download unter www.biologiezentrum.at

Die Entwicklung von Cistella (Argiope) neapolitana.

Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden.

(1. Mitteilung.)

Von

Dr. **Hanns Plenk.**

(Mit einer Tafel.)

I. Einleitung.

Vorbemerkung.

Das Material, welches mir für diese Arbeit zur Verfügung stand, umfaßt nicht den ganzen Entwicklungszyklus, sondern bloß die Stadien bis zur freischwimmenden Larve. Da ich momentan nicht in der Lage bin, weitere Stadien zu sammeln und die Arbeit fortzusetzen, veröffentliche ich die bisherigen Ergebnisse als erste Mitteilung, um ihr Erscheinen nicht auf unbestimmte Zeit hinauszuschieben, besonders im Hinblicke darauf, daß auch die bisherigen Resultate schon von Interesse sind, insoferne sie die Angaben meiner Vorgänger mehrfach berichtigen und erweitern.

Zur Präzisierung der untersuchten Species.

Ich untersuchte dieselbe Species wie KOWALEVSKY und SHIPLEY; nur erscheint bei diesen der Genusname Cistella bloß in Parenthese neben dem Namen Argiope. Ich folge jener Nomenklatur, welche Cistella als Subgenus von Argiope abtrennt. Die beiden Genera sind unschwer zu unterscheiden, da Cistella eine ungefähr herzförmige, glatte Schale besitzt, im Gegensatze zur pectenartig gefurchten von Argiope. SCHULGIN[1]) beschreibt in der zitierten Arbeit mehrere Species von Argiope, darunter ausführlicher *Argiope Kowalewskii*, welchen Namen er für *A. neapolitana* einführt; der

[1]) SCHULGIN, Argiope Kowalewskii. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41, 1885.

download unter www.biologiezentrum.at

selbe erscheint jedoch, soviel ich weiß, nicht allgemein anerkannt, weshalb ich bei der alten Bezeichnung bleibe. Ob der Besitz von Bruttaschen auch der Gattung Argiope (sensu strictiori) zukommt, erscheint mir zweifelhaft; denn ich habe hunderte von Exemplaren mehrerer Argiope-Arten zur Zeit der Geschlechtsreife untersucht aber niemals Embryonen in den Tieren gefunden. Eine anatomische Untersuchung habe ich nicht vorgenommen.

Literatur über Brachiopoden-Entwicklung.

Bis zu Beginn unseres Jahrhunderts lagen nur zwei Arbeiten vor, welche auch die ersten Entwicklungsstadien umfaßten: die von KOWALEVSKY und von SHIPLEY, beide über Cistella Neapolitana. (KOWALEVSKYS Arbeit behandelt außerdem fragmentarisch zwei Terebratula-Arten und *Thecidium mediterraneum*). SHIPLEYS Arbeit, welche auch auf das erwachsene Tier sich erstreckt, bringt gegenüber KOWALEVSKY kaum etwas Neues. Die wichtigsten Befunde waren die Feststellung einer entodermalen Coelomabfaltung sowie der Schließung des Urmundes vermutlich an der Durchbruchsstelle des definitiven Mundes; ferner die Entstehung des Mantels, des Armapparates, der Muskulatur. Die von KOWALEVSKY entsprechend den äußeren Körperabschnitten angenommene innere Segmentierung wurde schon von SHIPLEY als unrichtig erkannt.

Eine größere, zusammenhängende Arbeit liegt noch von MORSE über Terebratulina vor, welche aber nur die späteren Stadien behandelt, also über die Coelom- und Urmundfrage keinen Aufschluß gewährt, doch sonst unsere Kenntnisse mehrfach bereichert hat. (Von Vertretern der Testicardines wurden noch gelegentlich einzelne Stadien beschrieben; ich erwähne die ältesten Angaben über Larvenstadien von Thecidium von LACAZE-DUTHIERS, BEECHERS Notizen über Terebratalia-Stadien.)

Nun zu den Ecardines: Eine größere Arbeit ist die von BROOKS über Lingula, doch fehlen auch hier die ersten Stadien. (Eine pelagische Larve, ähnlich der Lingula-Larve wurde seinerzeit von FRITZ MÜLLER beschrieben und dürfte nach BLOCHMANNS Untersuchungen mit großer Wahrscheinlichkeit *Discinisca atlantica* angehören.)

1902 endlich erschienen die Arbeiten CONKLINS über Terebratulina und YATSUS über Lingula. Erstere erstreckt sich ungefähr über die in BROOKS Arbeit fehlenden Stadien, letztere enthält eine wirklich erschöpfende Darstellung des ganzen Entwicklungsganges von Lingula. Ich erwähne hier nur, daß die entoder-

Download unter www.biologiezentrum.at

male Coelombildung und die Schließung des Urmundes an der Stelle des definitiven Mundes auch bei diesen Arten sicher festgestellt wurde, und werde im Detail auf beide Arbeiten noch mehrfach zu sprechen kommen.

Material und Methode.

Die Embryonen bis zum freischwimmenden Stadium findet man bei Cistella in den Bruttaschen des Muttertieres. (Über deren Bau und Lage sieh die Arbeiten SHIPLEYS und SCHULGINS.) Bis zu diesem Stadium ist ein vollständiges Material verhältnismäßig leicht zu erlangen. Die Tiere wurden in der Zeit vom halben März bis halben April bei der griechischen Insel Cerigo in ca. 100 *m* Tiefe gedredscht. *Cistella neapolitana* war dort nicht allzu häufig, viel seltener als verschiedene Argiope-Arten. Die Embryonen wurden nach Öffnung des erwachsenen Tieres unter dem binokulären Mikroskop mit der Nadel herauspräpariert, mit der Pipette auf einem Objektträger für 1—2 Minuten in Sublimat-Eisessig (5% Eisessig auf gesättigte Subl.-Lös.), hierauf in Jodalkohol gebracht.

An Totopräparaten des lebenden Embryos konnte ich wegen Zeitmangels und infolge der großen Undurchsichtigkeit des Objektes nur wenig studieren. Ich verfertigte Paraffinschnittserien von 3 μ Dicke; als einzig befriedigendes Färbemittel erwies sich Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Die Klarheit der Präparate, namentlich der jüngeren Stadien, leidet sehr durch die sich stark färbenden Dotterkörner.

II. Ei, Blastula, Gastrula, Coelombildung.

Der größte Durchmesser des Eies ist durchschnittlich 120 μ. Bis zum Stadium des Ausschwärmens wächst der Embryo auf eine durchschnittliche Länge und Breite von 180, respektive 150 μ heran. Eine Membrana vitellina wie YATSU bei Lingula konnte ich nicht konstatieren. Über den Befruchtungs- und Furchungsprozeß habe ich keine näheren Beobachtungen gemacht; ich besitze lediglich einige dem 2- und 4-Zellenstadium angehörige Präparate. Der Dotter ist in diesen Stadien feinkörnig verteilt, im Gegensatze zu den größeren Körnern, in welchen er später auftritt.

Die Blastula (Fig. 1 u. 11) besitzt eine deutliche Furchungshöhle (primäre Leibeshöhle); am auffallendsten ist der Umstand, daß sie bereits dorso-ventral abgeplattet erscheint. Ich füge hinzu, daß diese Angabe nur auf der Untersuchung von Schnittserien be-

download unter www.biologiezentrum.at

ruht; ich gebe sie daher vorbehaltlich einer Nachuntersuchung an lebendem Material wieder.

Die Gastrulation geschieht durch Invagination, wie auch schon KOWALEVSKY und SHIPLEY festgestellt haben; bezüglich der Orientierung des Urmundes zu den Körperachsen finde ich bei ihnen keine präzisen Angaben. Nach meinen, wiederum nur durch das Studium von Schnittserien gewonnenen Befunden erfolgt die Einstülpung an der Ventralseite, also nicht gegenüber dem Apikalpol (Fig. 2). Dieses mit der Gestalt der Blastula zusammenhängende Verhalten bedarf gleichfalls einer Nachprüfung.

Das Coelom entsteht in Form von zwei Säckchen aus dem Entoderm, u. zw. durch Abfaltung. Dieser Prozeß geht sehr frühzeitig, zugleich mit der Schließung des Urmundes vor sich. An Fig. 3 sieht man, daß der Embryo am Vorderende etwas breiter geworden ist; der vorne noch offene Urmund setzt sich nach hinten als Rinne fort. Also ein spaltförmiger Verschluß des Urmundes an der Ventralseite, von unten nach oben fortschreitend. Zwei Querschnitte durch dieses Stadium bringt Fig. 12. Der erste in der Höhe des noch offenen Urmundes geführte läßt erkennen, daß von der ventralen Wand des Urdarms, unmittelbar anschließend an den Urmund, zwei Falten gegen die dorsale Darmwand zu vorwachsen und auf diese Weise die Coelomsäcke abschnüren. Der zweite, weiter unten geführte Querschnitt dieser Serie zeigt den Urmund schon geschlossen und nur mehr als Rinne sichtbar, die Coelomsäcke vollständig abgeschnürt. Ihr Lumen ist sehr klein, das des Darmes vollständig obliteriert; letzterer hängt ventral noch mit dem Ektoderm zusammen. Während dieser Vorgänge ist noch eine geräumige primäre Leibeshöhle vorhanden. (In diesem Stadium konnte ich bereits den Stiel beobachten, mit welchem der Embryo bis zum freischwimmenden Stadium an der Wand der Bruttasche befestigt ist. Den genauen Zeitpunkt seines Auftretens konnte ich nicht ermitteln.)

Wichtig für die Erkennung der Ventralseite im Laufe der weiteren Entwicklung ist der Umstand, daß die Coelomsäcke nicht lateral vom Darm, sondern mehr an die Ventralseite gerückt liegen.

Bei KOWALEVSKY finde ich keine Erwähnung von dem spaltförmigen Verschluß des Urmundes; dagegen bringen meine Befunde eine Bestätigung seiner Darstellung der Coelomabfaltung nach der in mehrere Handbücher aufgenommenen bekannten Abbildung.[1]) Es

[1]) KOWALEVSKYS Arbeit stand mir nur in der Analyse von OEHLERT und DENIKER zur Verfügung, wo dieser Vorgang merkwürdigerweise sehr unverständlich und ohne Heranziehung der erwähnten Abbildung dargestellt ist.

sei gleich hier erwähnt, daß die Coelomabfaltung bei Sagitta nicht mit unserem Fall zu vergleichen ist; denn bei dieser entspringen die Falten aus der dem Urmund gegenüberliegenden Wand des Entoderms, ganz abgesehen von der ganz anderen Orientierung des Urmundes gegenüber dem Apikalpol.

Bei Terebratulina erfolgt nach CONKLIN die Coelomanlage nicht paarig; nach vollständiger Verdrängung der primären Leibeshöhle sondert sich durch eine ungefähr halbkreisförmige, von vorn nach rückwärts wachsende Falte des Entoderms (die übrigens nur aus einer Zellschicht besteht) der Darm von dem als Coelom übrigbleibenden Teil der Urdarmhöhle.

Bei Lingula entstehen nach YATSU die beiden Coelomsäcke aus kompakten Entodermmassen zu beiden Seiten des Darmes, in welchen die Coelomräume als Spalten auftreten. Der Urmund schließt sich in beiden Fällen an der Ventralseite, bei Lingula entsteht kurz nachher bereits an dieser Stelle das Stomodaeum als ektodermale Einstülpung, bei Terebratulina beschreibt CONKLIN die Einstülpung des Mundes in einem etwas späteren Stadium, gleichfalls ungefähr an der Verschlußstelle des Urmundes. Bei Terebratulina tritt während der Coelombildung eine dorso-ventrale Abplattung ein, wodurch die Körperachsen verschoben werden, der Urmund an die Ventralseite und nach vorne gerückt wird.

Über die Bildung des Mundes bei Cistella siehe im folgenden.

III. Bis zur freischwimmenden Larve.

1. Entwicklung der äußeren Gestalt. Orientierung der Larve.

Bei allen bisher beschriebenen Brachiopoden-Larven kann man zu oberst einen hutförmigen, als Kopf bezeichneten Abschnitt, den Rumpf, die Mantelanlage und den früher oder später auftretenden Stiel unterscheiden, mit welchem dann die Festsetzung erfolgt. Bei den Testicardines ist der Mantel (respektive die beiden Mantellappen) zunächst nach unten geschlagen; erst nach der Festsetzung legen sich dieselben um und schließen so die Mantelhöhle zwischen sich ein. Bei den Ecardines tritt am Kopf schon sehr frühzeitig (YATSU) ein Tentakelapparat, der spätere Armapparat auf, der schon während des viel länger dauernden freischwimmenden Larvenlebens eine Rolle spielt; die Mantellappen sind hier von Anfang an nach oben gerichtet.

download unter www.biologiezentrum.at

Kowalevsky bezeichnet die einzelnen Abschnitte als Segmente, mit Unrecht, da ihnen keine innere Segmentierung entspricht — wie schon Shipley zeigte. Schon zur Zeit der Urmundschließung ist der Embryo vorn etwas breiter — die erste Andeutung des Kopfes. Dieser differenziert sich alsbald stärker, so daß er in Form eines Wulstes sich vom übrigen Körper abhebt (Fig. 4). Es ist von Wichtigkeit hervorzuheben, daß an der Ventralseite dieses Wulstes noch eine leichte Einkerbung zu sehen ist, ein Rest des Urmundes.

Unterhalb des derartig angedeuteten Kopfes tritt jetzt ein zweiter Wulst auf, die Mantelanlage, wie wir sehen werden, eine einfache Ektodermfalte (Fig. 5). Kowalevsky bezeichnet dieses Stadium als dreisegmentig, indem er die Mantelanlage als „segment thoracique" einführt, aus dem dann der Mantel hervorgehen soll; in Wirklichkeit handelt es sich aber nur um die Anlage des Mantels, so daß dieses „segment thoracique" etwas gar nicht Existierendes ist. Der Mantel wächst allmählich über den Rumpf herab, an seinem Rande bilden sich vier Borstenbündel. Zunächst ist der Mantel ein einheitlicher Ring; erst dadurch, daß er ventral und dorsal weiter herabwächst wie an den Seiten, entstehen die beiden Mantellappen (Fig. 6, 7, 8 und 9).

Bei Kowalevsky findet sich die unrichtige Angabe, daß die Borstenbündel im ventralen Mantellappen sitzen; Shipley bringt eine Abbildung, auf der die Borstenbündel zu beiden Seiten des die Mantellappen trennenden Einschnittes stehen. Die Borstenbündel sitzen jedoch im dorsalen Mantellappen, zwei lateral, ganz an dessen Rande, zwei mehr median. Diese Orientierung der Larve gründet sich auf die Untersuchung des inneren Baues (Lage des Darmes, der Coelomsäcke), das Auftreten des Suboesophagealganglions etc.

Von meinen Vorgängern wurde auch außeracht gelassen, daß die Mantelanlage an der dorsalen Seite höher liegt, als an der ventralen; der Kopf sitzt etwas schief, der Mantel reicht ventral weiter herab als dorsal (Fig. 5 u. ff.). Auch bei Lingula besitzt der Kopf der Larve zunächst diese schiefe Lage; ebenso beschreibt Conklin bei Terebratulina übereinstimmend mit meinen Befunden dieselbe Lage des Kopfes und Mantels, sowie das Auftreten von vier Borstenbündeln im dorsalen Mantellappen.

Zur Zeit der Mantelanlage gewinnt die Larve eine mehr hohe, schlanke Gestalt, die dann wieder mehr gedrungen, hierauf wieder schlanker wird (Fig. 6, 7, 8, 9, 10). Am Kopfabschnitte sieht man zunächst noch in der Mitte der Ventralseite eine leichte Einkerbung

(Fig. 6 und 8), die in dem Stadium von Fig. 9 unter dem binokulären Mikroskop nicht mehr zu sehen war, sich aber noch durch Rekonstruktion einer ideal getroffenen Sagittalschnittserie nachweisen ließ — der letzte Rest des Urmundes. Der Rand des Kopfes setzt sich bis zum Stadium der freischwimmenden Larve immer stärker ab, wie die Krempe eines Hutes. Über Bewimperung, Sinnesorgane etc. sieh später.

Der Mantel wächst zum Schluß auch an der Dorsalseite weiter herab (Fig. 10). Bereits im Stadium von Fig. 8 ist ein vom Rumpfe deutlich abgesetzter Stiel aufgetreten.

2. Darm und Coelom.

Schon in dem auf die Coelomabfaltung folgenden Stadium kann man beobachten, daß der Darm dorsal dem Ektoderm unmittelbar anliegt, ventral von ihm entfernt ist, Verhältnisse, welche während des ganzen untersuchten Entwicklungsabschnittes bestehen bleiben. Die Coelomsäcke, welche nicht genau lateral vom Darm, sondern mehr ventral liegen, besitzen zunächst nur ein ganz enges Lumen, erweitern sich zuerst in den unteren Partien und später erst in den oberen. (Vgl. die drei Querschnittein Fig, 13 *a*, *b*, *c*). [1]) Sie vereinigen sich schließlich ventral vom Darm zu einem Mesenterium, welches deutlich aus zwei Blättern besteht. Die primäre Leibeshöhle wird von den Coelomsäcken vollständig verdrängt. Ein Zusammenstoßen der Coelomsäcke dorsal vom Darm findet nicht statt.

Im Kopfabschnitte grenzt der Darm oben mit breiter Fläche an das Ektoderm und liegt auch ventral demselben unmittelbar bis herab zur Ursprungsstelle des Mantels an (Fig. 14). Links und rechts vom Darm liegt im Kopfabschnitt ein Coelomraum, der mit dem übrigen Coelom in Verbindung steht, dessen Höhlung aber von mesenchymatischen Zellen erfüllt ist (Fig. 15, 16, *Cl K*).

Von der mutmaßlichen Entstehungsstelle des Mundes soll noch im folgenden die Rede sein.

Wir finden also links und rechts einen einheitlichen Coelomraum, der nur aus den beiden ursprünglichen Coelomsäcken hervorgeht. Von der Beigabe weiterer Abbildungen zur Illustrierung der Coelomentstehung habe ich abgesehen, da ja die Verhältnisse einfache und klare sind. Ich erwähne noch, daß im Stadium Fig. 6

[1]) Kowalevsky bildet einen Querschnitt durch ungefähr dasselbe Stadium ab, in welchem der Darm von einem ektodermalen Epithelring umgeben erscheint; ich kann diesen Befund in keiner Weise bestätigen.

download unter www.biologiezentrum.at

und 7 die Coelomsäcke sehr geräumig sind, kurz nachher durch die Bildung der Muskeln stark mit mesenchymatischen Zellen erfüllt erscheinen, bis dann in den älteren Stadien nach Bildung der Muskulatur die Verhältnisse wieder klar zutage treten.

3. Struktur des Ektoderms in Kopf und Mantel; Nervensystem und Sinnesorgane.

Die Wand des Kopfes besteht aus einer einzigen Schichte sehr hoher, schlanker Zellen, welche bewimpert sind und dementsprechend am distalen Rand einen Saum von Basalkörnern besitzen. Wir finden noch allenthalben Dotterkörner in diesen Zellen. Die am Rande des „Hutes" stehenden Zellen tragen besonders lange Wimpern, mittelst welcher die Fortbewegung der Larve erfolgt. Am äußersten Rande des Hutes findet sich eine Ansammlung von punktförmigen, stark färbbaren Elementen, mit großer Wahrscheinlichkeit der Querschnitt durch Muskelfibrillen, welche in ihrer Gesamtheit einen Ring bilden, der die Kontraktion des Hutrandes ermöglicht (Fig. 14, 15, 16, *RM*).

In der dorsalen Hälfte des Kopfes findet man in den medianen Partien eine mächtige Konkretion sehr stark sich färbender Elemente, vermutlich dottererfüllter Zellen, welche sich nach links und rechts nahe der unteren Fläche des Kopfes in einem Strang fortsetzen, der sich bis ungefähr an die Grenze der dorsalen und ventralen Körperhälfte verfolgen läßt. Diese Konkretion ist auf dem Median-Sagittal-Schnitt (Fig. 14, *UO*), der Strang auf dem seitlichen Sagittalschnitt (Fig. 15, *UO*) sowie auf dem Frontalschnitt (Fig. 16, *UO*) zu sehen. Über die Natur dieses Gebildes bin ich mir nicht im Klaren; vielleicht liegt hier eine vom Kopfcoelom ausgehende Anlage des Herzens vor; davon noch später.

Am höchsten Punkte des Kopfes, an der Ursprungsstelle des Bruttaschenstieles, finden wir ein Scheitelorgan, welches aus verhältnismäßig breiten, mit Stiften versehenen Sinneszellen besteht (Fig. 14, *SO*). Basalwärts davon befindet sich eine Ansammlung von Nervenfasern, in der bei den späteren Stadien auch schon Kerne von Ganglienzellen zu erkennen sind, das Cerebralganglion (Fig. 14, *CG*) oder spätere obere Schlundganglion. Es stellt jedenfalls das Hauptnervenzentrum der Larve dar, bei der das noch zu erwähnende Suboesophagealganglion — das bedeutendste Nervenzentrum des erwachsenen Tieres — erst in Bildung begriffen ist.

An Sinnesorganen finden sich des weiteren 4 Augen in der an den Totalansichten zu ersehenden Verteilung. Fig. 19 stellt einen

Schnitt durch ein solches Auge dar, wie er sich auf einer Frontalschnittserie findet. Wie man sieht, ist es ein einfaches Grubenauge, als Einstülpung des Ektoderms entstanden; wir finden einen Glaskörper, seiner Natur nach vermutlich ein Sekretionsprodukt, der im Präparat etwas geschrumpft erscheint. Auch lassen sich Nervenfasern verfolgen, die an das Auge herantreten.

Schon im Stadium Fig. 8 beginnt die Ausbildung des Suboesophagealganglions. In der Mitte des ventralen Mantellappens differenziert sich das Epithel des äußeren Blattes von der Ursprungsstelle des Mantels bis ungefähr zu dessen halber Höhe zu Nervenzellen, welche während des untersuchten Entwicklungsabschnittes noch unmittelbar an der Oberfläche liegen (Fig. 14, *S G*). Das auf das Ganglion nach unten folgende Epithel ist bewimpert, im übrigen besteht das äußere Blatt des Mantels aus flacheren Zellen; beide Blätter liegen fest aneinander, bis auf ein kreisförmiges Lumen am Rande des Mantes, offenbar der spätere Mantelsinus (Fig. 14, *Ma S*). Nur an den Durchbruchstellen der Borstenmuskeln erstreckt sich die Leibeshöhle in diesen Stadien zwischen die beiden Blätter des Mantels hinein. Die Borstenbündel sind Differenzierungen des Ektoderms am Mantelrande und sind so eingerichtet, daß bei einer Kontraktion der Borstenmuskeln die Bürstenfläche der Bündel, wenn dieser Ausdruck gestattet ist, statt wie gewöhnlich nach unten, seitwärts gerichtet ist und gleichzeitig die einzelnen Borsten auseinander treten. Die Borsten entspringen mit großer Wahrscheinlichkeit jede aus einer Zelle; außerdem finden sich noch Zellen dazwischen, welche, wie es scheint, keine Borsten tragen und vielleicht als elastische Antagonisten den Muskeln, deren einzelne Fasern an den Borstenzellen inserieren, entgegenwirken. Ganz sicher ist jedoch diese Erklärung nicht, da infolge der außerordentlichen Kleinheit des Objektes der anatomische Befund nicht völlig klar ist.

Ich will noch kurz einer Bildung erwähnen, deren Deutung wohl erst auf Grund der Untersuchung späterer Stadien möglich sein wird. Es handelt sich um eine vorspringende Ektodermfalte oberhalb der Ursprungsstelle des ventralen Mantellappens, welche ungefähr vom Anfang desselben an der Seite der Larve bis zum Suboesophagealganglion sich erstreckt, gegen dieses zu immer niedriger werdend. Sie ist auf einem seitlichen Sagittalschnitt (Fig. 15, *E F*) zu sehen.

In den Arbeiten meiner Vorgänger findet man von den in diesem Abschnitt gebrachten Befunden lediglich die Konstatierung der 4 Augen der Larve. Bei Terabratulina hat Conklin Scheitelplatte

download unter www.biologiezentrum.at

und Ganglion in übereinstimmender Weise beschrieben. Auch bei Lingula erfolgt die Anlage des Suboesophagealganglions nach YATSU in übereinstimmender Lage.

4. Muskulatur.

In der Nomenklatur folge ich der Darstellung in DELAGE-HEROUARD, Traité de Zoologie, welche auf HANCOOK beruht. Von den bei den Testicardines gewöhnlichen 6 Muskelpaaren (1. Rotator dorsalis, 2. Rotator ventralis [beide am Stiel beginnend], 3. und 4. Abductor superior und inferior [ganz unten gelegen, die Öffnung der Schalen bewirkend], 5. und 6. Adductor superior und inferior [weiter oben gelegen, zur Schließung der Schalen]) sind nach SHIPLEY bei Cistella nur 4 Paare vorhanden, indem der Abductor nur einfach auftritt, der Adductor zwar 2köpfig, aber mit einfachem Ursprung (Fig. 20).

Die auf Grund zahlreicher Schnittserien gewonnene Darstellung in Fig. 18 zeigt uns, daß bis zum freischwimmenden Stadium folgende Muskeln gebildet sind, welche sich fast alle mit großer Wahrscheinlichkeit mit Muskeln des erwachsenen Tieres identifizieren lassen, umsomehr als diesbezüglich übereinstimmende Angaben KOWALEVSKYS vorliegen: der Abductor (M. abd.), der besonders mächtig entwickelte Rotator ventralis (M. rot. v.), sowie der spätere Adductor; diesem fällt bei der Larve die Funktion der Borstenbündelmuskel zu; soweit sich dies bei einem so kleinen, schwer zu untersuchenden Objekte mit Sicherheit sagen läßt, erscheint dieser Muskel in diesem Stadium vollständig doppelt, auch mit getrenntem Ursprung (M. B. l. u. M. B. m.). Jeder dieser Borstenmuskeln teilt sich wieder nach seinem Ursprung, so daß er mit einem oberen und einem unteren Ast in den Borstenbündelkanal und an das Borstenbündel herantrit, was eine Erklärung für dessen Bewegungsmechanismus bietet. Dazu kommt noch ein Muskel, der im erwachsenen Tier kein Homologon findet, ein sehr schlanker, ebenfalls paariger Muskel, der von der Decke des Kopfes herabzieht, so wie die übrigen Muskeln an die Wand gerückt, und am meisten medial von allen Muskeln am Fuße, unmittelbar links und rechts vom Mesenterium inseriert. Ich bezeichne ihn als Contractor (M. c.), da er vermutlich zur Kontraktion der Larve entlang der Längsachse dient. Alle diese Muskeln entstehen aus dem Coelomepithel, ihre Bildung beginnt bereits in dem Stadium Fig. 6. Der früher erwähnte Ringmuskel im Rande des Kopfes besteht offenbar aus Muskelfibrillen, welche von den Ektodermzellen differenziert werden.

Schon KOWALEVSKY hat, wie erwähnt, die drei ersten hier beschriebenen Muskelpaare erkannt und in derselben Weise, wie ich, gedeutet. Meine diesbezüglichen Ausführungen enthalten daher bloß eine Bestätigung seiner Befunde und Ergänzungen in den Details.

5. Nephridien.

Die von meinen Vorgängern noch nicht entdeckten Nephridien sind zweifellos Bildungen des Coelomepithels und sind ungefähr vom Stadium Fig. 8 an zu erkennen; sie bestehen bei der freischwimmenden Larve bloß aus einer sehr englumigen, innen geschlossenen Röhre aus einschichtigem Epithel. Sie liegen der Körperwand unmittelbar an der in Fig. 18 ersichtlich gemachten Stelle (*N*) (s. auch Fig. 16) an. Ihre Mündung (Fig. 17) liegt an der Ventralseite, oberhalb der Ursprungsstelle des Mantels; ob vielleicht in der in Punkt 3 beschriebenen Ektodermfalte, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

In übereinstimmender Lage wurden bei der Lingulalarve von YATSU die Nephridien beschrieben; sie erfahren dann weitere Differenzierungen, wodurch ein zweischichtiger Bau und eine trichterförmige Öffnung gegen die Leibeshöhle entsteht. In Analogie damit sowie auch auf Grund ihres Baues läßt sich behaupten, daß die vorliegenden Nephridien keine larvalen Protonephridien vorstellen, wie sie der typischen Trochophoralarve zukommen; man hat vielmehr in demselben die Anlage der späteren, definitiven Nephridien zu erblicken.

6. Blutkörperchen.

In den älteren Stadien finde ich in der Leibeshöhle einzelne Zellen, welche wahrscheinlich Blutkörperchen sind (s. z. B. Fig. 16, *Bl K*). Nach YATSU werden sie bei der Lingulalarve an einer bestimmten Stelle des Coelomepithels gebildet, nämlich nahe dem Ansatze des ventralen Mesenteriums, ungefähr in der Höhe des Suboesophagealganglions. Die korrespondierenden Stellen an meinen Präparaten lassen sich vielleicht im gleichen Sinne deuten; eine sichere Entscheidung dieser Frage muß ich aber bis zu einer histologischen Untersuchung des erwachsenen Tieres verschieben.

7. Vergleich mit dem erwachsenen Tier.

Ein Vergleich des Median-Sagittalschnittes durch die Larve (Fig. 14) mit dem durch das erwachsene Tier (Fig. 21) ergibt, daß

download unter www.biologiezentrum.at

der Fuß eine Drehung nach der Dorsalseite erfahren muß; der vom ventralen Mantellappen umgebene Teil der Larve besitzt bereits größere Ausdehnung als der vom dorsalen umgebene — wie beim erwachsenen Tier. Die Lage des Darmes stimmt bereits im wesentlichen überein. Das Bild wird hauptsächlich dadurch geändert, daß die beim erwachsenen Tier nach vorn umgeschlagenen Mantellappen die Mantelhöhle einschließen, welche ausgedehnter ist als der den Darm enthaltende Körperabschnitt.

KOWALEVSKY beschreibt die Entstehung des Mundes und Oesophagus als ektodermale Einstülpung nach Festsetzung der Larve und Umschlagen des Mantels. Die Einstülpungsstelle liegt nach seinen Angaben am Kopfabschnitt; nach der von mir ermittelten Lage des Cerebralganglions muß diese Stelle dem ventralen Rande des Kopfes genähert sein, was mit meiner Erklärung der in der Mitte der Ventralseite am Kopfe sichtbaren Furche (vgl. Punkt 1) als Rest des Urmundes gut übereinstimmt. Somit kann die Entstehung des Mundes an der Verschlußstelle des Urmundes als gesichert gelten.

SHIPLEY beschreibt beim erwachsenen Tier ein dorsal vom Darm, nahe dessen oberem Ende gelegenes Organ, welches er als „blood vessel" bezeichnet (Fig. 21, *Bl. v.*). Vielleicht haben wir es hier mit dem von SHIPLEY nicht richtig erkannten Zentralorgan des Blutkreislaufes zu tun. Der Lage nach stimmt die in Punkt 3 erwähnte Konkretion stark färbbarer Elemente (Fig. 14, *UO*) mit diesem Organ überein.

IV. Phylogenetische Wertung der Ergebnisse.

Ich hebe zunächst hervor, daß meine Arbeit in zwei wichtigen Punkten eine Bestätigung der Befunde KOWALEVSKYS gebracht hat: nämlich Verschluß des Urmundes an der Ventralseite und Entstehung des Mundes an dieser Stelle, sowie Abfaltung des Coeloms in Form von zwei Säckchen vom Entoderm. Bezüglich des Mundes haben die Arbeiten CONKLINS und YATSUS bei Terebratulina und Lingula ganz übereinstimmende Resultate ergeben, das Coelom entsteht ebenfalls bei beiden aus dem Entoderm; der nähere Bildungsmodus ist jedoch bei allen drei diesbezüglich untersuchten Brachiopodenarten ein verschiedener. Auf die Details dieses Prozesses scheint also kein allzu großes Gewicht zu legen sein. Fasst man die entodermale Entstehung des Coeloms als ein Merkmal von so einschneidender Bedeutung auf, daß sie jede

download unter www.biologiezentrum.at

phylogenetische Gemeinsamkeit mit Formen mit ektodermaler Coelombildung ausschließt, so kann man die Brachiopoden nicht zu den Zygoneuren rechnen. So stellt HATSCHEK in seiner letzten auf das System bezüglichen Publikation[1]) die Brachiopoden zu den „Enterocoeliern", mit Cephalodiscus zur Gruppe der „Brachiolata" vereinigt.

Andrerseits ist nicht zu leugnen, daß manche Charaktere für einen Anschluß an die Zygoneuren sprechen. Vor allem der Verschluß des Urmundes sowie die übrigen Trochophora-Charaktere der Larve; zunächst das Nervensystem und Scheitelorgan. (Obwohl dieses auch bei der Echinodermenlarve vorkommt!) Allerdings fehlt das charakteristische Protonephridium, was immerhin als abgekürzter Entwicklungsprozeß zu erklären wäre. Ferner kann man den Wimperkranz am Rande des Hutes als praeoralen Wimperkranz auffassen, die Mantelanlage als postoralen. Man verstrickt sich aber sofort in Widersprüche, wenn man die später daraus hervorgehenden Bildungen in diesem Sinne deuten will, ich meine vor allem den Armapparat. Dieser geht bei Cistella nach KOWALEVSKY aus dem dorsalen Mantellappen hervor, an dessen Innenseite er sich nach seiner Umstülpung aus vier Vorwölbungen entwickelt. Dagegen ist derselbe bei Lingula zweifellos ein Produkt des Kopfes, an welchem nach YATSU schon sehr frühzeitig die „Cirren"-Paare auftreten, welche den während der längerdauernden freischwimmenden Periode für die Larve bereits wichtigen Tentakelapparat bilden, der direkt in den definitiven Armapparat übergeht. Auch bei Terebratulina soll sich nach MORSE der Armapparat sowohl aus dem Kopf, als auch aus dem dorsalen Mantellappen entwickeln. Es wäre also bei Cistella der Armapparat als postoraler, sonst aber als praeoraler Wimperkranz aufzufassen, weshalb man meiner Meinung nach eine solche Homologisierung lieber gar nicht vornehmen sollte. Dies sei gegenüber mehrfachen Unklarheiten in der Literatur festgestellt.

Von näheren Beziehungen zu einer bestimmten Gruppe ist der Vergleich KOWALEVSKYS mit den polychaeten Anneliden infolge Fehlens einer inneren Segmentierung hinfällig geworden. Sehr beachtenswert erscheint mir dagegen ein Vergleich mit Phoronis, wie in besonders CONKLIN durchgeführt hat, deren Hinzurechnung zu den Zygoneuren infolge der abweichenden Coelombildung ja auch etwas zweifelhaft ist. Bei Phoronis erfolgt die Anlage des Coeloms allerdings in Form von 2 Coelomsackpaaren, welche aber nach IDEKA (Development, Structure and Organisation of Actinotrocha, 1901) nur durch eine

[1]) Vgl. HATSCHEK, Das neue zoologische System. Leipzig, W. Engelmann. 1911.

download unter www.biologiezentrum.at

schwache Scheidewand voneinander getrennt sind. Eine solche getrennte Coelomanlage ist zwar bei den Brachiopoden nirgends gefunden worden. (Vielleicht ist es diesbezüglich von Interesse, daß nach den Befunden meiner Arbeit ein gewisser Gegensatz zwischen dem von Mesenchymzellen erfüllten Kopfcoelom und dem übrigen Rumpfcoelom besteht.) Sehr schön übereinstimmend ist dagegen der Kopfabschnitt der Actinotrocha mit seinem bewimperten Rand (praeoraler Wimperkranz), der später zum Epistom wird, sowie der mächtig entwickelte, in bewimperte Lappen ausgezogene postorale Wimperkranz (Mantel der Brachiopodenlarve), der nach seinem Umschlagen zum Lophophor wird. (Der Armapparat der Brachiopoden kann allerdings, wie schon erwähnt, auch aus dem Kopfabschnitt entstehen.) Besonders auffallende Ähnlichkeiten finden sich aber in den Details: in der gleichfalls schiefen Lage des Hutes bei der Actinotrocha, bei der der postorale Wimperkranz ebenfalls ventral weiter herabreicht.

Mir erscheint somit eine nähere Relation zu Phoronis als das relativ am meisten gesicherte Ergebnis der bisherigen Spekulationen. Doch ist damit die Frage der Zugehörigkeit zu den Zygoneuren oder zu der zweiten großen Entwicklungsreihe des Tierreiches noch nicht entschieden, da die Coelombildung bei Phoronis noch nicht zu den endgültig gelösten Problemen gehört und vielleicht Phoronis mit den Brachiopoden zusammen aus der Gruppe der Zygoneuren auszuscheiden sein wird.

Zum Schlusse möchte ich noch meinem verehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. B. Hatschek für die Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institut sowie für sonstige freundliche Anteilnahme an meiner Arbeit meinen ergebensten Dank aussprechen.

---

download unter www.biologiezentrum.at

Verzeichnis der Abkürzungen auf der Tafel.

B l = laterales Borstenbündel.
B m = mediales Borstenbündel.
Bl K = Blutkörperchen.
bl v = blood vessel.
C G = Cerebralganglion.
Cl = Cölom.
Cl K = Kopfcölom.
d = dorsal.
D = Darm.
E F = Ektoderm-Falte.
L pr = primäre Leibeshöhle.
Ma S = Mantelsinus.
Mes = Mesenterium.
M. abd. = musc. abductor.
M. add. = musc. adductor.
M. B. = Borstenbündelmuskel.
M. B. l. = Muskel der lateralen Borstenbündels.
M. B. m. = Muskel des medialen Borstenbündels.
M. c. = musc. contractor.
M. rot. d. = musc. rotator dorsalis.
M. rot. v. = musc. rotator ventralis.
N = Nephridium.
R M = Ringmuskel.
S G = Subösophagealganglion.
S O = Scheitelorgan.
St = Stiel.
U = Urmund.
U O = Unaufgeklärtes Organ.
v = ventral.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Blastula von der Breitseite gesehen.
Fig. 2. Gastrula, median-sagittal durchschnitten.
Fig. 3. Schließung des Urmundes; von der Ventralseite gesehen.
Fig. 4. Stadium mit der Anlage des Kopfes; von der Ventralseite gesehen.
Fig. 5. Stadium mit der Anlage des Mantels; von der Seite gesehen.
Fig. 6. } Etwas älteres Stadium; von der Ventralseite resp. von der Seite gesehen.
Fig. 7. }
Fig. 8. Etwas älteres Stadium als Fig. 6 und 7.
Fig. 9. Larve kurz vor Verlassen der Bruttasche.
Fig. 10. Freischwimmende Larve.
Fig. 11. Blastula, Median-Sagittalschnitt.
Fig. 12. 2 Querschnitte durch das Stadium Fig. 3; *a)* in der Höhe des noch offenen Urmundes, *b)* etwas tiefer.
Fig. 13. 3 Querschnitte durch ein Stadium Fig. 4—5; *a)* in der Höhe der Urmundrinne, *b)* und *c)* tiefer.
Fig. 14. Median-Sagittalschnitt durch das Stadium Fig. 9.
Fig. 15. Ein seitlicher Schnitt derselben Sagittalschnittserie wie Fig. 14.
Fig. 16. Frontalschnitt durch ein ähnliches Stadium, durch den das laterale Borstenbündel getroffen erscheint.
Fig. 17. Querschnitt durch ein ähnliches Stadium, dorsal durch die medialen Borstenbündel, ventral oberhalb des Mantelansatzes hindurchgehend.

download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 18. Eine median-sagittal durchschnittene Larve, Stadium Fig. 9; Darm und Mesenterium sind entfernt gedacht, um die Muskeln und das Nephridium sehen zu lassen. Der Musc. rotator ist durchschnitten und beiseite geschlagen gezeichnet.

Fig. 19. Schnitt durch ein Auge; aus einer Frontalschnittserie.

Fig. 20. Schematische Darstellung der Muskulatur des median-sagittal durchschnittenen erwachsenen Tieres (Nach Shipley).

Fig. 21. Median-Sagittalschnit durch ein erwachsenes Tier (nach Shipley).

Literaturverzeichnis.[1])

1893. Beecher, The Development of *Terebratalia obsoleta* Dall. Trans. Connect. Acad. Vol. IX.

1898. Blochmann, Die Larve von *Discinisca*. Zool. Jahrb., Morphol. Abt., Band 11.

1878. Brooks, The Development of Lingula and the Systematic Position of the Brachiopoda. Scient. Results of the Session of 1878, Chesapeake Zool. Laboratory.

1902. Conklin, The embryology of a Brachiopod, Terebratulina septemtrionalis. Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. 41.

1873. Kowalevsky, Entwicklung der Brachiopoden. Protokolle d. Versamml. russischer Naturf. zu Kasan.

1883. — Observations sur le développement des Brachiopodes. (Analyse par Oehlert et Deniker.) Arch. d. Zool. expér. et gén. Série II, Vol. 1.

1861. Lacaze-Duthiers, Histoire naturelle des Brachiopodes vivantes de la Méditerranée. Ier Monographie. Histoire naturelle de la Thecide (Thecidium mediterraneum). Ann. Sc. Nat. Zool. 4e Sér. XV.

1873. Morse, Embryology of Terebratulina. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. II.

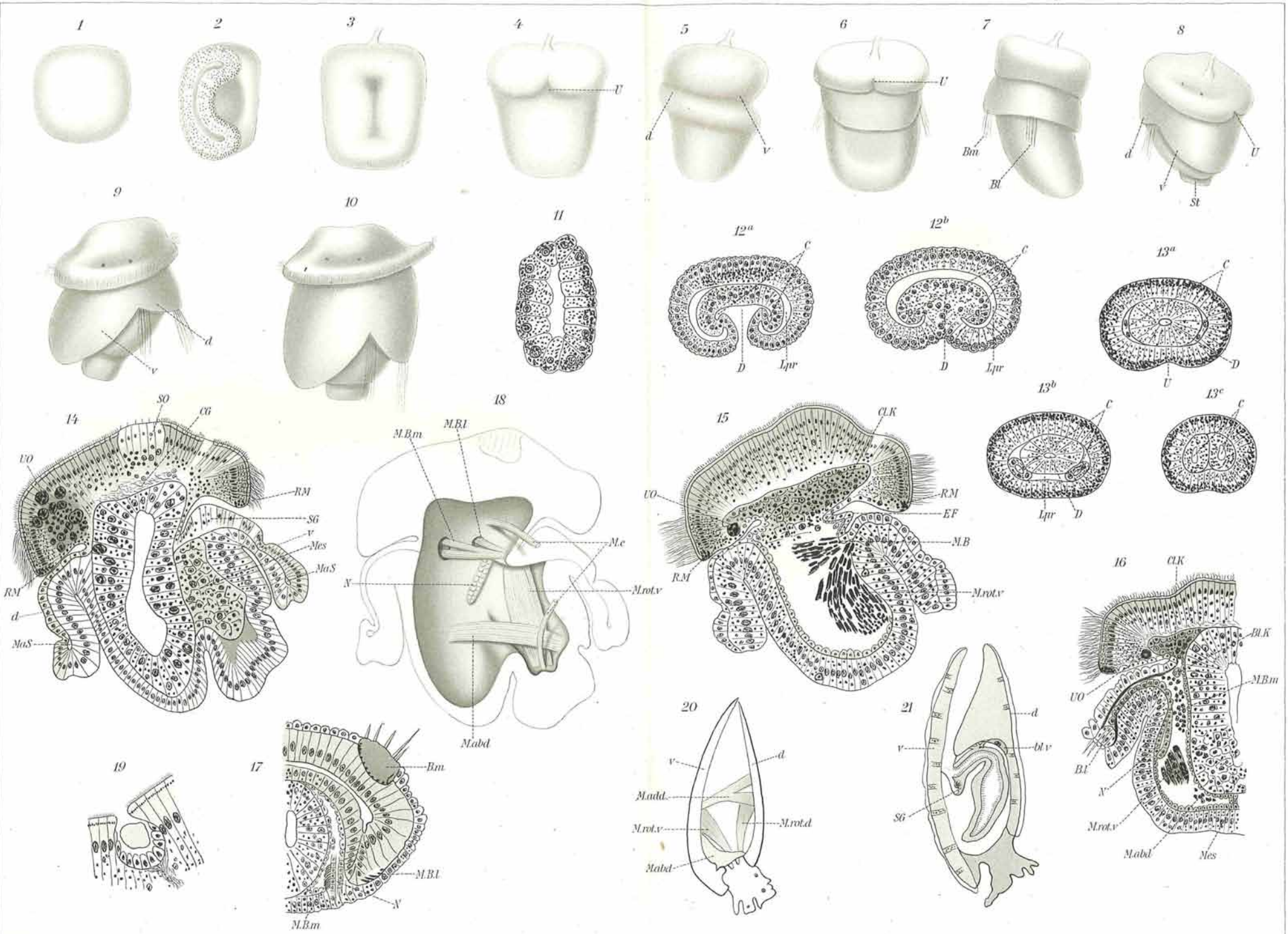
1883. Shipley, On the structure and development of Argiope. Mitt. d. zool. Stat. i. Neapel, Band IV.

1902. Yatsu, On the development of Lingula anatina. Journal of the College of Science of Japan, Vol. XVII.

[1]) Enthält nur die wichtigeren Arbeiten.

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

download unter www.biologiezentrum.at



Verlag von Alfred Hölder, k.u.k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: 20

Autor(en)/Author(s): Plenk Hans

Artikel/Article: Die Entwicklung von Cistella (Argiope) neapolitana. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden. (1. Mitteilung.). 93-107