen aus den Lungen und die der Lungen aus den Kiemen widerlegen? Als Beweise werden folgende phylogenetische Betrachtungen angeführt: „Der Leuckart'schen Ableitung stehen die Tatsachen zur Verfügung, dass ein Tracheensystem gleich von Anfang an bei den Arachnoideen vorhanden ist, indessen die Ray-Lankester'sche diese erst sekundär entstehen lassen muss, eine Voraussetzung, die durch gar nichts Positives gestützt wird“ (p. 47). Haller entgeht wohl, dass bei der ersten Leuckart'schen Auffassung eine andere mindestens ebenso große Schwierigkeit vorliegt, nämlich die Notwendigkeit, diesmal die Lungen erst sekundär entstehen zu lassen.) Oder folgende Betrachtungen: „Nehmen wir an, dass die Skorpionen mit 4 Stigmenpaaren — aber auch ihre Segmentation beweist ja das, die ältesten rezenten Arachnoideen sind, so müssen wir folgerichtig entweder zugeben, dass die 4 Paar Lungen dieser Formen aus Tracheen hervorgegangen sind oder dass im besten Falle nur 2 Lungenpaare auf die anderen Arachnoideen vererbt, die anderen aber zu Tracheen sich umgewandelt haben, denn die Scorpioniden sollen doch von *Limulus*-artigen Formen abstammen. Das wäre aber eine sehr verhängnisvolle Folgerung für die *Limulus*-Theorie im alten Sinne, in welchem der Paläostrake als Stammform hingestellt wird.“ Es muss schon dem Leser überlassen werden, diese Auseinandersetzungen zu enträtseln.

Wenn die Lungen aus den Tracheen abzuleiten wären, so müssten dann *Caponia*, welche nur Tracheen besitzt, die primitivste unter allen Spinnen sein, primitiver als *Liphistius*. Und wenn Haller auch in der Tat zu der Ansicht neigt, dass *Caponia* an die Wurzel des Stammbaumes der Spinnen gestellt werden kann, so steht die Annahme, dass die Tracheen phylogenetisch älter sind, doch im Widerspruch mit seiner eigenen Auffassung der Scorpioniden als der primitivsten aller Arachnoideen.

Wenn Haller zur Bekräftigung seiner Auffassungen auf andere Forscher sich stützt, so kann er es nur tun, weil die betreffenden Arbeiten von ihm höchst oberflächlich studiert wurden.

So stützt er sich auf die embryologischen Angaben von Jaworowsky und Schimkewitsch, ohne bemerkt zu haben, dass die Angaben des ersteren längst von Purcell, Kautzsch widerlegt sind (die Arbeit von Kautzsch ist ihm übrigens gar nicht bekannt) und ohne zu bemerken, dass Schimkewitsch 1906 mit voller Absicht von den Anschauungen Jaworowsky's abrückt.

Wie mangelhaft von ihm die Arbeiten, auf welche er sich beruft, studiert worden sind, das beweist folgender Passus (p. 5): „Das Ergebnis, zu dem Purcell gelangt, ist, dass die Spinnen von viellungigen Formen abstammen, von welchen beiden Lungenreihen sich aber nur im 8. oder 9. postoralen, sowie im allerletzten Segmente, also im analsten, im ganzen drei Lungenpaare sich⁴⁸⁾ erhalten, indessen die übrigen nur durch die bekannten, paarweise am Abdomen sich findenden Muskelinsertionsstellen noch markiert sind⁴⁹⁾. Von den 3 erhalten gebliebenen Lungenpaaren bestehen 2 Paare aus Lungen bei den Mygalomorphen, aber nur 1 Paar bei den Arachnomorphen, indessen bei diesen die 2 letzten Paare zu Tracheen wurden.“

Dass die Tracheen aus zwei selbständigen Teilen bestehen, aus dem medianen Stamm — Homologen der Entapophyse und aus dem lateralen, von welchem nur die letztere (nicht aber die Entapophyse) mit der Lunge homologisiert werden kann, — diese wichtigsten Ergebnisse der Arbeit Purcell's hat somit Haller gar nicht verstanden. Man braucht weiter kaum zu bemerken, dass im „analsten“ Segmente von Purcell keine Lungen und im ganzen überhaupt nur 2 Lungenpaare gefunden worden sind.

48) Im Original.

49) Von mir unterstrichen.

Auch Lamy unterschiebt er mit Unrecht die Meinung, dass die Lungen aus den Tracheen hervorgegangen seien. Das kann er nur tun, weil er einen Satz aus Lamy's Arbeit herausgegriffen hat, ohne den nächstfolgenden gelesen zu haben.

Von Haller's Arbeit 1912 braucht nur folgendes gesagt zu werden. Das Zentralnervensystem vom Skorpion ist von ihm vollkommen unrichtig wiedergegeben, weil seine eigenen Untersuchungen äußerst oberflächlich sind (er hat nicht einmal das Chelicerenganglion und Chelicerennerv gesehen) und weil die Literatur von ihm nicht berücksichtigt wurde (weder die Arbeit von Brauer 1895, noch die Arbeiten von Sain-Remy 1887, von Patten 1890, 1893, von Police 1900, McClelland 1904).

Auch sind seine Vorstellungen über das Nervensystem von *Limulus* vollkommen aus der Luft gegriffen, da er den Untersuchungen von Milne-Edwards 1873, Patten 1893, Patten und Redenbaugh 1900 keine Aufmerksamkeit schenkt und auch die Arbeit von Viallanes 1893 nicht näher studiert hat.

Deshalb sind alle seine Vergleiche des Nervensystems von *Scorpio* und *Limulus* wertlos und so sind natürlich auch Schlüsse, welche er daraus zieht; dasselbe gilt auch für seinen Vergleich der Arachnoideenoberlippe mit den Antennen von Insekten (auch ein Argument gegen die *Limulus*-Theorie).

Nach Haller kann man die Skorpione vom *Limulus* (!) deshalb nicht ableiten, weil das Gehirn des letzteren stark entwickelte Globuli hat. Die Hämologie dieses Gehirnteiles in beiden Gruppen muss aber erst durch erneuerte Untersuchungen festgestellt werden. Es ist auch fraglich, ob diese „pilzförmigen Körper“ beim Skorpion so schwach entwickelt sind, wie es Haller meint; aus der Arbeit von Saint-Remy, welche Haller merkwürdigerweise nicht kennt, geht es nicht hervor.

Und selbst wenn gewisse Hirnteile von *Limulus* stärker als bei den Skorpionen entwickelt sein sollten, so wäre es kein Argument gegen die *Limulus*-Theorie, denn niemand will ja die Arachnoideen von *Limulus* direkt ableiten. *Limulus* hat so viele geologische Perioden überlebt, dass er kaum in allen seinen Organisationsmerkmalen so unverändert geblieben sein könnte, wie er es allerdings in seiner äußeren Organisation zu zeigen scheint. Wie gewaltig das Gehirn innerhalb einer Tiergruppe während der Evolution derselben sich entwickeln kann, das beweisen uns die cocänen Säugetiere. Andererseits haben die Haiische ein recht stark entwickeltes Gehirn, wenn man es mit dem Gehirn der anderen Fische vergleicht, und erscheinen trotzdem in sonstigen Merkmalen recht primitiv.

Übrigens scheint die Lebensweise von *Limulus* und sein Benehmen in der Gefangenschaft (Viallanes 1893) darauf hinzudeuten, dass sein Intellekt, wohl seiner ganzen Organisation entsprechend, auf einer sehr niedrigen Stufe steht.

(Schluss folgt.)

Über die Perzeptionsfähigkeit des Daphnienauges für ultraviolette Strahlen.

Von Dr. M. A. van Herwerden.

(Aus dem physiolog. Laboratorium der Universität Utrecht.)

In einer seit 4 Jahren in meinem Laboratoriumszimmer gezüchteten Kultur von *Daphnia pulex* befand sich diesen Herbst ein parthenogenetisches Weibchen, welchem das Auge vollständig fehlte. Der Sehnerv hatte seine normale Lage, vom großen pigmentierten Auge war aber keine Spur zu entdecken. Ob dieser Defekt während des Lebens erworben oder angeboren war, konnte nicht nachgeforscht werden, weil das Weibchen, als es schon zur Eibildung fortgeschritten war, zum ersten Male von mir beobachtet wurde. Nach-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [34](#)

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

Artikel/Article: [Die Frage u^uber den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen \(Limulus-Theorie\). 170-213](#)