

Digitized by Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/download/wwzobodat.at

Zoologischer Anzeiger

herausgegeben

von Prof. **Eugen Korschelt** in Marburg.

Zugleich

Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Bibliographia zoologica

bearbeitet von Dr. **H. H. Field** (Concilium bibliographicum) in Zürich.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

XXVIII. Band.

6. Dezember 1904.

Nr. 8/9.

Inhalt:

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. **Woltereck**, Wurm»kopfe, Wurmrumpf und Trochophora. (Mit 24 Figuren.) S. 273.
2. **Carl**, Materialien zur Höhlenfauna der Krim. I. Aufsatz. (Mit 11 Figuren.) S. 322.
3. **Heath**, A new Genus and Species of Solenogastres. S. 329.
4. **Hlava**, Über die systematische Stellung von *Polyarthra fusiformis* Spencer. (Mit 4 Fig.) S. 331.

5. **Zykoff**, Zur Crustaceenfauna der Insel Kolgoujev. (Mit 2 Figuren.) S. 337.

6. **Stenta**, *Thynnicola Ziegleri* Miculicich = *Brachiella thynni* Cuv. S. 345.

7. **Richters**, Beitrag zur Verbreitung der Tardigraden im südlichen Skandinavien und an der mecklenburgischen Küste. S. 347.

Literatur S. 217—248.

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. Wurm „kopf“, Wurmrumpf und Trochophora.

Bemerkungen zur Entwicklung und Ableitung der Anneliden. (Nebst neuen Notizen über bipolare Cölenteraten.)

Von **R. Woltereck** (Leipzig).

(Mit 24 Figuren.)

eingeg. 19. September 1904.

A. Tatsächliches über das Wesen der Annelidentwicklung.

Die Vorstellung, daß die Annelidenlarve den Kopfabschnitt des späteren Wurmes repräsentiere, scheint sich in der Embryologie als etwas Selbstverständliches festgewurzelt zu haben, während niemand annimmt, daß etwa auch die Echinodermlarve oder das Pilidium einen bestimmten, im voraus gebildeten Körperabschnitt des bezüglichen Tieres darstellen müsse.

Bekanntlich gründet sich jene Vorstellung hauptsächlich auf die von Hatschek zuerst geschilderte Entwicklung der einfachsten Annelidenform, *Polygordius*, dessen Lovén'sche Larve seitdem wegen

ihrer klaren und einfachen Verhältnisse als Prototyp der Ringelwurmentwicklung gilt. Sie wird von H. und weiterhin direkt als »Kopfblase« bezeichnet, weil sie, nachdem der Wurmrumpf am Hinterende hervorgewachsen ist, zum Wurm Kopf zusammenschrumpfen soll. (Vergleiche H.'s in sämtliche Lehrbücher übernommene Abbildungen.)

I. Verhältnis von Larve und Imago bei *Polygordius*.

a. Wirkliche »Kopf«bildung.

Auf dem Berliner Internationalen Zoologenkongreß¹ beschrieb ich abweichende Tatsachen. Sowohl bei der Hatschekschen Larve des Mittelmeeres, als bei einer andern *Polygordius*-Larve

Fig. 1.

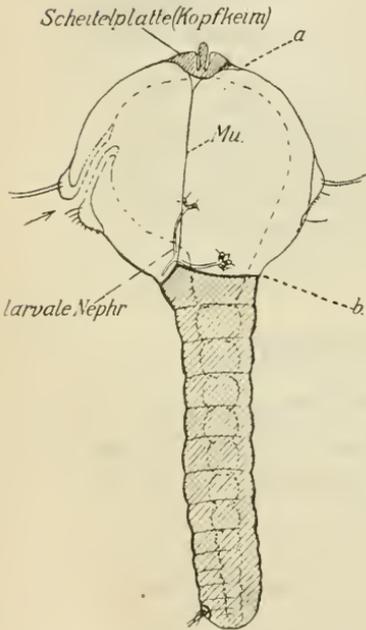


Fig. 2.

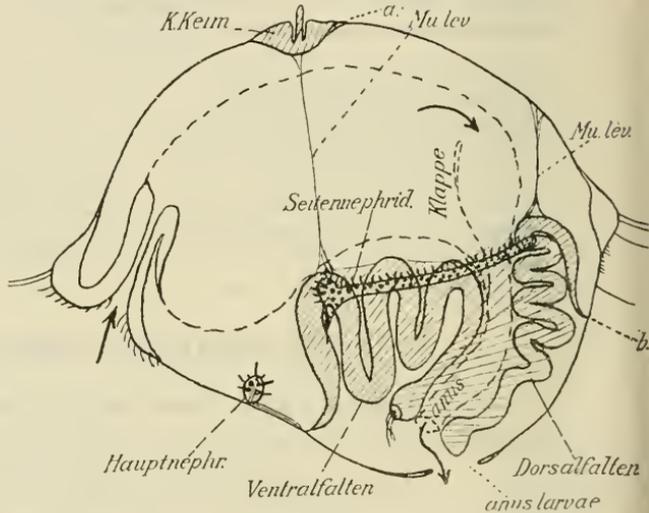


Fig. 1. Mittelmeerlarve von *Polygordius*. a, b, Vereinigungspunkte von Kopf und Rumpf.

Fig. 2. Nordseelarve von *Polygordius*.

aus der Nordsee, entsteht der Wurm Kopf, den wir besser mit Salensky, Eisig u. a. als Prostomium bezeichnen, lediglich aus der kleinen, der Larvenblase aufsitzenden »Scheitelplatte«. Der auf diesen Kopfzapfen folgende postorale »Kopf«abschnitt (H.'s »Metastomium«) ist nichts anderes als der vorderste Teil des Rumpfes, welcher letzterer aus einer besonderen, der Scheitelplatte entgegengesetzt gelegenen Anlage erwächst. Die ganze »Kopfblase« aber, die zwischen den beiden

¹ Berlin 1901. Verhandl. S. 729. Für Details vgl. »Trochophora-Studien I«, Hft. 34 der Zoologica 1902.

Anlagen liegt, wird mit ihren Wimperkränzen, »Kopfnieren« usw. bei beiden Larvenformen gewaltsam eliminiert.

Die wirkliche Kopfanlage (Scheitelplatte) entsteht im Anschluß an ein Wimperorgan (»Apicalorgan«); sie liefert die Sinnesorgane des Prostomiums, dessen Epithel und das Gehirn, sowie die zwischen den beiden letzteren als ein Spaltraum entstehende »Kopfhöhle«, die weder mit der primären, noch mit der sekundären Leibeshöhle das geringste zu tun hat. (Vgl. Fig. 6.)

b. Wirkliche Rumpfbildung bei *Polygordius*.

Bei der bekannten »Mittelmeerlarve« sproßt der Rumpf zapfenartig hervor (Fig. 1), bei meinen »Nordseelarven« bleibt er, in ein ventrales und ein dorsales Falten-system zerlegt (Fig. 2), bis zum »Aus-

Fig. 3.

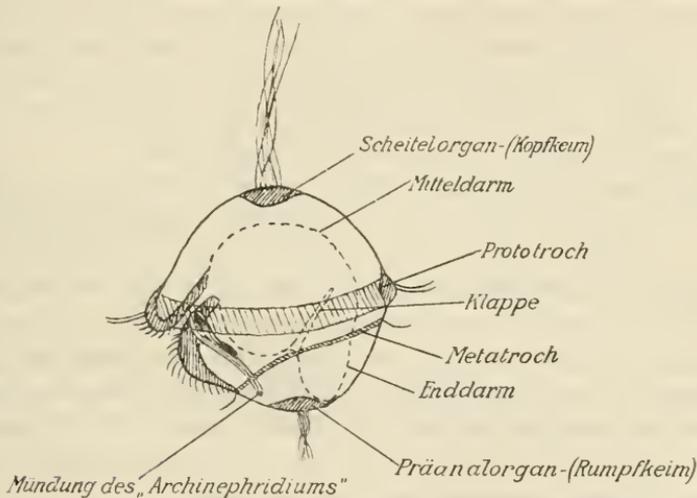


Fig. 3. Gemeinsames Ausgangsstadium des »Nordsee-« und »Mittelmeertypus« der *Polygordius*-Entwicklung. (Fig. 1—3 aus »Prakt. Anal.«.)

schlüpfen« von der Larvenhaut umschlossen, trotzdem aber ist, und das war der Kernpunkt jenes Vortrages, auch die Rumpfbildung in beiden Fällen prinzipiell die gleiche und weicht in beiden Fällen gleichermaßen von den herrschenden Vorstellungen ab: Der Rumpf entsteht als Neubildung aus einem zunächst präanal »Rumpfkeim« (Fig. 3), nicht aber als Um- und Weiterbildung des unteren Teiles der Trochophora.

Weiter: Wie der bilaterale Kopfkeim im Anschluß an das unpaare Scheitelwimperorgan entsteht, so gruppiert sich der ebenfalls bilaterale Rumpfkeim um ein unpaares Präanalwimperorgan.

Es gelang im Wege einer praktischen Analyse² der *Polygordius*-Entwicklung, die Herkunft der einzelnen Rumpfkeimzellen genau zu ermitteln, wobei sich herausstellte, daß der Rumpfkeim der beiden Larventypen — trotz der späteren einschneidenden Divergenz der Entwicklung — in absolut identischer Weise (aus bestimmten Zellen des 2., 3., und 4. Quartetts im *C*- und *D*-Quadranten, deren eine den Wimperschopf trägt) aufgebaut wird.

Aus diesem Zellkomplex entstehen die sämtlichen ektodermalen und mesodermalen Bestandteile des Wurmkörpers.

c. Darmbildung bei *Polygordius*.

Der larvale Darmtractus, dessen »praktische Analyse« ebenfalls für beide Entwicklungsformen durchgeführt werden konnte, besteht aus einem Stomodäum, einem Mitteldarm (Magen) und einem Enddarm, deren Bezeichnung als »ektodermal« und »entodermal« durch jene Analyse einigermaßen illusorisch gemacht wird: Mund und Oesophagus werden von gewissen Zellen des 2. und 3. Quartetts im *a*-, *b*- und *c*-Quadrant, Mittel- und Enddarm von solchen des 4., 5. und 6. Quartetts im *a*-, *b*-, *c*- und *d*-Quadrant aufgebaut.

Das Annelid-Stomodäum wird als paarige, säckchenartige Neubildung aus der Descendenz zweier Zellen der entsprechenden Larvenanlage hergestellt, während der larvale Schlund abgestoßen wird (vgl. meine »Trochophora-Studien I« S. 62). Auch der Magen der jungen Trochophora weist 2 »Restaurations«-Zellen (*5a2* und *5c2*) auf, deren Descendenten als »Amöbenzellen« sich über den ganzen Larvenmagen verteilen und bei der katastrophalen Metamorphose das definitive Darmepithel bilden (vgl. Troch.-Stud. I. S. 69); nur über die Herkunft der Erneuerer des kleinen »Enddarmes« bin ich noch nicht mit völliger Sicherheit ins klare gekommen.

Im ganzen liegt aber die Geschichte der larvalen und imaginalen Gewebe dieser Würmer offen vor uns: Alle Organe der pelagischen Larve werden vor Beginn der imaginalen, benthonischen Lebensweise durch Neubildungen verdrängt und abgelöst, die von bei Anlage jener Organe reservierten Zellen herkommen.

Diese Befunde an *Polygordius*, deren wesentliches schon vor Jahren mitgeteilt wurde, sind bisher entweder ignoriert oder mißverstanden worden. In allen seither erschienenen Lehrbüchern steht auch weiterhin unter Wiedergabe der Hatschek'schen Abbildungen von *Polygordius* zu lesen, daß »die junge Trochophora in ihrer

² Als »praktisch (i. G. zu causaltheoretisch) analysiert« können wir Organe eines Tieres dann bezeichnen, wenn es gelang, alle Zellfolgen vom Ei bis in die funktionierenden Organe hinein zu verfolgen. Vgl. »Beiträge zur prakt. Anal. der *Polygordius*-Entwickl. nach d. Nordsee- und Mittelmeertypus I.« im Arch. f. Entwickl. mech. Bd. XVIII. Hft. 3.

Hauptmasse den künftigen Kopf darstellt« (Götte, S. 165; ähnlich bei Claus-Grobbe, Hertwig u. a.). Und doch ist das genau so grundfalsch, als ob man sagen wollte »die junge Echinodermen-Larve stellt in ihrer Hauptmasse die künftige Mundscheibe dar« oder derartiges. Lang³ scheint mich einfach mißverstanden zu haben. Eine ausführliche Besprechung meiner Befunde führt darauf hinaus, die ganze *Polygordius*-Trochophora für einen »larvalen Wasserkopf« zu erklären. Die gefaltete Rumpfanlage der Nordseelarve soll in den »Kopf, d. h. in den Larvenkörper« teilweise eingestülpt sein. Lang will mit Recht die Nordseelarve auf die einfachere Mittelmeerlarve zurückführen, das tue ich natürlich auch, er übersieht dabei aber ganz meine Angabe, daß auch die letztere den »Kopf« lediglich aus der Scheitelplatte⁴ hervorbringt.

Lang schreibt mir ferner irrtümlicherweise die Ansicht zu, die komplizierte Nordseelarve sei phylogenetisch ursprünglicher als die einfachere Mittelmeerlarve, obwohl ich für die erstere ausdrücklich »einen ganz neuen Modus der Wurmbildung« (nämlich die Auffaltung) annehme. Die Fußnote Langs (S. 124) zu diesem von ihm zitierten Passus beweist das Mißverständnis: möglicherweise »ursprünglich« im Verhältnis nämlich zu der direkten Entwicklung etwa von *Capitella* nannte ich in Wirklichkeit (unter Hinweis auf *Pilidium* usw.) die Art, wie bei *Polygordius* überhaupt die Imago durch »Neubildung aus Keimanlagen« entsteht.

Daran möchte ich noch eine praktische Vorbemerkung knüpfen. Der Kürze des Ausdrucks wegen bezeichne ich solche Neubildung von Organen aus latenten »Keimanlagen« der Larve (vgl. Imaginalseiben) als Neuprägung oder »Cenoplasi«⁵, im Gegensatz zur Umprägung larvaler in imaginale Organe: »Metaplasie« und zur direkten, einzielligen Organogenese: »Orthoplasie«. Jene Neubildung kann man auch, da die larval funktionierenden Gewebe (»larvale Front« der Organe) ausgeschaltet und durch andre Zellen ersetzt werden, als Materialablösung charakterisieren. Über »Substitution« vgl. S. 303 Anm. 18.

II. Das Verhältnis von Larve und Imago bei andern Anneliden.

Ein Vergleich der hier kurz skizzierten Verhältnisse mit andern Anneliden (mit Larvenentwicklung) wird dadurch ungemein erschwert, daß in den wenigsten Fällen das Verhältnis zwischen larvalen und definitiven Zellen auch nur einigermaßen sichergestellt ist. Es wird daher durchweg das Nächstliegende und nach Hatscheks grundlegender *Polygordius*-Untersuchung zu Erwartende angenommen: daß larvale und definitive Elemente kontinuierlich ineinander übergehen. Diese Auffassung bildet, nachdem sie der Wissenschaft in Fleisch und Blut übergegangen ist, die Hauptschwierigkeit, die Verhältnisse, wie sie in der *Polygordius*-Ontogenese nunmehr wirklich analysiert sind, richtig zu verstehen.

Jene Schwierigkeit der Vergleichung wird durch zwei Umstände bedingt: entweder wir haben Anneliden mit deutlich ausgeprägten »pelagisch organisierten« Trochophoren (*Mitraria*, Serpulidenlarven

³ Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Zeitschr. XXXVIII, 1.

⁴ Diese Tatsache, von der man sich durch Beobachtung, rechtzeitige Konservierung und Schneiden der in Neapel und Triest bekanntlich gemeinen Larven ziemlich leicht überzeugen kann, wird mir von autoritativer Seite bestätigt. Prof. Salensky schreibt mir, daß er »die mitgeteilten Tatsachen über die Kopfbildung von *Polygordius* vollständig bestätigen« kann.

usw.), dann fehlen genaue Untersuchungen, vor allem über Zellgenealogie und über die eigentliche Metamorphose. Oder wir haben sorgfältige Untersuchungen über die cell-lineage, wenn diese auch nirgends bis zu einer Zellanalyse der funktionierenden Organe durchgeführt werden konnte; in diesen Fällen (*Nereis*, *Capitella*, *Podarke* u. a.) handelt es sich durchweg um Larven von geringer spezifisch pelagischer Ausbildung, ohne Nephridien, ohne eignes Nervensystem usw.; endlich fehlen auch hier genaue Beobachtungen über die Metamorphose. In einem Falle (*Capitella*) ist die Trochophora durch Brutpflege direkt rudimentär geworden (Fig. 5), in einem andern (*Lopadorhynchus*) kennen wir zwar durch die berühmten Arbeiten Kleinenbergs und E. Meyers den hochorganisierten Bau der entwickelten Larve und

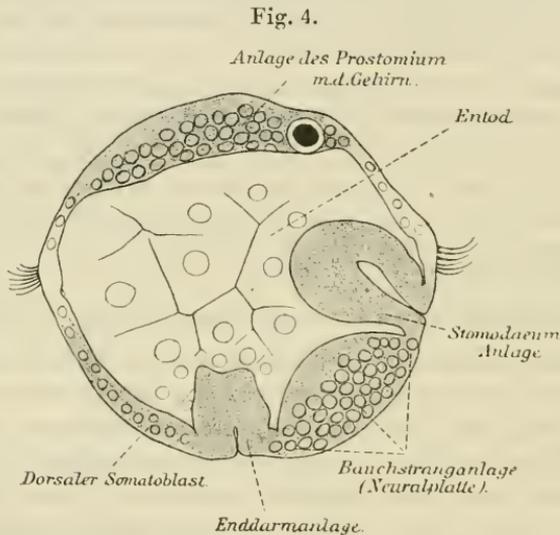


Fig. 4. Sagittalschnitt durch eine *Nereis*-Larve nach Wilson.

die Anlage der Wurmorgane, aber es fehlen am Anfang die Cellularanalysen und am Ende genaue Daten über das Verhältnis der larvalen zu den imaginalen Organen. Wenn wir trotz alledem den Versuch machen, zu vergleichen, so ergibt sich folgendes:

a. Der Wurmruumpf

erwächst in allen genauer untersuchten Fällen aus besonderen, während der Larvenperiode neugebildeten Anlagebezirken, von denen diejenigen der »mesodermalen« Organe am bekanntesten sind. Wie man nun später fand, daß diese Organe (»Mesodermstreifen«) sich meistens auf die keimartige Zelle 4d zurückführen lassen, so drängte sich die Beobachtung auf, daß auch das Rumpfektoderm aus einer beson-

deren Anlage, dem »Somatoblast« 2*d* hervorzugehen pflegt. Wenig beachtet wurde jedoch, ob denn nun wirklich die *Trochophora*-Hyposphäre (außerhalb 2*d*) auch an der Rumpfbildung partizipiere, oder ob sie ganz durch die Somatoblastzellen verdrängt werde; immerhin geht aus den Abbildungen und Beschreibungen deutlich hervor, daß die Rumpfanlage (»Bauchplatten« u. »Rumpfplatten«) jedenfalls ventral bis zum Prototroch alles spezifisch Larvale verdrängen. Das Schicksal der dorsalen Larventeile scheint ein ähnliches zu sein, eine allmähliche Verdrängung, die wohl mit der Resorption der alten Zellen Hand in Hand geht. Von einem Abwerfen größerer Larventeile ist selten die Rede, womit dessen Bedeutung bei unsern geringen Kenntnissen von der schließlichen Metamorphose keineswegs ausgeschlossen ist. Auf diese Dinge wurde bisher nur ein geringer Bruchteil der Sorgfalt verwandt, mit der etwa die mesodermalen und allerlei rudimentäre Zellen verfolgt wurden, nicht einmal das endliche Schicksal der großen und so intensiv organisierten Prototrochzellen ist hinlänglich geklärt, doch sind wir zu der Annahme berechtigt, daß diese höchst differenzierten und stärkst ausgenutzten Zellen⁵ niemals in die Annelidororganisation übernommen werden; selbst bei *Capitella*, wo sie eine relativ geringe Rolle spielen, werden sie, wie Eisig (Mitt. Neap. XIII) nachwies, beseitigt.

b. Kopfanlage.

Das Hauptcharakteristikum aller Annelidenlarven ist neben dem Wimperkranz bekanntlich die »Scheitelplatte«, eine bilaterale Epithelverdickung des oberen Pols, die im Anschluß an ein unpaares »Apicalorgan« entsteht. Diese Scheitelplatte liefert nach der herrschenden Auffassung das Gehirn, während das ganze larvale Epithel bis zum Prototroch herab zur Wandung des Kopfbüschels werden soll. Für *Polygordius* wurde gezeigt, daß der Kopfbüschel allein aus der Scheitelplatte hervorgeht, während das larvale Epithel abgeworfen wird. Bei den andern Anneliden ist die Grenze zwischen Scheitelplatte und Episphärenepithel meistens nicht so leicht zu sehen, da auch das letztere häufig einen ziemlich massiven Charakter hat. Auch tritt das eigentliche Epithel gegenüber dem sich früh mächtig entfaltenden Scheitelplattenbezirk in der Regel räumlich zurück (Fig. 4, 5). Es war in solchen Fällen noch viel leichter als bei *Polygordius*, dem Irrtum Hatscheks zu verfallen, zumal die entscheidenden Metamorphosestadien selten zu sein pflegen — und die Verhältnisse einer besonderen Beachtung ja auch nicht mehr zu bedürfen schienen.

⁵ Von denen nur wiederholt betont wird, daß sie nach Bildung des Wimperkranzes »stop dividing forever« (Mead 1894). Dann können sie doch eigentlich nicht später zu ordentlichen Wurmepithel-Zellen werden!

Eine genauere Prüfung wird, glaube ich, lehren, daß in allen Fällen das Prostomium lediglich einer mehr oder weniger frühzeitigen Entfaltung jener Scheitelplatte seine Entstehung verdankt, durch welche das eigentliche larvale Epithel bis auf einen schmalen Ring oberhalb des Prototrochs zurückgedrängt wird, um endlich mit diesem resorbiert oder abgeworfen zu werden. Der Ersatz der resorbierten oder abgeworfenen Larvenepithelzellen durch Kopfepithelzellen kann ein ganz allmählicher sein wie bei *Lopadorhynchus*, wo E. Meyer »nur soviel« hat »beobachten können, daß sie [larvale Zellen der Episphäre] allmählich immer kleiner werden und zur Zeit der Larvenmetamor-

Fig. 5.

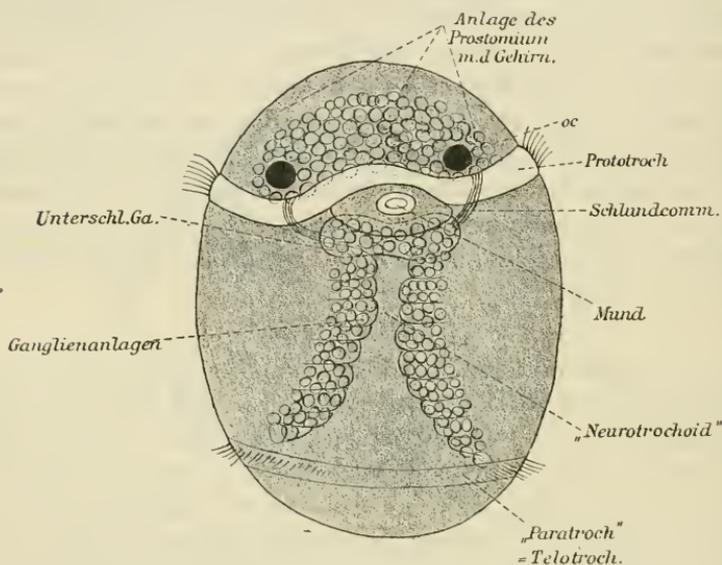


Fig. 5. *Capitella*-Larve von vorn gesehen, nach Eisig, schematisiert. oc. Augen. In Fig. 5 und 6 sind die larvalen Gewebe weiß, die definitiven dunkel gehalten.

phose nicht mehr zu erkennen sind«. Insbesondere verschwindet bei diesem Objekt zur selben Zeit das sog. »Kopfschild«, ein umfangreicher, drüsig differenzierter Teil der Episphäre. (Mitt. Neap. XIV.)

Die Angaben der Autoren lassen noch keine sichere Entscheidung zu, ob und in welchem Umfang spezifisch larvale Epithelzellen in Wurme epithelzellen umgewandelt werden können, eine Frage, die sich natürlich nicht durch solche Beispiele beantworten läßt, bei denen es überhaupt nicht (mehr) zur Bildung eines eigentlichen Larvenepithels kommt, sondern aus der Furchung direkt das Imagoepithel hervorgeht. So ist es bei *Capitella*, deren Larvencharaktere durch den Aus-

Fig. 6 A.

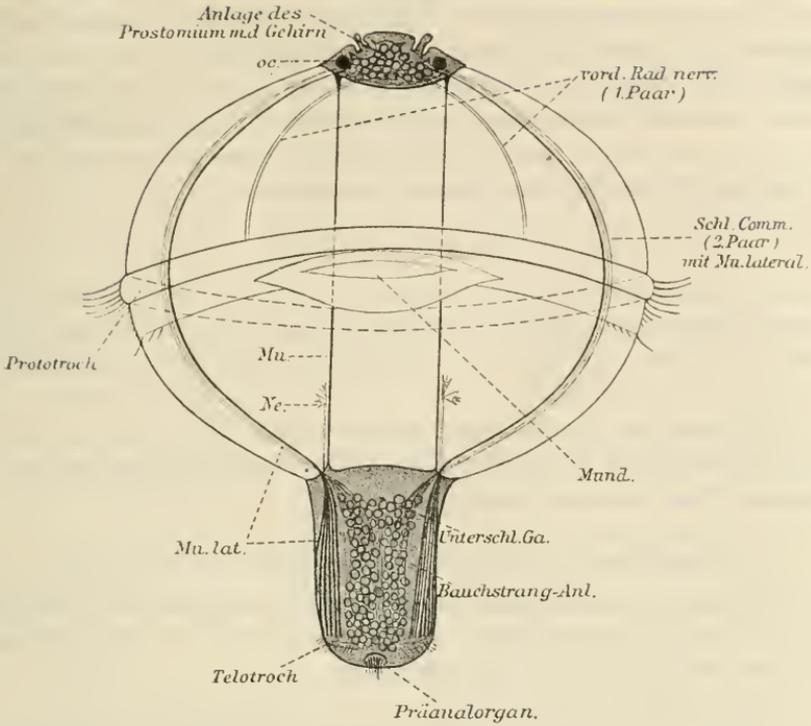


Fig. 6 B.

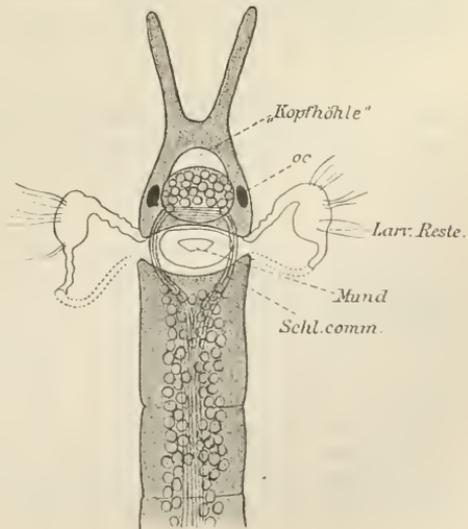


Fig. 6. Schemata der *Polygordius*-Entwicklung (Mittelmeertyp), um das Verhältnis des larvalen zum definitiven Epithel zu zeigen.

A, mittelalte Trochophora von vorn gesehen; B, Metamorphose vollendet, das ausgeschaltete, geschrumpfte Larvenepithel bildet einen Ringkragen, der im optischen Frontalschnitt gezeichnet ist. oc, Augen.

fall einer pelagischen Larvenperiode bis auf den Prototroch⁶ reduziert sind. Hier füllt die Anlage des Wurmprostomiums, ohne daß es überhaupt zu einer abgegrenzten Scheitelplatte kommt — auch die Bewimperung des Apex fällt fort —, den ganzen Bereich der Episphäre bis zum Prototroch von vornherein aus (Fig. 5). Auch hier kann daher von einer »Umbildung der Episphäre zum Prostomium« keine Rede sein, zumal der Rest des spezifischen Larvengewebes, eben der Prototroch, bei der Metamorphose eliminiert wird.

c. Die Darmbildung

wurde besonders eingehend von Eisig an *Capitella* studiert. Hier findet frühzeitig eine völlige Erneuerung des Urdarmepithels statt. Über das Schicksal des Larvendarmes anderer Anneliden ist wenig bekannt geworden.

Die Cenoplasie des Stomodäums wurde seit Kleinenberg, der sie bei *Lopadorhynchus* beschrieb, in wohl allen daraufhin genauer untersuchten Fällen wiedergefunden.

Zusammenfassung der tatsächlichen Befunde.

Die bisher vorliegenden Beobachtungen ergeben also, daß jede indirekte Annelidentwicklung⁷ zwei voneinander bis zu gewissem Grade unabhängige Gewebe produziert:

⁶ Der »Paratroch« im unteren Abschnitt der Larve ist eine bei einer Anzahl von Trochophoren wiederkehrende larvale Sekundärerwerbung der Rumpfanlage, die in der Ontogenese erst auftritt, wenn der Rumpf eine gewisse Länge und Schwere erreicht hat und die larvalen Troche deshalb einer Unterstützung bedürfen. Auch dieses Verhältnis ist bei *Capitella* naturgemäß verwischt, doch konnte Eisig die Herkunft des Paratrochs aus dem Somatoblast erkennen.

⁷ Andre Tiergruppen: Die bekannte Bedeutung der Cenoplasie für die Echinodermen und Nemertinen wurde bereits gestreift; die Bryozoen, Brachiopoden, Echiuriden, Sipunculiden usw. liefern eine Menge weiterer Belege für die Verbreitung dieser Erscheinung im »Trochophora-Kreise«. Noch wichtiger ist für uns ihr Auftreten bei der zweiten großen Gruppe echter Trochophoratiere (Mollusken). Auch hier ist nicht besonders auf diese Dinge geachtet, obwohl Cenoplasie auch bei den Mollusken weit verbreitet ist.

Meisenheimer (Entwicklsgesch. *Dreissensia*, Zeitschr. wiss. Zool. 69. Bd. 1) macht darauf aufmerksam, daß die Velar-Region der Larven, die der Trochregion entspricht, ganz allgemein nicht mit in den Tierkörper übernommen wird (S. 125). Für uns ist besonders interessant, daß auch hier die einfachst organisierten (ursprünglichen) Formen, wie Nuculiden und Solenogastren (nach Drew und Pruvot) totale Cenoplasie zeigen, indem sie unter »Neubildung aller bleibenden Organe« den gesamten äußeren »Mantel« (i. e. das Larvenepithel) abwerfen (Meisenheimer S. 121).

Besonders erwähnt sei ferner, daß *Cyphonautes*, die am reinsten pelagische (am wenigsten rudimentäre) Bryozoenlarve, zwei den Annelidkeimen analoge Anlagen ausbildet, deren eine die Apicalregion bis gegen den Wimperkranz hin umfaßt, während die andre als »organe adhésif« aus einer präanalen Epithel-

1) spezifisch (d. h. ausschließlich) pelagisch-larvale Gewebe, deren Ektodermanteil in Episphäre, Hyposphäre und äquatoriale Trochregion zerfällt und bis auf die letztere reduziert sein kann. (Dazu kommen die spezifisch larvalen Darmteile, wie Stomodäum, »Klappe« usw., ferner die larvalen Muskeln und Exkretionsorgane der larvalen Leibeshöhle. Der Kürze wegen wollen wir uns hier im allgemeinen auf das Epithel beschränken.)

2) Spezifisch-imaginale (in der Larve latente) Gewebe, die durch das Larvenepithel in eine untere und in eine obere Keimanlage getrennt sind, und deren schließliche Vereinigung im Wege einer mehr katastrophalen oder mehr allmählichen Metamorphose und unter Ausschaltung der zwischenliegenden Larventeile, insbesondere des Äquators (Trochregion) — sei es durch Resorption oder durch Abstoßung — erfolgt.

Dazu gesellen sich als zweifelhafter Punkt Übergangsgewebe, d. h. solche Zellen, die sowohl im Larven-, als auch im definitiven Zustand funktionieren. Inwieweit spezifisch larval funktionierende (z. B. nervöse) Zellen ihre Funktion und Struktur beibehalten können, oder inwieweit andre bereits tätige Elemente die Fähigkeit haben, zu definitiver Funktion sich umzuwandeln, muß einstweilen dahingestellt bleiben.

Auf jeden Fall aber muß die Vorstellung verlassen werden, daß auf solcher Funktionsänderung und Materialumformung (Metaplasie) die Annelidentwicklung eigentlich und überall beruht. Als das Wesentliche und Ursprüngliche erscheint vielmehr die Materialablösung durch Neubildungen aus larval, d. h. pelagisch inaktivem Material (Cenoplasie aus zwei Polkeimen). — Hierin liegt der Ausgangspunkt unsrer Untersuchung.

B. Theoretisches über Annelidableitung

(unter Verwertung weiterer Tatsachen).

Welche Schlußfolgerungen können wir aus den Befunden der Archannelid- und Polychätenentwicklung ziehen?

Während auf der einen Seite die Larven der Echinodermen, Nemertinen, Bryozoen usw. mit ihren Neubildungen und Ablösungen für phylogenetische Ableitungen nach dem Kodex des biogenetischen Gesetzes für unbrauchbar galten und auf der andern Seite die direkt sich entwickelnden Wurmgruppen aus dem entgegengesetzten Grund

verdickung entsteht. Alles außer diesen beiden Keimen wird bei der plötzlichen, in ihrer komplizierten Mechanik an die »Nordseelarve« erinnernden Metamorphose zerstört und resorbiert. Ich entnehme diese Angaben einer detaillierten Arbeit von Dr. H. Kupelwieser (aus d. hiesigen Zool. Inst.), die demnächst in den Zoologica erscheinen wird.

ihr Schicksal teilen mußten, waren die Trochophora-Anneliden, deren Ontogenie weder ein Zuviel an Metabolie noch zuwenig enthielt, das klassische Objekt für Versuche, die große Frage nach der Herkunft bilateraler Metazoen aufzuhellen. Glaubte man doch in ihrer Entwicklungsgeschichte den allmählichen Übergang vom pelagischen (radiären) zum benthonischen (bilateralen) Organismus noch vor sich zu sehen, ob man nun diesen wichtigen Schritt als kolonieartige Vervielfältigung (Hatschek), oder als allmähliche Verlängerung des kugeligen Trochozoon (Eisig, Thiele u. a.) auffaßte.

Wenn sich nun herausstellt, daß die Trochophora ihr Annelid durch Neubildungen wie irgend ein Pilidium produziert, soll sie deshalb lediglich, ihres schon mehrfach angezweiferten Nimbus als »Ahnenform« beraubt, zum Range einer cenogenetischen Anpassung herabsinken?

Wir haben in der Materialablösung eine Konstante vor uns, welche in der ontogenetischen Verwandlung pelagischer in benthonische Metacölenteraten, so bei Nemertinen, Bryozoen, Anneliden, Mollusken, Hirudineen usw., immer wiederkehrt. Die Frage ist nun, ob diese Konstante nur cenogenetische »Konvergenz«-erscheinungen zum Ausdruck bringt, oder ob sie etwa imstande ist, uns einen Hinweis auf den Verlauf jenes für die Geschichte des Tierreiches so wichtigen »Formumwandlungs«-prozesses (Driesch) zu geben, der einmal vom pelagischen zum benthonischen Leben geführt haben mag.

Für den Zweck dieses Aufsatzes wollen wir die Frage stark einschränken: Gibt es Belege dafür, daß schon bei der Schaffung des Typus Annelid die Gewebsablösung (zunächst Abwerfen von Geweben und veränderte Regeneration) eine (dann also grundlegende) Rolle gespielt hat?

Oder ist die »Cenoplasie« eine sekundäre Erwerbung der bereits geschaffenen Anneliden, die ursprünglich nach Art der Turbellarien durch einfache Umbildung der Larvengewebe den ontogenetischen Sprung vom Pelagischen zum Benthonischen machten?

Ich erinnere daran, daß für die Nemertinen z. B. die Frage nach dem Zeitverhältnis der cenoplastischen und metaplastischen Entwicklungsart in ähnlicher Weise aufgeworfen ist. Und hier pflegt die Antwort zu lauten, daß unter den uns heute bekannten Ontogenesen viel leichter die mehr direkte Entwicklung von der cenoplastisch-metabolischen sich ableiten lasse (vgl. Korschelt und H. S. 150) als umgekehrt. Wobei jedoch angenommen wird, daß »ursprünglich« die Entwicklung wiederum eine (in anderer Weise, als heute) direkt gewesen sein müsse. Gewiß; doch wissen wir ja auch hier nicht, ob zurzeit dieses »ursprünglich« der Typus Nemertine bereits existiert hat.

I. Phylogenetische Vorstellungen über die Vorfahren der ersten Anneliden.

Für die Ventilierung der entsprechenden Frage bei den Anneliden ist die Vorstellung, die man sich von ihren Vorfahren glaubt machen zu sollen, von großer Bedeutung. Einer Erörterung dieser Dinge kann daher leider nicht aus dem Wege gegangen werden.

Machen wir uns dabei klar, welchen Wert und welche Bedeutung die hypothetischen Vorstellungen über solche »Ahnenformen« für uns heute haben können. Im Anfang stellte man derartige Überlegungen wohl hauptsächlich an, um den faktischen »Stammbaum« des Tierreichs in allen Teilen zu ergründen und damit eine mit Sicherheit natürliche Ordnung der übriggebliebenen Teile jenes Baumes zu gewinnen. Solche Hoffnung ist bei dem Mißverhältnis dessen, was da ist und dessen, was dagesen sein muß, in diesem Umfang utopisch; — aber man hat auch mit Recht darauf hingewiesen, daß unser Wissen vom Lebendigen sogar durch eine etwaige »Offenbarung« des ganzen wirklichen Stammbaumes der Tiere und Pflanzen nicht allzuviel profitieren würde. Wir würden das Geoffenbarte nicht »verstehen«, wir wüßten ja auch dann nicht, aus welchen Ursachen all die Zweige gerade in dieser Weise auseinandergehen und aufstreben.

Daher will auch die vorliegende Studie sich mehr mit der Frage nach dem möglichen Wie der Bilaterien-Entstehung als nach dem detaillierten Was der Körperlichkeit jener Urgeschöpfe befassen.

Wir können aber darum keineswegs der Vorstellungen, Namen und Begriffe der Phylogenie entraten. Denn diese sollen den bündigen Ausdruck, die Formel sozusagen, für die Erkenntnis abgeben, die wir in dem notwendigen Suchen nach Vereinheitlichung des tierischen Formenreichtums gewonnen zu haben glauben. Ohne sie fällt, was als ein großes Problem behandelt werden kann, in ein Chaos von Sonderproblemen auseinander. Wenn wir uns mit einer solchen Auffassung des »Stammbaumes« als Verstehensausdruck der zurzeit bekannten embryologischen und morphologischen Fakten bescheiden, auf eine sichere Erkenntnis der wirklich gewesenen »Ahnenformen« und ihrer spezielleren Ausgestaltung also von vornherein verzichten, so irritiert uns nicht mehr, daß jede neue morphologische oder ontogenetische Tatsache, welche zwei Typen verbindet oder trennt, den letztangestellten »Stammbaum« modifizieren muß; anderseits können wir daraus die Forderung ableiten, jene als Hilfstvorstellungen zugelassenen »Ahnenformen« nicht über den knappen Ausdruck ontogenetischer usw. Tatsachen zu erheben und ihnen sowenig Eigenschaften als möglich zuzuschreiben. — Für die historische Wertung jener Tatsachen haben wir neben dem Vergleich als wichtiges Kriterium: die biologische Zweckmäßigkeit. Und zwar wächst die Möglichkeit, das historische Verhältnis zweier Formen zu verstehen, in dem Maß, wie deutlich und wie einschneidend die biologischen Differenzen sind, die für die Verschiedenheit dieser beiden Formen verantwortlich zu machen sind (Wechsel des Aufenthalts, der Bewegung usw., vgl. auch S. 305 Kleindruck).

Im folgenden wird uns diese Stellungnahme eine kautelenfreiere Ausdrucksweise ermöglichen, da es wohl überflüssig ist, die hier einmal betonte Reserve bei allen phylogenetischen Überlegungen stets wieder zum Ausdruck zu bringen.

Diese Überlegungen sind nichts weiter, als Versuche, in den tieferen Sinn eines bisher kaum beachteten Komplexes von Entwicklungs-tatsachen einzudringen. Und zwar sollen dieselben insbesondere daraufhin untersucht werden, ob sich aus ihnen heraus ein Verständnis für die Möglichkeit und Methode derjenigen Formwandlung anbahnen läßt, die einst zur Bildung der bilateralen und gegliederten Tiere geführt hat. Allerdings scheint diese Typusänderung eine der einschneidendsten und folgenreichsten gewesen zu sein — kein Wunder, daß sie seit jeher die Entwicklungstheoretiker beschäftigt hat.

a) Ableitung der Bilaterien von welchen Radiaten? (Die Oktoradiate »Bipolaria«.)

Über einen Punkt können wir zunächst mit der Mehrzahl der Embryologen übereinstimmen: Unterhalb des ganzen, sogenannten Tierkreises »Vermes« stehen die Ctenophoren den Anneliden relativ am nächsten, d. h. wir finden in der Annelidentwicklung (ebenso wie in der definitiven Morphologie der Turbellarien!) eine Reihe von Charakteren, die an Ctenophorenverhältnisse erinnern und die Vermutung nahe legen, nicht daß »die Anneliden von Ctenophoren

Fig. 7.

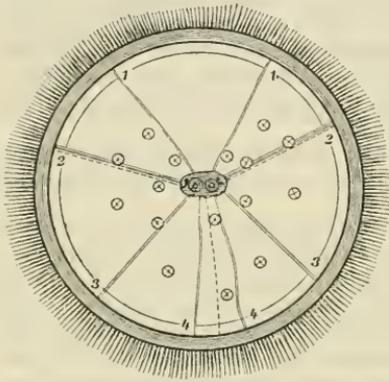


Fig. 8.

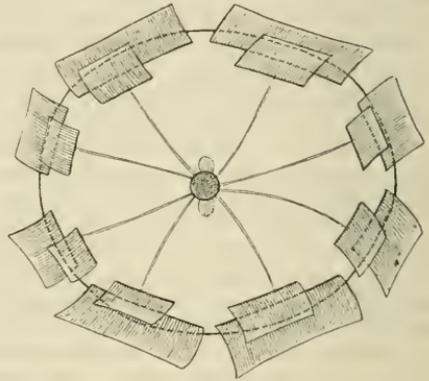


Fig. 9.

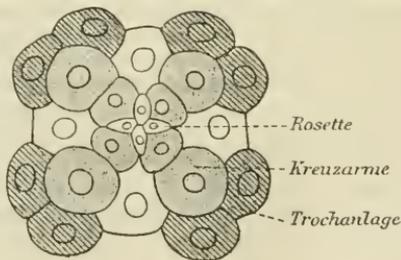


Fig. 7. *Polygordius*-Larve (Nordseetypus) von oben gesehen, mit 4 Paar Radiärnerven. 3 Radiärmuskeln punktiert. Die Ganglienzellen des epithelialen Plexus durch ⊕ angegeben. Nur das zweite Paar der Radiärnerven passiert den Wimperkranz. (Bei der Mittelmeerlarve sind nur vier solche Zellen, in regelmäßiger Verteilung auf die Quadranten, vorhanden. Die Radiärnerven sind weit weniger deutlich und konstant.)

Fig. 8. Ctenophoren-Larve (Charistephane) von oben gesehen, mit 8 nervösen Radien und wimperkranzähnlicher Anordnung ihrer 2 Reihen von Wimperplatten. Nach Chuns Monographie.

Fig. 9. Vier-, bzw. achtstrahlige Anlage der Anneliden-Episphäre und des Trochs, schematisch.

abstammen«, wohl aber daß zu irgendeiner Zeit einfache Vorläufer der heutigen Ringelwürmer von primitiven Ahnherren der Rippenquallen sich abgezweigt haben.

Die Scheidung muß zunächst die Grundzüge des beiderseitigen Bauplanes betroffen haben: ein radiär gebauter, gleichachsiger Cölenterier wurde zu einem bilateralen, in einer Achse gestreckten Geschöpf, das man wohl als »Urbilaterium« bezeichnet hat. Diese Formwandlung ist am besten durch den Übergang von pelagischer zu benthonischer Lebensweise zu verstehen⁸. Der gemeinsamen Stammform der Urctenophoren und des Urbilateriums dürfen wir nur solche Kennzeichen zuschreiben, die wir heute bei den Endgliedern der beiden dort geschiedenen Zweige, bei den Bilaterien am deutlichsten an der pelagischen Trochophora (weniger deutlich an den Turbellarien), in gleicher Weise auftreten sehen, also:

- 1) einen rundlichen Körper,
- 2) dessen eine (untere) Polfläche die einzige Darmöffnung (»Protrochula«-Stadium der Bilaterien),
- 3) dessen oberer Pol eine differenzierte Verdickung trägt,
- 4) radiären (achtstrahligen) Bau mit gleichzeitiger Ausprägung einer bilateralen Symmetrie (Cten.-Tentakel usw.),
- 5) ein diffuses Cölenteratennervensystem.

Zu diesen 5 Punkten (vgl. dazu S. 298) kommen als weitere, höher spezialisierte Gemeineigenschaften der heutigen Repräsentanten:

- 6) Zentrierung des Nervensystems im oberen (Sinnes-)Pol,
- 7) von dem aus (acht) nervöse Radien⁹ zum Äquator ziehen (Fig. 7, 8).
- 8) Letzterer, bzw. die ganze interpolare Region, ist mit Wimperorganen als Lokomotoren versehen, die in vier Quadranten je paarweise angelegt werden (Fig. 9).

Jene »Ahnform« war also keineswegs, wie vielfach angenommen wird, bereits eine Rippenqualle. Selbst dann nicht, wenn sie bereits

⁸ Bekanntlich wird die Voraussetzung, auf der die folgenden Überlegungen basiert sind: die Bilaterien seien von pelagisch-radiären Meerestieren abzuleiten, von einer Minderheit von Forschern nicht geteilt. Ich erinnere nur, als geraden Gegensatz, an den bekannten Versuch Simroths (Entstehung der Landtiere).

⁹ Die Frage, ob sich unter den bekannten Flimmerrinnen der Ctenophoren spezifisch nervöse Fasern finden, ist leider noch nicht entschieden. Bei der *Polygordius*-Larve der Nordsee beschrieb ich 8 regelmäßig verteilte Radiärnerven, die (ohne Abgabe von Fasern in den außerdem vorhandenen diffusen Ganglienplexus) zum Prototroch ziehen. E. Meyer (Mitt. Neap. 1901) beschrieb bei *Lopadorhynchus* ebenfalls Radiärnerven (u. zw. 7 Paare, die aber nur z. T. vom Scheitel ausgehen; das letzte, ganz kurze Paar geht von den »Rückenantennen« aus, das zweite wird wie bei *Pol.* zur Kommissur, das dritte bis sechste kann vielleicht durch Spaltung des dritten und vierten Paares bei *Pol.* entstanden sein).

die letztgenannten spezielleren Eigenschaften besaß. Wenn wir uns zunächst auf ein Minimum an Charakteren beschränken und die Frage noch offen lassen, wann und wie jene Spezialeigenschaften sich aus dem gemeinsamen Grundplan entwickelten, so haben wir damit eine Form »erschlossen«, deren einstmalige Existenz noch durch andre Befunde gestützt wird. Es handelt sich dann um weiter nichts als einen pelagischen, sphärischen, achtstrahlig(-bilateralen), zweipoligen Cölenteraten, den wir der Kürze halber als »oktoradiatare Bipolaria« bezeichnen wollen.

Außer den hochspezialisierten Ctenophoren gibt es, und zwar unter den echten Cnidariern, zwei Formen, die trotz ihrer enorm abweichenden Ausbildung ebenfalls an die sehr frühe Existenz einer zweipoligen, pelagischen Urform erinnern könnten, nämlich die achtstrahligen Narcomedusen¹⁰ mit aboralem Sprossungs- oder Sinnespol und gewisse Larven von Röhrenquallen speziell diejenigen der achtstrahligen »Chondrophoren« mit ihrer aboral sich einstülpenden Luftflaschenanlage. Beide haben außer jenen 5 Punkten als Auffallendstes das primäre Auftreten von 2 soliden Tentakelanlagen (Schwebtentakel) mit den Ctenophoren gemeinsam. Vgl. Fig. 10—14 und deren Erklärung. Bei so außerordentlich differenten Geschöpfen kann natürlich von Organ-»Homologien« im besten Fall nur insofern die Rede sein, als aus der primitiven gemeinsamen Grundlage bei einer sehr weit zurückliegenden »Ahnenform«, z. B. aus der aboralen Polscheibe der Bipolaria, sich die verschiedensten Organe entwickeln konnten. (Auch für die einstmalige Entstehung der Bipolarität, resp. der aboralen Polverdickung, finden wir vielleicht Fingerzeige¹¹. Man kann, ohne ausschweifend zu sein, an sich nicht mehr festsetzende Larven einfachster »Polypen« denken, deren aborale Haftscheibe sich weiterhin als Bewegungsorgan¹² oder — bei Weiterbildung des

¹⁰ Die mit echten (durch Knospkern angelegten) Hydromedusen nicht homologisiert werden können, sondern bekanntlich wie Polypen direkt aus der Planula entstehen, indem zuerst die Mundöffnung durchbricht. Ebenso legt sich die Siphonophorenlarve an, indem die Planula direkt (unter Durchbruch des Mundes) zum Primärzooïd, dem späteren »Hauptpolypen« wird. — Auch die Larven der nicht knospenden Narcomedusen (*Aeginopsis* z. B.) pflegen am aboralen Pol eine wimpernde Verdickung oder auch eine grubenartige Einsenkung zu besitzen (Metschnikoff, Z. f. wiss. Zool. 24. Taf. III Fig. 9). S. Nachtrag.

¹¹ Brooks, Life history of the Hydromedusae (Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. III) bildet auf Taf. 38 Fig. 5, 6, 11 junge, noch freischwimmende Planula-Polypen von *Eutima* ab, deren Haftscheibe als tiefeingestülpte Blase angelegt wird. S. Fig. 15.

¹² Aus solchem Organ (Fig. 15) konnte z. B. eine einfache Schwimmglocke, oder eine Luft einpumpende Flasche (*Veella*: hier scheidet es, wie bei *Eutima*, eine erstarrte Substanz ab), oder eine gasbildende Flasche werden. Korschelt u. Heider haben zuerst die Möglichkeit betont, die Pneumatophoren auf solche Haftscheiben zurückzuführen (dabei auch, wie ich während der Korrektur noch finde, auf

motorischen Cilienkleides — als Sinnesorgan, oder endlich, bei schwebend proliferierenden bzw. oral festhaftenden Geschöpfen, als Stolo differenzierte.)

Eutima bereits in einer Anmerkung hingewiesen). Aber: die Untersuchung der *Veella*-Entwicklung hat auf der andern Seite die Annahme Chuns u. a. erheblich gestützt, daß die Pn. einer Medusenanlage homolog ist (durch Nachweis von 8 Radiargefäßen mit geräumigem Magen, Tentakeln usw.)

Also wird man wohl den Gedanken einmal ins Auge fassen dürfen, ob nicht beides stimme: Pn. und Meduse aus einem Haftorgan entstanden sein könne. Auch die Glockenkernanlage als regelmäßig ontogenetischer Anfang der Hydromedusen erinnert ja an jene einfache Einstülpung; und das Erfordernis einer neuen Mundöffnung für das selbständig werdende Organ würde in den tiefsten Regionen des Cölenteratenstammes kein prinzipielles Hindernis sein. — Der klassischen Homologie Hydropolyp—Hydromeduse kann eine Revision nichts schaden, eine Auffassung der stets sekundär produzierten Glockenkernmedusen als sexuell und selbständig gewordener und vervielfältigter Organe des allein geschlechtlich erzeugten Polypen (Primärzoid) würde vieles erleichtern. (Vgl. Huxley, Anat. invert. anim.)

Bekanntlich besitzen wir zwar alle Übergänge von Hydromedusen zu einfachen (Schwimm- und vor allem Geschlechts-)Organen, aber es fehlen durchaus die Belege für die postulierte Formwandlung vom Polypen zur Glockenkernmeduse. Eine Serie von Übergangsformen, » welche uns die allmähliche Ausbildung freibeweglicher Geschlechtsstiere (Medusen) in ähnlicher Weise wie bei den Syllideen vor Augen führte, [kennen wir] noch nicht« (Lang, Einfluß der festsitz. Lebensw. S. 140).

Denkbar ist jedenfalls auch folgende Reihe: 1) Die Haftscheibe eines polypartigen (koloniebildenden?) »Ur-Radiaten« wird bei seiner pelagischen Larve flaschenartig angelegt. 2) Die Flasche führt Kontraktionen aus, welche zunächst die Larve fortbewegen, zugleich aber auch Nahrung in die Flasche hinein (und später Geschlechtsstoffe aus ihr hinaus) pumpen könnten. 3) Es konnte daher einerseits am Grund der Flasche ein Mundporus gebildet und ein besonderer Entodermraum abgegrenzt werden — diese Urform kann eventuell dem Ursprung der Poriferen noch nahestehend angenommen werden — andererseits konnten Geschlechtsprodukte an diesen, für ihre Ernährung und Hinausbeförderung gleich günstigen Platz wandern (wie es noch heute geschieht). 4) Solche Organe konnten vervielfältigt werden (schon vorher mußten sie, unter Aufgabe der Haftfunktion, auf den definitiven Zustand des Tieres, bzw. der Kolonie übernommen worden sein). 5) Wenn die postlarvale Festsetzung beibehalten oder wiedererworben wurde (Hydroiden), so mußten die Flaschenorgane von dem Aboralpol naturgemäß abrücken. Ihre volle Selbständigkeit (Medusen) konnte dann angestrebt werden, weil sie bereits eigne Ernährung und Muskulatur besaßen und jede zufällige Loslösung für die Verbreitung der Geschlechtsprodukte nützlich war. 6) Wenn die Festsetzung aufgegeben wurde (Siphonophoren), so konnten einzelne Flaschenorgane terminal, rein lokomotorisch und steril bleiben (Pneumatophore, Schwimmglocken), während andre (später auf sekundäre Teile der Kolonie beschränkt), die Geschlechtszellen aufzunehmen hatten. Die genauere Reihenfolge dieser Veränderungen kann verschieden angenommen werden. Ein näheres Eingehen (auch auf die Literatur ist hier nicht angängig. S. die Zusammenstellung bei Brooks, S. 413—425).

Die Homologie übrigen der stets geknospten Glockenkernmedusen mit den aus dem Ei entwickelten oder geknospten Narcomedusen scheint mir auch durch Chuns Betonung (Bronn S. 256) der total verschiedenen Knospenentwicklung bereits einigermaßen erschüttert zu sein; diese (aus der Planula oder der Knospen-erhebung zunächst durch Munddurchbruch hervorgehenden) »Medusen« (Fig. 11) lassen sich sehr wohl als pelagisch — in manchem den echten Hydromedusen konvergent — differenzierte Primärzoide (»Polypen«) begreifen. Wir würden dann, statt wie

Fig. 10 a.

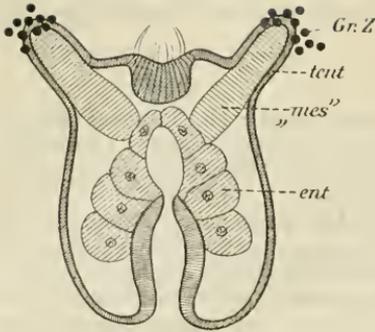


Fig. 10 b.

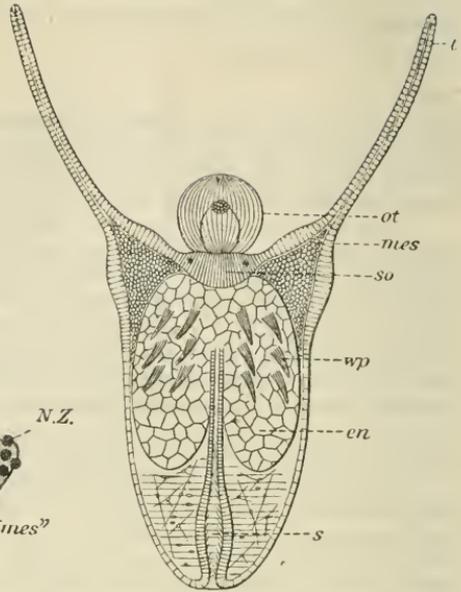


Fig. 11.

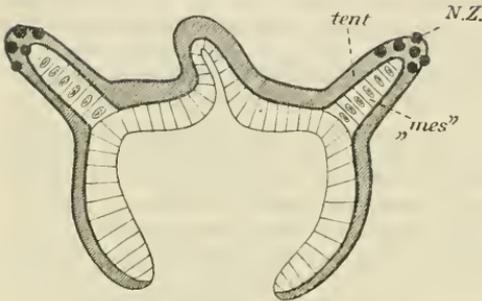


Fig. 12 a.

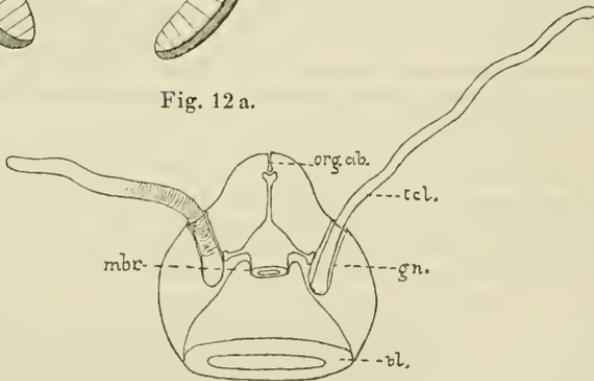


Fig. 10—15. Schemata verschiedener bipolar achtstrahliger Cölenteraten, welche auf dieselbe, sehr frühe Grundform »Bipolaria« bezogen werden können, von der auch unser Ableitungsversuch der Anneliden ausgeht.

Fig. 10 a u. b. Zwei Entwicklungsstadien der Ctenophore *Callianira* nach Metschnikoff und nach Kowalewsky (aus Korschelt u. H. S. 96). *tent*, Tentakel, *so*, Scheitelorgan (in 10 b mit Pigmentflecken, vgl. Fig. 6 A), *wp*, Wimperplatten, *s*, Schlund, *mes*, Mesoderm, *ent*, Entoderm, *Gr.Z*, Greifzellen.

Fig. 11. Entwicklungsstadium der Narcomeduse *Cunina* (nach Metschnikoff) mit 2 Tentakeln, *mes*, die solide Achse von Entodermzellen. *N.Z.*, Nesselzellen. An Stelle der Fig. 11 könnte die im Nachtrag erwähnte *Aeginopsis* mit 2 Tentakeln und »Scheidelplatte« gesetzt werden.

Fig. 12 a. *Hydroctena*, nach Dawydoff eine Zwischenform zwischen Ctenoph. und Narcomed. (es ist dessen Abb. 1, Zool. Anz. XXVII. S. 223, nach Maas (Ref. im Zool. Zentralbl. 1904) eine echte Meduse, nach K. C. Schneider (Ref. im Zool. Anz. 1904) eine echte Ctenophore!

Fig. 13.

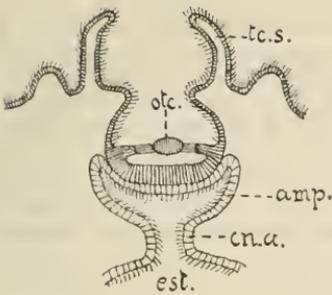


Fig. 12 b.

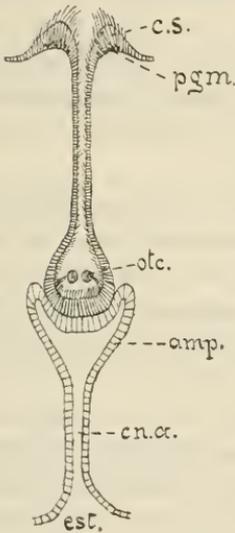


Fig. 14.

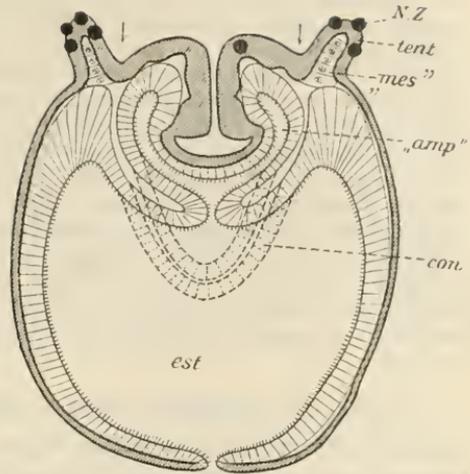


Fig. 15.

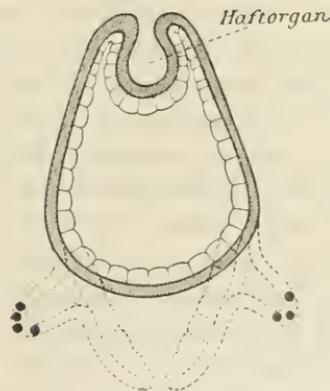


Fig. 12 b. Oberer Pol der *Hydroctena* (Dawydoffs Fig. 3) *est*, Magen; *amp*, die das Polorgan umgreifende Entodermampulle; *cn.α*, Verbindungskanal.

Fig. 13. (Dawydoffs Fig. 2.) Das Polorgan der kriechenden Ctenophore *Ctenoplana* (nach Korotneff); Polorgan, Magen und Ampulle wie bei *Hydroctena*. *tc.s*, Kranz von (hohlen) Tentakeln am Rande des eingesenkten Polorgans.

Fig. 14. Junge *Verella*-Larve (»Conaria«) mit den beiden soliden (später verschwindenden) Tentakelanlagen neben der eingesenkten Luftflaschenanlage. Der sie umgebende Entodermraum (»Ampulle«) ist mit dem Magen noch in Verbindung stehend angenommen, während er in Wirklichkeit bereits auf diesem (dem jüngsten bisher bekannten) Stadium geschlossen ist. An der Verschlußstelle ragt ein zweischichtiger Kegel *con* (öhlhaltiges Schweb- bzw. Aufstiegorgan) in das Magenlumen vor. Zwischen »Ampulle« und Magenentoderm dringt von außen das Ektoderm als Ringfalte ein (nur durch zwei Richtungspfeile angedeutet).

Fig. 15. Freischwimmende Planula der Hydromeduse *Eutima* mit Anlage einer vertieften Haftscheibe am aboralen Pol (nach Brooks, l. c. Taf. 38 Fig. 6). Die Stellung des späteren Mundes und der ersten Tentakeln ist punktiert hinzugefügt.

Auf diese Verhältnisse soll a. a. O. näher eingegangen werden. Die Beziehungen der Narcomedusen zu der »Conaria«-Larve von *Veleva*, deren Entwicklung ich unlängst beschrieb¹³, sind einigermaßen verwickelt; am auffälligsten ist das vorübergehende Auftreten von zwei soliden Tentakeln an der achtstrahlig bipolaren Conaria. Für die Beziehungen beider zu der Ctenophoren-Entwicklung vgl. z. B. Metschnikoffs Schilderung der *Callianira*-Ontogenese, daraus die beistehende Fig. 10a. Auch hier kehrt die charakteristische Anordnung der Polscheibe und der zwei soliden Tentakelanlagen des achtstrahlig bipolaren Organismus wieder. Vgl. ferner hierzu die von Dawydoff (Zool. Anz. XXVII. S. 223) beschriebene Narcomeduse mit Ctenophoren-Polorgan: »*Hydroctena*« (Fig. 12), endlich das mit einem Tentakelkranz und eigenem Entodermisäckchen ausgerüstete Polarorgan der *Ctenoplana* (Korotneff, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 43, daraus Fig. 13). Jedenfalls erscheint es lohnend einmal ins Auge zu fassen, ob nicht die Differenzierungen am aboralen Pol und das primäre Tentakelpaar dieser verschiedenen Tierformen auf fernem gemeinsamen Ursprung, eben jene Bipolaria, zurückgeführt werden können. (Siehe Nachtrag!)

Durch Hineinziehung dieser bipolaren Cnidarier und Beschränkung der Homologie zwischen Ctenophoren und Bilaterien auf den Grundplan, würden wir die pelagisch-radiäre Ahnenform der letzteren von den höchsten Ausläufern des heutigen Cölenteratenstammes tief in dessen Wurzelwerk hinabrücken, ein Unterfangen, das a priori die größere Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Gewöhnlich werden die Beziehungen zwischen Ctenophoren, (Turbellarien) und Anneliden enger angenommen; und in der Tat kann die Übereinstimmung des lokomotorischen und nervösen Apparates dahin ausgelegt werden, daß diese Wegetrennung erst erfolgte, nachdem die Bipolaria schon eine Strecke weit über die Abzweigung jener Cnidarier hinaus weiter entwickelt war.

Wir würden damit eine Bipolaria höherer Stufe gewinnen, die sich von der Grundform einerseits durch Spezialisierung des Wimperkleides in der interpolaren Region, bzw. der Äquatorzone (achtteiliger Lokomotionsapparat) unterscheidet, andererseits durch Ausbildung der aboralen (ursprünglich kontraktile) Differenzierung zu einem Sinnesorgan, in welchem das Nervensystem zentriert, von welchem radiäre Verbindung zu den Lokomotoren geschaffen wäre. Die starren Schwebtentakeln würden um- bzw. rückgebildet sein. An diese Bipolaria höherer Stufe (für die eine Sonderbezeichnung zu suchen wäre) haben die Ctenophoren und pelagischen *Trochophora*-Larven deutlicher Anklänge bewahrt als die Turbellarien.

bisher zwei durch Konvergenz ähnliche Medusentypen, deren drei anzunehmen haben, wobei den Trachomedusen eine Stellung in der Nähe der Narcomedusen zu belassen wäre.

¹³ Über die Entw. d. *Veleva* aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. (I. Mitteilung über die Tiefenfänge der Zool. Stat. Villefranche s. m.) Weismann-Festschr. d. Zool. Jahrb. 1904.

b. Beziehungen zwischen den einfachsten Bilaterien. Modus der Abstammung von Radiaten.

Einen lebhaften Streit hat die Frage erregt, wie sich denn nun die verschiedenen Bilaterien, deren Beziehungen zu den Ctenophoren zuzugeben sind, untereinander phylogenetisch verhalten und in welcher Reihenfolge und auf welche Weise sie aus einer pelagischen Urform hervorgegangen sind. Glücklicherweise ist diese Frage in jüngster Zeit wieder von Lang (l. c.) einer historisch erschöpfenden Behandlung unterzogen worden, auf die verwiesen werden muß. Wir können uns deshalb hier ganz kurz fassen und nur bei der Divergenz zwischen jenes Forschers und eignen Ansichten verweilen.

α. Trochozoontheorien (Hatschek, Salensky, Eisig u. a.).

Am bekanntesten ist Hatscheks Trochophora-Cormus-Theorie, nach welcher das ctenophoren- und rotatorienartige »Trochozoon« durch Vervielfältigung seiner selbst den Gliederwurm produzierte. Auch mir scheint das unter anderm schon deshalb ganz unmöglich, weil doch die ursprünglich supponierte Gleichheit zwischen Kopf- und Rumpfsegment ganz in der Luft steht. Nur die Phantasie kann darüber hinweghelfen, daß ein dorsales Ganglion unmöglich einem ventralen entspricht. Auch die zahlreichen andern Schwierigkeiten sind von Lang erschöpfend dargelegt. Die neuen Tatsachen der *Polygordius*-Entwicklung brauchen daher kaum noch ins Treffen geführt zu werden. Ein Versuch, die heutige Neubildung des Annelids aus zwei unter sich und von der ausgeschalteten Larvenorganisation ganz verschiedenen Keimen auf strobilaartige Vervielfältigung des Larvenkörpers zurückzuführen, wäre schwerlich diskutabel, ganz abgesehen von dem Sichgegenüberstehen der beiden Einheiten Kopfteil und Gesamtrumpf, wie es in der Anlage als Apicalorgan und Präanalorgan (Fig. 3) zum Ausdruck kommt. Das Entscheidendste gegen die Gleichwertigkeit von Kopf und Rumpfeinzelsegment ist wohl diese Art der Rumpfanlage.

Eine andre Spielart der »Trochophora-Theorie« — die wir übrigens besser »Trochozoon«-Theorie¹⁴ nennen, denn um das einst geschlechtsreife Analogon der heutigen Larve handelt es sich doch —, nimmt eine allmähliche Verlängerung jener sphärischen Ahnenform an, wie sie bei Rotatorien ausgebildet sei. Diese (am häufigsten ver-

¹⁴ Eine »Trochophora-Theorie« im engeren Sinne könnte man auch das hier dargelegte nennen, insofern auch hier von einer historischen Bedeutung der Trochophora als Larve ausgegangen wird. Zu der ältesten Ur-Trochophora gehört aber bereits eine bilaterale, kriechende Ur-Imago.

treten) Ansicht findet nach Eisig eine Hauptstütze in dem Vorkommen eines Unterschlundganglions auch bei Rotatorien. Von diesem aus, das zunächst der Schlundinnervierung diene, würde dann die Bauchganglienreihe entstanden sein.

Diese an sich plausible Ableitung wird nun m. E. durch die Ontogenie keines Anneliden genügend gestützt, wohl aber läßt sie sich für die *Polygordius*-Entwicklung bündig widerlegen. Bei *Capitella* — einer denkbar unursprünglichen Form! — ist die Sache, wie wir durch Eisigs¹⁵ genaue Untersuchung wissen, so, daß zunächst ein Bauchwimperstreif (Neurotrochoid) entsteht, an dessen Seiten die Ganglien des Bauchstranges in Zusammenhang mit den »Bauchplatten« (Rumpfanlage) gebildet werden. Gleichzeitig entsteht vorn unter dem Munde ein Ganglienknoten, der durch die Kommissuren mit der Gehirnanlage in Verbindung gesetzt wird (Fig. 5). Während nun ontogenetisch die Bauchstranganlagen »wahrscheinlich« von den caudal gelegenen Neuroteloblasten »abstammen«, plädiert Eisig doch dafür, phylogenetisch dieses vorderste Ganglion »als Ausgangspunkt des gegliederten Bauchstranges« zu betrachten.

Bei *Polygordius* liegen die Verhältnisse viel klarer.

Der Bauchstrang entsteht im Anschluß an ein präanales Organ, das stets präanal bleibt (Fig. 1—3, 6A, 18). Hier werden, soweit als möglich vom Mund entfernt, die ersten nervösen Elemente gebildet, die sogleich mit dem oberen Sinneszentrum durch 2 lange Kommissuren (2. Paar der Radiärnerven) in Verbindung stehen. In demselben Maße, wie nun der ganze terminale Rumpfkeim durch zentripetal gerichtete Zellproduktion zentrifugal auswächst, wird jene erste Anlage des Bauchstranges verlängert, wobei die Keimzellen (vgl. Neuroteloblast) ihre terminale Lage behalten, während die Kommissur mit dem vorderen Rand der Anlage in Verbindung bleibt. Dieser vordere Teil, das spätere (nach der Metamorphose!) Unterschlundganglion, kann somit nicht das Primärorgan des Bauchstranges sein, sondern ist das erste Produkt der wirklichen (präanal) Primäranlage, wie das erste Rumpfsegment, dem dieses Ganglion angehört, das erste Produkt des terminalen (zeitweise in toto präanal) Rumpfkeimes ist. Auch bei *Capitella* ist die erste Bauchstranganlage am caudalen Ende des Neurotrochoids, also am unteren, analen Pol der Trochophora zu suchen. Demnach dürfte die Ableitung der Anneliden von einem rotatorienartigen Trochozoon gerade an ihrem vermeintlichen Hauptstützpunkt scheitern.

¹⁵ Eisig, Entw. von *Capitella* (Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. XIII. Taf. 6 Fig. 76 u. a.).

Auch für sie ist die Neubildung der Rumpfanlage und eines unteren Nervenzentrums im Anschluß an ein Sinnesorgan des analen Larvenpols ein unüberwindliches Hindernis. (Ausführliches bleibt natürlich auch hier nachzuholen.)

Mit den beiden hauptsächlichen Modifikationen der »Trochozoon-Theorie« brauchen wir nun nicht den »phyletischen« Wert der Trochophora(-Larve) als Bindeglied zwischen (Ctenophoren)-Bipolaria und Anneliden zu verwerfen, wie dies bekanntlich Lang tut, wenn er die Gliederwürmer von den Turbellarien, die Trochophora demgemäß von der Larve der letzteren ableitet. Eisig u. a. haben darauf hingewiesen, daß für solche Ableitung die Unterschiede dieser beiden »Wurm«-Gruppen zu klaffend, andererseits auch die auffälligen Übereinstimmungen der Trochophora mit Ctenophoren — die den Turbellarienlarven fehlen! — zu groß sind. Ich selbst habe diese Übereinstimmungen durch den Nachweis von 8 Radiärnerven bei der »Nordseelarve« von *Polygordius*, die unabhängig neben einem diffusen Ganglienplexus bestehen, vermehrt, ohne mich aber dennoch der Trochozoonableitung anschließen zu können. Vielmehr habe ich diese »geschlechtsreife Trochophora« (1901 Antrittsvorlesung) für ein Phantom erklärt, für dessen einmalige Existenz alle Belege fehlen. — *Trochosphaera aequatorialis* ist durchaus keine Trochophora.

Trotzdem erscheint mir nach wie vor die Wimperreifarve wegen ihrer weiten Verbreitung unter den Bilaterien und wegen ihrer Beziehungen zu Ctenophoren und Turbellarien als ein ungemein wichtiges historisches Dokument, als eine Reminiszenz der bilateralen, kriechenden und sessilen Tierformen an ihre pelagische Radiatenvergangenheit.

Doch scheinen jene Radiaten schon lange vor Ausprägung des Trochophorotyps in der zweiten, sexuellen Periode ihres Lebens benthonisch (und bilateral) geworden zu sein: das (afterlose) »Urbilaterium« wäre dann also älter als die typische Trochophora (mit After und Rumpfanlage) im Sinne Hatscheks und Eisigs. Schon die afterlose »Protrochula« Hatscheks, der vermeintliche Vorfahr des »Trochozoon«, kann als Larve der kriechenden Urbilaterien betrachtet werden, während die »Bipolaria höherer Stufe« (S. 292) die letzte rein pelagische (aber schon von früher her nicht mehr rein radiäre) »Ahnenform« der Anneliden darstellen würde.

β. Ableitung der Anneliden von Turbellarien?

Die Übereinstimmung mit Lang u. a. ist also im Negativen (Ablehnung des Trochozoon) noch nicht erschöpft. Wenn ich auch nicht

die Turbellarien für Vorfahren der Gliederwürmer halten kann, so scheint mir doch die Entstehung der ersten Bilaterien durch Langs und Chuns¹⁶ Hinweis auf die Turbellarien als kriechend gewordene Ctenophoren (*Lampetia*, *Ctenoplana*) bei weitem am besten verständlich und faktisch belegt, im Gegensatz zu Hatscheks Trochozoenkolonie ebenso wie zu dem verlängerten und sich schlängelnden Trochophora-Rotator.

Also möchte auch ich das »Urbilaterium« als »turbellarienartig kriechende« Bipolaria auffassen, — aber natürlich noch ohne spezifische Turbellarieneigenschaften.

Die Frage (und darin die Differenz von Lang) ist nun aber: Wie wurden aus diesem Geschöpf Gliederwürmer?

Nach Lang geschah das auf dem Wege über die Turbellarienorganisation, während mir scheint, daß die Wege sich längst vor Ausbildung einer solchen geschieden haben müssen.

Wir stehen zunächst vor der Frage: Können wir die Anneliden von der Bipolaria auf dem Umwege über die Strudelwürmer, und die Trochophora von ihr auf dem Umweg über die Turbellarienlarven ableiten? Das erstere insofern: ja, als der Organisationsunterschied der zu verknüpfenden Typen so groß ist, daß schließlich jede einfachere Bilaterienform als »Zwischenform« bemüht werden könnte. Das letztere: nein; die Trochophora der einfachsten Anneliden steht der in den Ctenophoren verkörperten Bipolariaorganisation in zu hohem Maß näher als irgendeine Turbellarienlarve.

Die letzteren haben die bei jenen Larven konservierten Charaktere eingebüßt oder verwischt; wenn wir Lang folgen, müßte also diese »Konservierung« auf Konvergenz beruhen, was denn doch z. B. für die acht nervösen Räden schwer annehmbar ist; oder es läge eine Art von Atavismus, eine »neuerworbene Rekapitulation« vor.

Die großen Schwierigkeiten, die weiterhin Langs direkter Ableitung des Annelidenbaues von dem der Turbellarien entgegenstehen, hat neuerdings Eisig (l. c.) ausführlich dargelegt, auf den ich deshalb verweisen kann (obwohl ich Langs Ansichten wesentlich näher stehe als Eisig. Einer der Kernpunkte der Langschen Lehre, die auch von E. Meyer vertretene Zurückführung des Cöloms auf gereifte Gonadenfollikel erscheint auch mir, ebenso wie die uns hier nicht angehende Hämocöltheorie, als ein sehr wichtiger Schritt vorwärts, jene Anordnung kann in der Tat sowohl den Turbellarien als den Anneliden von dem gestreckten »Urbilaterium« überliefert worden sein, vgl. dazu S. 302 Punkt 7).

¹⁶ »Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Würmern und Cölenteraten«. Biol. Centralbl. II. Bd.

Für die allgemeine Frage aber, die uns hier beschäftigt: Herkunft der Anneliden von pelagisch-radiären Formen, bringt die Einschaltung der Turbellarien unser Verständnis vor allem insofern nicht weiter, als die Turbellarien in dem wichtigsten Punkt den Anneliden ebenso fremd gegenüber stehen wie die Ctenophoren: Körper und Nervensystem der Strudelwürmer sind und entstehen einheitlich, während bei den Gliederwürmern bekanntlich zwei getrennte Anlagen: Kopf und Rumpf, Gehirn und Bauchstrang vorhanden sind.

Überblicken wir den Stand der Frage im ganzen, so ist es vor allem andern diese Zweiteiligkeit, das Neuaufreten der eigentümlichen unteren terminalen Keimanlage der Annelidenlarve mit ihrem Nervenzentrum, an der alle bisherigen Ableitungen der Gliederwürmer zu scheitern drohen.

Um eine den alten und neuen Tatsachen gerecht werdende Ableitung zu finden, müssen wir daher diesen Punkt ganz besonders im Auge behalten, wenn wir nunmehr auf das von keiner Tatsache widerlegte achtstrahlige, zweipolige, einheitliche, ungegliederte, im postlarvalen Leben benthonische »Urbilaterium« zurückgehen und fragen, worin die Divergenz bestanden haben mag, welche von hier aus die Wege zu den Turbellarien und Anneliden schied.

II. Worin bestand die Divergenz Turbellarien—Anneliden?

Übersicht der möglichen Annelid-Entstehung.

Um soweit als möglich zu ergründen, was diese beiden Formtypen getrennt hat, deren einer die Organisationshöhe der Bipolaria kaum überschritt, während der andre, obwohl als Larve konservativer, von hier einen so mächtigen Aufstieg nahm, müssen wir denjenigen Unterschied herauszufinden suchen, welcher bei den letzteren die übrige Weiter- und Höherbildung im Gefolge haben konnte. Vorher wollen wir Gleiches und Ungleiches kurz aufzählen. Was ist das morphologisch Gleiche, das Ctenophoren, Turbellarien, Anneliden gemeinsam ist?

a. Gleiches.

Da ergibt sich denn, daß die ganze Annelidenlarve, aber nur diese, den Turbellarien einschl. Larve und den Ctenophoren homologisiert werden kann, und zwar nur die junge, noch nicht eigentliche »Trochophora« (im Sinne Hatscheks) d. h. noch ohne Anlage und Ganglion am unteren Pol, sowie vor Durchbruch des Afters. Die bekannten Übereinstimmungen sind:

- 1) der Körper ist einheitlich (ohne Kopf- und Rumpfsonderung),
- 2) ungegliedert,

- 3) mit Wimperepithel bekleidet.
- 4) Der Darm ist sackförmig geschlossen (»Protrochula« Hatschek's).
- 5) Die Leibeshöhle ist das primäre Blastocöl; sie ist:
- 6) von mesenchymatischen Muskelementen durchsetzt,
- 7) (bei Trochophoren und Turbellarien mit geschlossenen »Protonephridien« versehen).
- 8) Das Nervensystem ist allein in einer oberen Polplatte konzentriert (monozentrisch),
- 9) von der (acht) Radiärnerven ausgehen,
- 10) außerdem ist ein diffuser Ganglienplexus vorhanden.
- 11) Lokomotion durch Cilienschlag,
- 12) allseitiges (nicht terminales) Wachstum. Usw.

Auf Details kann hier nicht eingegangen werden, wichtig ist nur, daß in der Tat das Annelid während seiner pelagischen (Larven-)Periode noch nichts anderes ist als eine veränderte Ctenophoren-Bipolaria, die auf der andern Seite ebensogut sich mit der fertigen Turbellarorganisation in Einklang bringen läßt.

b. Ungleiches, morphologisch.

Das prinzipielle Neue, das sich in keiner Weise tatsächlich auf jene Ctenophoren-Turbellarienverhältnisse zurückführen läßt, ist nun eigentlich das ganze benthonische Geschöpf, das aus jener Larve entsteht, also die Annelid-»Imago«, mag sie auch noch so einfach organisiert sein. Auch hier zählen wir nur kurz das Wichtigste auf, die Diskussion der einzelnen Punkte künftiger Behandlung a. a. O. überlassend.

- 1) Der Körper ist nicht einheitlich, sondern in die getrennt angelegten Teile Kopf und Rumpf geschieden.
- 2) Der Rumpf ist gegliedert.
- 3) Die Haut ist cuticularisiert.
- 4) Der Darm ist ein am Hinterende ausmündender Schlauch.
- 5) Das Nervensystem ist doppelt zentriert, beide Zentren, Gehirn und Bauchstrang, werden getrennt angelegt. Der diffuse Epithelialplexus fehlt.
- 6) Längsmuskelschlauch, entsprechende Bewegung durch Muskelkontraktion, anstatt durch Cilienschlag,
- 7) Cölom,
- 8) Blutgefäße,
- 9) offene »Meta«-Nephridien,
- 10) terminales Wachstum. Usw.

Desgl., ontogenetisch.

Um beurteilen zu können, welche von diesen neuen Errungenschaften des Annelidenkörpers die primären sein mögen, bedarf es noch eines Blickes auf die Differenzen der Ontogenese.

Die Turbellarienlarve geht ganz in dem einheitlichen Turbellarienkörper auf, ihre Wimperzellen, auch die vom übrigen Epithel histologisch wenig unterschiedenen Zellen der Wimperschnüre, brauchen nur etwas ihre Form zu ändern, ein paar Fortsätze werden ausgeglichen, und der junge Strudelwurm ist fertig; einzig das Stomodäum fällt einer tiefgreifenden Erneuerung anheim. Leibeshöhle, Muskulatur, das monozentrische Nervensystem bleiben unverändert.

Die Annelidenlarve, wie wir sahen, an sich der einheitlichen Turbellarienlarve in allen Stücken gleichwertig, geht nicht in dem zweiteiligen Annelidenkörper auf, vielmehr entsteht diese Zweiteiligkeit gerade durch das Nichtaufgehen des Larvenkörpers, durch die allmähliche oder gewaltsame Beseitigung der zwischen den Annelidanlagen befindlichen Larventeile: des äquatorialen Gürtels und seiner oberen und unteren Nachbarschaft. Die entstehende Lücke wird von seiten jener beiden Anlagebezirke durch cuticularisiertes Epithel überbrückt; der untere Bezirk bildet sein eignes nervöses Zentrum zur Ganglienkette aus, von ihm aus werden auch larvale Leibeshöhle, Muskulatur, Exkretionsorgane durch Neubildungen ersetzt und ergänzt. Natürlich wartet die heutige Ontogenese mit ihren Neubildungen nicht bis zu jenem Ausfall, die Mehrzahl der imaginalen Organe wird früh angelegt und während der Larvenperiode latent herumgetragen.

c. Welches Novum primär und wodurch herbeigeführt?

Alle die oben z. T. aufgezählten Neuerscheinungen entstehen ontogenetisch im Anschluß an die zweiteilige Imago-Anlage, und zwar auf cenoplastischem Wege.

Man kann nun, wie im folgenden weiter ausgeführt werden soll, Zweiteiligkeit und Cenoplasie auch historisch an die Wurzel der Annelidentwicklung setzen und als Wesentlichstes der einstigen Divergenz Turbellarien-Anneliden ansprechen, ja die erstere maßgebende Besonderheit der Anneliden und übrigen »*Trochophora*-Tiere« läßt sich, wie wir sahen, auf keine andre Weise den Tatsachen entsprechend phylogenetisch verständlich machen.

Wir würden dann den Beginn der Zweiteiligkeit als Folge des

Wimperepithelausfalles in der Äquatorzone eines pelagischen Organismus zu verstehen haben.

Die Ursache dieses Ausfalles, der demnach als erster Anlaß der Neuerscheinungen aufgefaßt werden kann, ist in biologischen Dingen zu suchen: wenn die Pelagier, welche als durch Wimperung bewegte »Urbilaterien« (und später »Turbellarien«) das Leben zwischen Wasser und Grund, auf Blättern und Steinen akquirierten, sich nunmehr etwa in Sand und Geröll (deren Lebensnutzung »damals« noch kaum begonnen haben mochte) einbohrten, so konnten sie das zarte Wimperkleid, vor allem aber die äquatorialen Lokomotionszellen, weder als Körperdecke, noch als Bewegungsapparat gebrauchen. Auch konnten diese nicht allmählich »durch Anpassung« verändert werden, vielmehr mußte jeder Versuch, in den Boden einzudringen, dadurch fehlschlagen, daß diese empfindlichen, hochdifferenzierten (daher nicht anpassungsfähigen) Wimperzellen abgescheuert wurden.

Anders, wenn es solchen Eindringlingen möglich war, das hinderliche und der Zerstörung ausgesetzte Gewebe zu beseitigen und durch ein resistenteres Regenerat (zunächst Narbengewebe) zu ersetzen.

Das Auftreten solcher Möglichkeit können wir uns als eine Art Mutation vorstellen.

Dieser Verlust der großen Äquatorzellen mußte eine ringförmige »Wunde« erzeugen, die vom oberen und unteren Rande her zu schließen war und durch ein nicht so differenziertes, sondern indifferentes (glattes) Epithel geschlossen wurde.

Damit war nicht nur die Zweiteiligkeit zuerst in die definitive Ausbildung hineingebracht, sondern zugleich auch, dem Zusammenwachsen der Wundränder entsprechend, die der Annelidentwicklung eigentümliche zentripetal gerichtete Zellproduktion der Anlagen inaugurirt.

d. Weiterentwicklung: des Äquatorausfalls zur Scheidung zweier Polkeime, der Regeneration zur Cenoplasie.

Übersicht.

Von der einmal geschaffenen Regenerationszone aus, deren beide Ränder vom Äquator aus nach den Polen zu vorzurücken vermochten, indem immer größere Epithelbezirke zumal des sich stetig verlängern den posttrochalen Körperabschnittes der Neubildung anheimfielen (Fig. 16), konnte schließlich das ganze »benthonische« Epithel neu entstehen, für das deshalb noch heute jene terminale und zentripetal gerichtete Bildungsweise in so hohem Maße charakteristisch ist.

Von dem »pelagischen« Epithel der Larve brauchten bei der Me-

tamorphose schließlich nur der obere und untere Pol als Sitz des Regenerationsmaterials und je eines Sinneszentrums¹⁷ erhalten zu bleiben. Über des letzteren Herkunft und Bedeutung, sowie über den spezielleren Ausbau insbesondere des Rumpfkeimes, handelt das nächste Kapitel.

Bei solchem Verlauf der Dinge konnte die Verschiedenheit zwischen dem abgestoßenen Gewebe und seinem Regenerat (durch Anpassungen im Benthos) immer größer werden, bis schließlich aus der ursprünglichen Regeneration (Vernarbung) des abgestoßenen Wimperäquators die Cenoplasie zweier neuartiger Organkomplexe wurde.

Außer dem ontogenetischen Befund spricht folgender Kalkül für die Annahme einer (für die Anneliden) ursprünglichen Zweiteiligkeit und Cenoplasie. (Über die Schwierigkeiten dieser Annahme s. Kap. IV.)

Die Grundverschiedenheit und völlige Unabhängigkeit des benthonischen von dem pelagischen Organismus desselben Individuums,

Fig. 16.

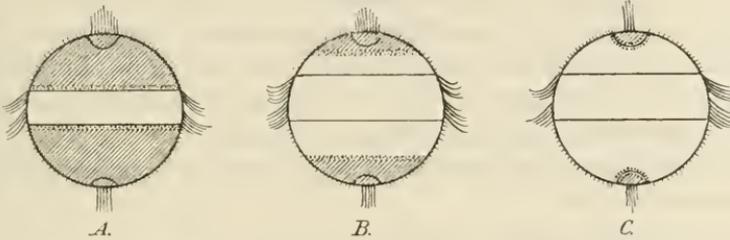


Fig. 16. Schema der möglichen Entstehung zweier Polkeime der Larven aus der ursprünglichen Regeneration (Vernarbung) des abgestoßenen Wimperzellenäquators, beim Übergang von pelagischer zu benthonischer Lebensweise. Weiß: Spezifisch larvales Gewebe; schraffiert: pelagisch-benthonisches Gewebe; punktiert: Regenerations- bzw. Cenoplasiezone, welche spezifisch benthonisches (zunächst Narben-)Gewebe erzeugt.

wie wir sie heute beobachten, wird durch phylogenetisch frühzeitige Annahme solcher Neubildung verständlicher, als wenn wir die benthonischen Neuerwerbungen, die einen so unüberbrückbaren Gegensatz zwischen Annelid- und Bipolariaorganisation schufen, zunächst durch Veränderung pelagischer Organe entstanden denken müßten.

Setzen wir die Reservierung frischen Zellmaterials für die postlarvale Existenz an den Anfang, also vor das Auftreten dieser benthonischen Anpassungen, die wir oben (S. 298) aufgezählt haben, so wurden sie von einem Körper erworben, dessen Material bereits nur

¹⁷ Eine Durchsicht der vorhandenen Trochophora-Arbeiten und besonders -Abbildungen zeigt, wie weit verbreitet neben dem apicalen auch das präanale Wimperorgan (Fig. 3, 18, 19) ist.

benthonischen Zwecken diene, und dessen spezifisch benthonische und von der Larvenorganisation unabhängige Weiterdifferenzierung deshalb weniger unverständlich ist. Natürlich gibt es in der zeitlichen Folge solcher Veränderungen keine Akte und Aktschlüsse: Steigerung der Cenoplasie und Beginn der Annelidorgane greifen ineinander über.

e. Gegensatz der neuen Erfordernisse zu der pelagischen Organisation (einfachste Erfüllung derselben bei *Polygordius*).

Am wenigsten konnten von vornherein die pelagischen Gewebe zur Bildung der neuen Organe verwandt werden, wenn wir die oben aus andern Gründen geschöpfte Annahme aufrecht erhalten, daß die Annelidvorfahren in den Meeresgrund sich einbohrten. Die Turbellarien zeigen uns ja auf der andern Seite, wie die pelagischen Gewebe für das Leben auf dem Grunde beibehalten und wie wenig weit sie fortgebildet werden konnten (im Verhältnis zur Annelidorganisation und was aus dieser hervorging).

Gerade diejenigen Ringelwürmer, in deren Entwicklung wir am schärfsten und reinsten den Gegensatz zwischen pelagischen und benthonischen Geweben ausgeprägt fanden, zeigen nun das Einbohren in den Grund und die dafür nötigen Einrichtungen am klarsten und die letzteren bei weitem am einfachsten ausgeprägt.

Man könnte sagen, die Bilaterien »brauchten« zum aktiven Durchbohren des Sandes:

- 1) eine resistenterere Bekleidung,
- 2) kräftige lokomotorische Muskulatur,
- 3) einen einachsigen runden Körper,
- 4) ein vorn, nicht mehr dorsal gelegenes Sinneszentrum,
- 5) einen vorn gelegenen Mund,
- 6) einen durchgehenden Darmkanal (After) zum Durchpassieren von Sand und Detritus,
- 7) Leibesflüssigkeit und geordnete Längsbahnen für dieselbe, so daß der Vorderkörper beim Einbohren gesteuert und erschlafft werden konnte. (Dieses Erfordernis ist vielleicht mit berufen, einiges Licht auf die so folgenschwere Aufquellung, Ordnung und Verbindung der Gonadenfollikel der Urbilaterien zu »Cölomsäcken« zu werfen.)

In fast schematischer, einfachster Weise sind diese Bedingungen bei den *Polygordien* erfüllt, bei denen ein ruckweises Vor- und Rückwärtsströmen der Cöloflüssigkeit anlässlich der Bohrbewegungen besonders auffällt. — Auch ganz abgesehen von der Entwicklung, läßt sich übrigens die außerordentlich auffallende Primitivität dieser Tiere nur als ursprünglich verstehen, kein noch so schwacher Hinweis findet sich, daß wir es in ihnen mit rückgebildeten Borstenwürmern zu tun hätten. Keiner

ihrer »einfachen« Charaktere (einfacher Kopflappen, homonome sämtlich sexuelle Rumpsegmente, einfachste Nephridien ohne sexuelle Differenzierung, ungegliedertes, dem Epithel angehöriges Bauchmark, völliges Fehlen von Parapodien oder Borsten, wodurch der Körper nur erst innerlich gegliedert erscheint usw.) zeigt in Entwicklung und Ausbildung eine Spur von Rudimentärsein. Ehe nicht anders lautende Befunde gemacht sind — was bei unsrer genauen Kenntnis gerade dieser Ontogenese wohl ausgeschlossen ist — erscheint es deshalb unzulässig, diese »Archanneliden« als Rückbildungen beiseite zu schieben. Nur darüber läßt sich natürlich diskutieren, ob und wie die Borstenwürmer von diesen altertümlichen Formen abzuleiten seien. Bei der oben (S. 277f.) skizzierten prinzipiellen Gleichheit der *Polygordius*- und der Polyhätenentwicklung ist jedenfalls eine solche Ableitung nach wie vor zulässig und nahe liegend. Nachdem die ersten Anneliden durch das Einbohren die wertvolle Errungenschaft eines langen, runden und (von innen her!) gegliederten Rumpfes gemacht hatten, konnten sie leicht das bloße Detritus-Fressen aufgeben und eine frei kriechende oder schwimmende (räuberische) Lebensweise annehmen, die zu reicher äußerer Gliederung Anlaß wurde. Solche Borstenwürmer konnten dann von neuem Sandbewohner werden oder Röhrenbauer usw.

Wir sahen also, daß die Wurzel der Annelidenorganisation gerade in ihrer Zweiteiligkeit, ihrer cenoplastischen Entstehung aus zwei getrennten Anlagen gesucht werden kann, die, wie oben gezeigt wurde, allen direkten Ableitungen der Gliederwürmer von einheitlichen Geschöpfen gleicherweise im Wege steht; ferner, daß diese Zweiteiligkeit als Folge des Wimperäquatorausfalles erscheint, der eine neue Lebensweise erheischte. Die zahlreichen Neubildungen des Annelidenkörpers konnten endlich als eine Folgeerscheinung der Integritätsherstellung (Regeneration) nach jenem Ausfall bezeichnet werden, wenn auch nur insofern, als ihrem Erwerb durch jenen Anfang zur Cenoplasie die Wege geebnet werden, ein frisches »anpassungsfähiges« Material für sie bereit gestellt war. Im übrigen müssen sie natürlich nach den Gesetzen erworben sein, die für Anpassungserscheinungen überhaupt gelten. Sie sollen uns im einzelnen nicht beschäftigen.

Nur die beiden allgemeinen, aus der Ontogenese der einfachsten Anneliden hier abgeleiteten Faktoren Zweiteiligkeit der Anlage (Abschn. III) und Cenoplasie (Abschn. IV) sind noch des näheren zu diskutieren, in deren »Ursprünglichkeit« wir einen Schlüssel zur Entstehung der Anneliden suchen.

Man trägt im allgemeinen Bedenken, eine solche katastrophale und dabei verschwenderische Erscheinung, wie sie in der Cenoplasie der Anneliden vorliegt, für etwas »Ursprüngliches« zu halten und ist eher geneigt, sie als hier und da auftretende Neuerwerbung des fertigen Typs gelten zu lassen. Das geschieht aus einer gewissen Schen¹⁸,

¹⁸ Die schon von Kleinenberg (*Lopalarhynchus*-Entw.) angemerkt wurde, als er seine bekannte Substitutionslehre aufstellte. »Substitution« ist eine seltene Unterart von diskontinuierlicher Organogenese. Sie bezeichnet die Ablösung eines Organs

diskontinuierliche Prozesse, die aus dem Rahmen der uns vertrauten Formbildung (insbes. der Vertebraten) herausfallen, an eine sozusagen verantwortliche Stelle zu rücken, eher möchte man derartiges als End- und Irrwege der Entwicklung gelten lassen. Ohne Recht. Wenn wir sehen, wie die Natur, sobald ein Tier zweierlei Lebensweisen nacheinander hat, heute in zahllosen Fällen zu Stoffvergeudung und Katastrophen greift, um für die zweite Lebensweise frisches und anpassungsfähiges Material zu sichern (Echinodermen, Nemertinen, Trematoden, Prosopygier, Anneliden, Mollusken usw.¹⁹), so liegt kein Grund vor, derartige Prozesse für die Vergangenheit abzuweisen, sobald die Tatsachen auf ihr frühes Auftreten hinweisen. Und Sand und Geröll stellten an ein Wimpergeschöpf, das in sie einzudringen versuchte »damals« genau dieselben Anforderungen, wie jetzt.

Die Tatsachen der Ontogenie aber geben jedenfalls kein Kriterium, die Cenoplasie innerhalb der Anneliden als etwas ganz Sekundäres zu betrachten, wie das bisher geschieht, im Gegenteil: Diese Bildungsart ist nicht nur bei den Anneliden weit verbreitet, sondern sie ist auch am tiefgreifendsten gerade bei den einfachsten unter ihnen ausgebildet.

Was nun zunächst die zweiteilige Anlage betrifft, so haben wir noch nicht die Frage nach der Herkunft jener charakteristischen Polorgane berührt, um welche die beiden Keime sich konzentrieren konnten.

durch eine Neubildung fremder Herkunft, die nur die gleiche Funktion übernimmt. »Das ursprüngliche Organ erfährt keine fortschreitende Umbildung, sondern geht zugrunde, während neben ihm eine Neubildung entsteht und an seine Stelle tritt« die »sich in keiner Weise morphologisch von dem vorhergehenden ableiten läßt«. Das ist sehr selten (Hirnbildung bei Nemertinen²), während die Erneuerung eines Organs von innen heraus, aus früh reserviertem Material derselben Organanlage, — woran Kleinenberg auch, aber sehr in zweiter Linie gedacht hat — sehr häufig ist. Bekanntlich ging Kleinenberg von der irrigen Ansicht aus, daß das primäre »Medusen«-Ringnervensystem der Trochophora von seiten neugebildeter, peripherer Sinneszentren abgelöst würde. In Wirklichkeit wird nur ein solches Zentrum (Präanalorgan) mit dem alten, aber in sich erneuten Apicalorgan in Verbindung gesetzt. — Trotzdem wird der Leser bemerkt haben, was ich (da es mir unbewußt blieb) leider nur noch an dieser Stelle zum Ausdruck bringen kann: daß nämlich in dem hier Dargelegten ein Gedankenkern Kleinenbergs, wie er selbst voraus sah »sich im natürlichen Geschehen wiederfindet« — so sehr auch die Grundlagen und die Ausgestaltung dieses Gedankens — Bedeutung der Materialablösung für die Entstehung benthonischer Bilaterien aus pelagischen Radiaten — und die Wege zu seiner Konzeption bei Kleinenberg und mir verschieden sein mögen.

¹⁹ Es muß einstweilen ganz davon abgesehen werden, die Cenoplasie der Nichtanneliden mit dem hier Behandelten in Beziehung zu setzen. Das Material an sicheren Tatsachen ist zu gering, um sich schon an eine Beurteilung der ungemün schwierigen Frage heranzuwagen, inwieweit die vielen Fälle von Cenoplasie auf gemeinsame Wurzel zurückgeführt werden können, und inwieweit selbständige Erwerbung (z. B. durch Parasitismus, Wirtswechsel bedingt) vorliegt.

Für den oberen (alten) Sinnespol bedarf das ja keiner Erörterung mehr, um so mehr aber für das untere Wimperorgan, das durch Ausbildung seines Nervenzentrums die Grundlage für eine selbständige Rumpfbildung werden konnte.

III. Entstehung des Analpoles, Polorgans und Rumpfkeimes. Näheres.

Zuerst drängt sich die Frage auf: Wie verhält sich der untere Pol der Trochophora mit seinem Polorgan und After zum Bau der *Bipolaria*, wie wir ihn aus Ctenophoren und achtstrahlig zweipoligen Cnidariern abgeleitet haben.

Wir werden in diesem Punkt von dem Prinzip, die aus Beobachtungsfakten und Zweckmäßigkeitsgründen konstruierten historischen Formen und Vorgänge so allgemein, so detailliert wie möglich uns vorzustellen, etwas abweichen müssen. Doch haben wir auch hier uns gegenwärtig zu halten, daß die abgeleitete Einzelreihe von Formumwandlungen in der Vergangenheit einer verwickelten Fülle von Gestaltungen, von zahlreichen nebeneinander verlaufenden Entwicklungsbahnen entspricht, und daß in unsern Tatsachendokumenten im günstigsten Fall Andeutungen vorliegen, die auf einige Gemeinsamkeiten, auf einige erfolgreiche Steigerungen innerhalb jenes Formenkreises hinweisen.

Insbesondere der Begriff »Das Urbilaterium« muß in Wirklichkeit eine ganze Welt von Organismen umfaßt haben, deren Leben sich — das haben wir Grund vorzusetzen — zwischen Plankton und Meeresgrund abspielte.

Wenn nun aber wirklich das Gemeinsame dieser Epoche in der Tendenz pelagisch-radiärer Tierformen bestand: ein Leben auf und im Meeresgrund zu erwerben, so liegt in der direkten Abhängigkeit der morphologischen von so einschneidenden biologischen Veränderungen eine nicht geringe Erleichterung für unser Bestreben, jene Andeutungen in den großen Zügen richtig auszulegen. Denn die Wirkungsweise eines solchen Lebenswechswels können wir auch heute gut genug beurteilen, um damit wichtige Kriterien für die Einschätzung der verschiedenen ontogenetischen usw. Erscheinungen zu besitzen.

Für alle Versuche aber, die relativ wenigen aus jenen Zeiten bis in die Gegenwart weiter entwickelten Typen zeitlich und verwandtschaftlich des näheren zu rangieren (»Stammäume«!), muß uns diese Überlegung zur äußersten Zurückhaltung mahnen; ja vielleicht können phylogenetische Untersuchungen überhaupt nur dann als möglicherweise fruchtbar bezeichnet werden, wenn zwischen den auf ihre gegenseitige Stellung geprüften Tierformen derart einschneidende biologische Veränderungen eingetreten sein müssen, die nun als Kriterien der an sich vieldeutigen Entwicklungs- und Organisationsmerkmale benutzt werden können. In den bei weitem meisten Fällen fehlt es daran, und deshalb ist es fast unmöglich z. B. über die Verwandtschaft der Turbellarien-Nemertinen, der Ctenophoren-Rotatorien usw. etwas näheres auszumachen.

Ehe wir — nachdem wir dergestalt Resignation und Mut gleichzeitig geschöpft haben — dazu übergehen, die folgenreiche Erwerbung eines unteren Sinnespoles durch die ersten Bilateralen zu erörtern, seien die Wandlungen, welche dieselben bis zu diesem Punkt durchzumachen hatten, kurz rekapituliert.

Wir gingen aus von der radiär-bilateralen »*Bipolaria*«, die weiter nichts ist als die Verkörperung eines wirklich bei einer Reihe pelagischer achtstrahliger Organismen wiederkehrenden Eigenschaftenskomplexes.

Wir sahen diese Cölenteratenform (durch Ausprägung eines äquatorialen Wimperapparates, Verlust resp. Veränderung der beiden »Schwebtentakel« und Zentrierung des Nervensystems in der aboralen Polscheibe) auf eine höhere Stufe gehoben und hatten darin eine Inkarnation der spezielleren Organisationsgemeinschaft Ctenophoren-Trochophoren vor uns.

Wir stellten uns Bipolarien dieses Typus vor, wie sie in ihrem zweiten Lebensabschnitt ctenoplanaartig den Boden berührten und durch Abplattung und Verlängerung zu (afterlosen, bewimperten) »Urbilaterien« wurden, als Larven aber auf dem pelagischen Stadium blieben.

Endlich versuchten wir das Rätsel, welches die zweiteilige-terminale Anlage der Anneliden darbietet (zusammen mit dem unvermittelten Auftreten völlig neuartiger Organe neben dem pelagischen Larvengewebe), dadurch aufzuhellen, daß wir die Entstehung der Zweiteiligkeit und die dadurch eingeleitete Unabhängigkeit der definitiven Anlage von den larvalen Organen (Cenoplasie) an die Wurzel des Annelidenstammes, an die Wegscheide Turbellarien-Anneliden setzten.

a. Bipolaria, After und unteres Polorgan.

Der untere Pol der Bipolaria wird vom Urmund eingenommen, so wie ihn bei den heutigen Ctenophoren der schlitzartige Eingang in den ektodermalen Schlund bildet. Bei den Trochophoren sehen wir

Fig. 17.

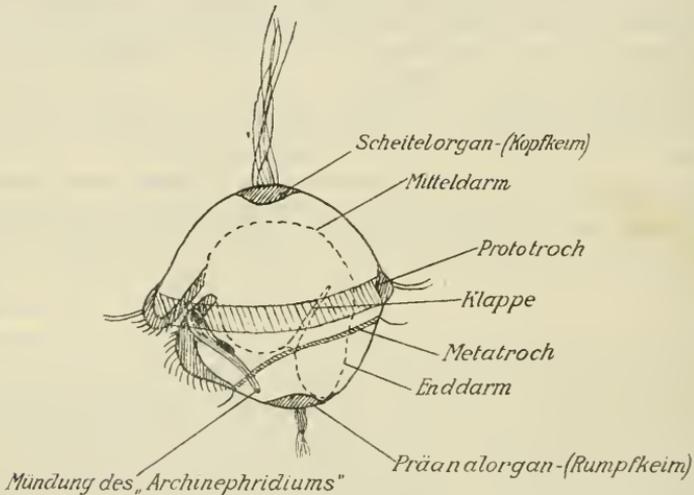


Fig. 17. Junge *Polygordius*-Larve mit oben und unten gleichem Polorgan.

dagegen am unteren Pol das Präanalorgan und — statt des Urmundes — je eine Darmöffnung vor und hinter demselben, wobei der Mund weit zum Äquator hinaufgerückt erscheint (Fig. 17—19).

Wir finden nun in den Entwicklungsatsachen zwei Möglichkeiten, uns das Verhältnis von Urmund, Mund, After und Rumpfkeim vorzustellen.

1. Entstehung des Polorgans hinter dem Urmund?

Entweder: zuerst rückte der Urmund vom unteren Pol nach vorn aufwärts, darauf entstand an der Stelle des Mundpoles ein Wimperorgan als Grundlage der Rumpfanlage, und endlich wurde hinter bzw. in dieser eine neue Darmöffnung, der After, gebildet. Das ist die

scheinbar nächstliegende und der gebräuchlichen Anschauung entsprechende Vorstellung, die auch in dem Auftreten terminaler Wimperbüschel bei einigen Turbellarienlarven eine Stütze findet.

Wir wollen ganz davon absehen, die Aterlosigkeit der Turbellarien im Anschluß an Caldwell, Hubrecht, u. a. als sekundär zu verdächtigen. Doch steht dieser Auffassung, deren Möglichkeit zuzugeben ist, außer der gleich zu schildernden *Polygordius*-Gastrulation u. a. entgegen, daß jene Verschiebung des ganzen unteren Poles, die doch einer »Knickung der Hauptachse« (Hatschek²⁰) gleich

Fig. 18.

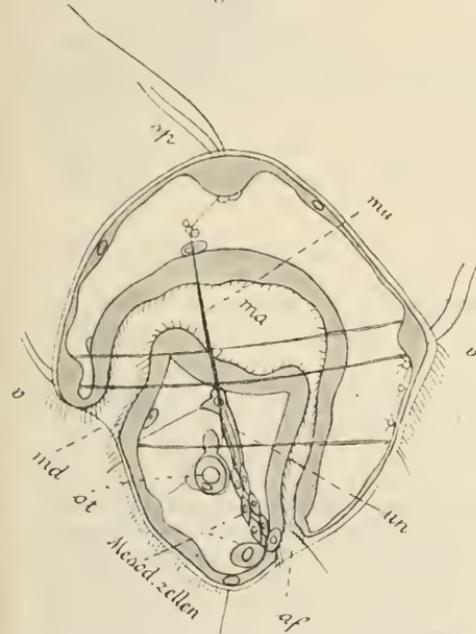


Fig. 18. *Eupomatus*-Larve nach Hatschek (aus Meisenheimer l. c. Fig. 18). Am unteren Pol das Präanalorgan mit einer einzelnen starren Borste, zwischen ihm und dem Mund die »Bauchwimperfläche« (»Neurotrochoid«).

Fig. 19.

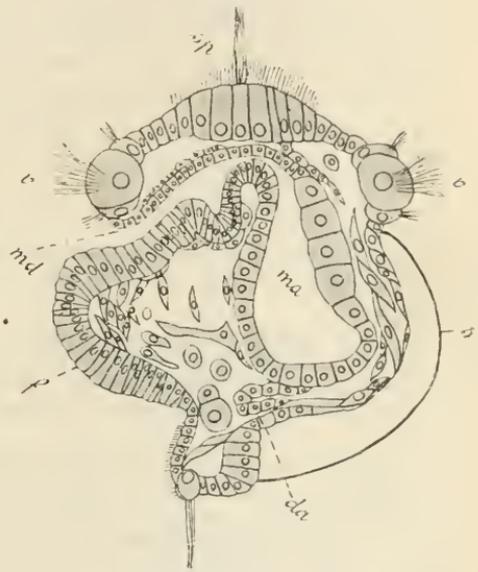


Fig. 19. *Patella*-Larve nach Patten (aus Meisenheimer, Fig. 16). Am unteren Pol kräftiger Wimpertrichter.

kommt, auch in der Anordnung der Meridionalorgane, insbesondere der Radiärnerven, irgendwie zum Ausdruck kommen mußte. Aber auch bei der typischen Trochophora sind die letzteren genau interpolare orientiert (vgl. Fig. 6A), wobei ein Paar den unteren Pol erreicht und sich hier zu einem meridionalen Ring verbindet. Dieser Ring erreicht allerdings später den hinteren Mundrand (als Schlundkom-

²⁰ H. selbst (Lehrbuch S. 320) stellt die Hypothese auf, der axiale Urmund könne ohne jede Alterierung der Meridiane vom Pol zum Äquator gewandert sein.

missur), aber nur dadurch, daß die gesamte ventrale Larvenfläche (zwischen Rumpfkeim und Mund) in Wegfall kommt, sei es durch Abstoßung bei der Metamorphose, oder durch allmähliche Verdrängung und Resorption, oder endlich durch Nichtmehrausbildung (z. B. *Capitella* Fig. 5).

2. Entstehung am Ort einer Urmundeinschnürung und -schließung?

Eine andre, ziemlich überraschende Lösung der Frage läßt sich aus der Analyse der *Polygordius*-Gastrulation und -Rumpfkeimbildung entnehmen.

Wenn wir, der Ursprünglichkeit der andern *Polygordius*-Charaktere folgend, auch in diesen Vorgängen historische Reminiszenzen suchen wollen, so würde mit den Bipolaria-Radien auch ihr unterer Pol unverrückt geblieben sein, indem das Polwimperorgan geradezu die Mitte des (hier geschlossenen) Urmundes okkupierte.

Der ontogenetische Verlauf ist, kurz skizziert, folgender (vgl. Prakt. Anal. d. Pol-Entw. I. S. 390):

Es entsteht zunächst ein schlitzförmiger Blastoporus, welcher die Anlagen des gesamten Darmkanals, vom Munde bis zum After, der Länge nach umschließt (Fig. 20 a).

Die seitlichen Schlitzränder nähern und vereinigen sich sodann in der Mitte, so daß der Blastoporus in eine vordere (Prostoma) und eine hintere Öffnung (»Ur-after«) zerlegt wird. (Letzterer schließt sich vorübergehend, bricht aber bald an demselben Punkt, wo er sich schloß [hinterer Winkel des Blastoporus, bei 4 d], wieder durch.)

Dicht neben dem eigentlichen, inneren (entodermalen) Blastoporus erhebt sich jederseits ein Längswulst von Zellen, die sich vorn und hinten zu einem äußeren Rahmen verbinden und eine Art Atrium umschließen (Fig. 20 a, schräg schraffiert), dessen Boden von den Blastoporusrandzellen gebildet wird (Fig. 20 b).

Auch die Seitenzellen des Atriumrandes streben in der Mitte zusammen, so daß auch diese Öffnung zunächst Sanduhrform gewinnt, dann in zwei Teile zerlegt wird, welche jenen des Blastoporus entsprechen (Fig. 21).

Die vordere Öffnung bleibt als Schlundanlage in dauernder Verbindung mit dem in die Tiefe gerückten Prostoma (Mageneingang), die hintere dagegen wird alsbald von den sie rings umgebenden Rumpfkeimzellen geschlossen (Fig. 22).

So wird über dem kaum ventral geschlossenen Darmrohr die ventrale Larvenwand hergestellt, und zwar aus denjenigen Zellbezirken der Blastula, die unmittelbar rechts und links neben der Darmanlage (»Entodermplatte« der Aut.) gelegen sind (vgl. Fig. 6 u. 7 der »Pr. Anal.«). Das Darmrohr hebt sich dann sogleich von dieser Leibeswand ab, indem es nur am vorderen (Prostoma) und hinteren Ende (bei 4 d Afterdurchbruchstelle) mit ihr in festem Zusammenhang bleibt.

Jene seitlichen Zellkolonnen, die wir hier als »Atrium«-Ränder bezeichnet haben, bestehen ihrem Schicksal nach aus 2 Portionen, die vorderen Zellen verschmelzen zum ventralen Teil des Schlundes und zu einer umfangreichen »Unterlippe« (Labium der Fig. 20 u. 21); die hinteren Zellen dagegen — jenen nächstverwandt! — verbinden sich mit einigen hinter dem Blastoporus entstandenen Zellen zum präanaln Rumpfkeim. Eine der seitlichen Zellen wird zum Mittelpunkt desselben und bildet ein kräftiges Wimperbüschel aus (Fig. 22).

Fig. 20 a.

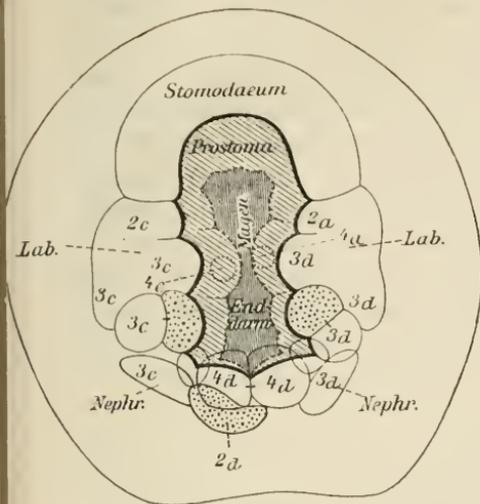


Fig. 20 b.

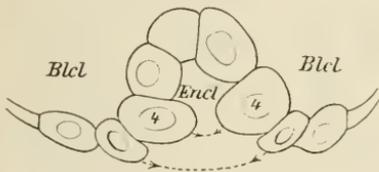


Fig. 20 a. Gastrula von *Polygordius*, von unten. Blastoporus punktiert. Urdarmhöhle senkrecht schraffiert. Die schwarze Kontur »äußerer Blastoporus« umschließt das »Atrium« (schrägschraffiert). Einige Regionen des Mosaiks sind bezeichnet. *Lab.*, Anlage der Unterlippe; *Neph.*, der zweizelligen »Archinephridien«. Für Näheres vgl. das Deckblatt Taf. 22 Fig. 6 b der »Prakt. Anal.« Vom Rumpfkeim sind die am meisten dorsale Zelle 2 d (2.2.2) und die lateralen Zellen punktiert.

Fig. 20 b. Gastrula von *Polygordius* im optischen Frontalschnitt; die beiden Pfeillinien bezeichnen den bevorstehenden Schluß des »inneren« (Darmventralfläche) und des »äußerer Blastoporus« (Leibeswand).

Fig. 21. Etwas älteres Stadium, der Darm ist bereits geschlossen (die Darmnahtlinie durch punktierte Doppelkontur bezeichnet), die Leibeswand ist nur erst im Bereich der Unterlippe geschlossen.

Fig. 22. Weiteres Stadium: junge Trochophora (= Fig. 17!). Die Leibeswand ist geschlossen (»Nahtlinie« schwarz.) Die Rumpfkeimzellen haben sich vereinigt, der Wimperschopf ist gebildet, die Nephridien sind ins Blastocöl eingerückt. Der After ist im Begriff, sich (wieder) zu öffnen.

Fig. 21.

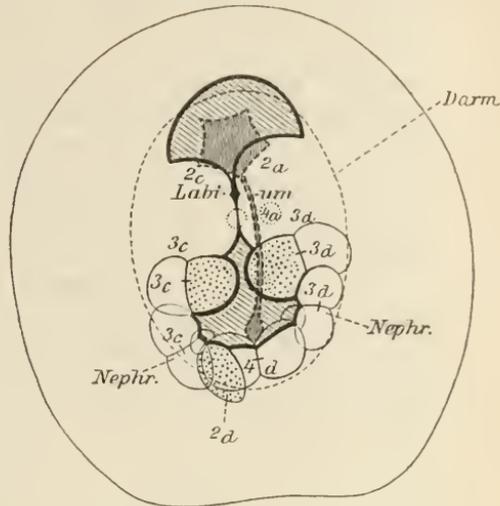
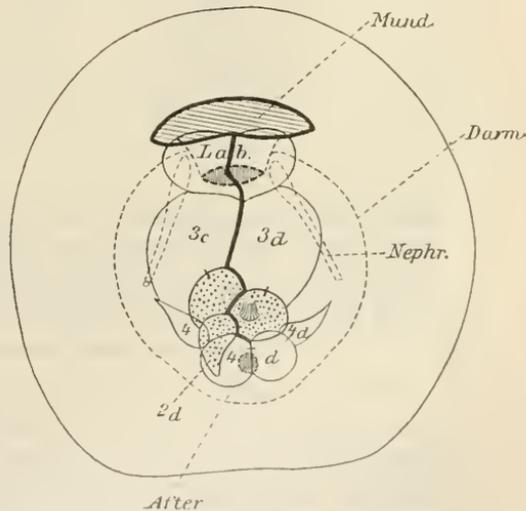


Fig. 22.



Wenn wir nun versuchen wollen, diese hier sehr gedrängt rekapitulierten Verhältnisse »historisch« als zweckdienliche Erwerbungen zu deuten, so müssen wir die einzelnen Zellen als Repräsentanten früherer Körperregionen gelten lassen und uns vergegenwärtigen, daß die Ausbildung dieser Bezirke — wie in mancher Ontogenesis — auf sehr frühe Stadien der Entwicklung zusammengeschoben wurde, so daß Charaktere, die ursprünglich vom ausgebildeten Tier (niederer Stufe) erworben wurden, nunmehr schon im Anschluß an Furchung und Gastrulation (des höheren Geschöpfes) rekapituliert werden.

Unter dieser Voraussetzung würde die abgeplattete, aber dabei deutlich bipolar achtstrahlige Larve mit ihrem inneren (entodermalen) und äußeren (ektodermalen) Urdarmschlitz recht wohl auf eine kriechende, ctenophorenartige Bipolaria bezogen werden können.

Fig. 23.

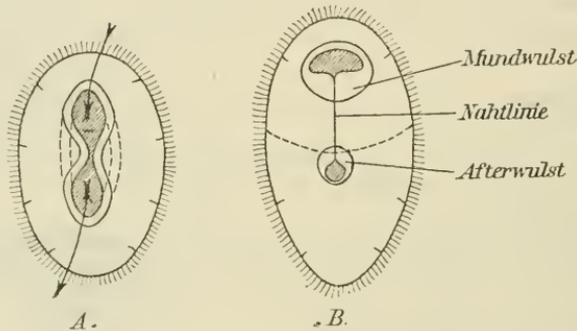


Fig. 23. Schema der möglichen Entstehung von Mund, After und Präanalorgan bei einem kriechenden Urbilaterium, von der Ventralseite. *A*, die Pfeile bezeichnen die der Vorwärtsbewegung entgegengesetzte Richtung des Nahrungstromes; die ursprüngliche Urmundform ist punktiert. Am Rande sind die nervösen Radien angedeutet. *B*, Weiteres Stadium, die punktierte Linie bezeichnet die Vereinigung der seitlichen Meridiannerven im unteren Pol (Präanalorgan).

Die anfängliche Sanduhrform und schließliche Zerlegung des Urmundes in einen »vorderen« und »hinteren« Abschnitt war zweckmäßig, sobald das Tier in der Richtung des Mundschlitzes vorwärts zu kriechen pflegte und die Nahrung deshalb im vorderen Teil des Urmundes zu-, im hinteren Abschnitt abfließen mußte (Fig. 23 *A*).

Die Loslösung des Darmschlauches von der äußeren Verschlussfläche (Leibeswand) fände ihr Motiv zwanglos in dem Nutzen einer Darmverlängerung, die bei solcher Entstehung und der daraus folgenden Fixierung der beiden Enden nur durch Abkrümmung des Darmkanals von seiner Unterlage zu erreichen war.

Mund und After wären dann beide auf den Urmund zurückzuführen, Stomodäum und das (bei *Polygordius* nicht ausgeprägte)

Proktodäum würden als Homologa des ektodermalen Ctenophoren-Schlundes zu begreifen sein, dessen Vorläufer bereits der Bipolaria zuzuschreiben wäre.

Die durch Verlötung des Urmund- oder Schlundschlitzes gewonnene Ventralfläche begrenzt vorn den Mund, hinten den After mit je einem flimmernden Zellwulst, Überreste des jedenfalls kräftig bewimperten Schlundrandwulstes der Bipolaria (Fig. 23 B). Zwischen ihnen erstreckte sich in der medianen »Nahtlinie« ein Wimperstreif, der charakteristischerweise bei sehr vielen Trochophoren als »Neurotrochoid« (Eisig) rekapituliert wird (Fig. 5, 18 u. 19). Die beiden Enden der Nahtlinie rückten in dem Maß auseinander, als der Mund nach vorn, der After nach hinten verschoben wurde. Besonders das erstere, weit weniger das letztere, war für das kriechende Geschöpf von Bedeutung.

So die ausgebildete benthonische Form; wir dürfen aber nicht aus den Augen lassen, daß dieses Tier nach wie vor den ersten Teil seines Lebens als bipolaria-artige Larve pelagisch verbrachte. Es leuchtet nun ein, daß die einmal erworbene Darmverbesserung allmählich auch auf dieses Larvenstadium übernommen wurde.

Dabei entstand eine sphärische Bipolaria, deren unterer Pol nicht mehr wie der einer Rippenqualle von der Schlundöffnung, sondern von dem Wimperepithel der Schlitznaht eingenommen wurde.

Für die Gruppierung von Mund, After und Pol mußten einerseits die Topographie der Imago, andererseits die statischen und sonstigen Erfordernisse der Planktonlarve maßgebend sein. Wir verstehen sehr wohl, daß der Mund auch bei der Larve nunmehr vorn liegt, wo er sich im Bereich der in den Dienst der Nahrungszufuhr zu ziehenden Wimperkränze beliebig in der Quere ausdehnen konnte (Fig. 6 A ist in bezug auf die Mundbreite noch geschmeichelt).

Ebenso plausibel ist, daß der After mit seinem Analwulst die zentrale Lage am oder besser hinter dem unteren Pol beibehielt. Ihm nützte die Annäherung an die Trochregion nichts, statische Zweckmäßigkeit sprach zudem dagegen.

So blieb der After am unteren Pol der Larve und wurde damit dem später hier lokalisierten Rumpfkeim benachbart. Die Rumpfanlage konnte dann schon bei ihrer latenten Entwicklung in der Larve den After umschließen, so daß dieser bei der Metamorphose ohne Funktionsunterbrechung in den benthonischen Organismus übergang.

Der Mund andererseits, von Kopf- und Rumpfkeim gleichweit entfernt, mußte selbständig das neue und — zumal nachdem er sich pelagisch so weitgehend spezialisiert hatte — ganz andersartige definitive Stomodäum produzieren. Diese Cenoplasie findet sich übrigens, nach Lang, auch bei marinen Turbellarien; bei der starken Verschiedenheit der Ansprüche, die im Plankton und im Grunde gerade an eine Mundöffnung gestellt werden, kann auch sie als für die Anneliden ursprünglich angesprochen werden.

Für die Frage endlich, wann die ontogenetische Erneuerung des resorbie-

renden Darmes zuerst aufgetreten ist, läßt sich einstweilen nur auf ihr Vorkommen (diffuse Cenoplasie) bei *Polygordius* und einigen andern Anneliden (S. 282) hinweisen und darauf, daß auch dieser Vorgang zweckmäßig sein mußte, sobald ein Organismus von planktonischer Ernährung (Einstrudelung feinsten organischer Teile) zur Aufnahme von Sand und Detritus überging. Die Erneuerung findet statt von seiten der derberen »Amöbenzellen« (Phagocyten) des Larvendarmes; — es ist interessant, daß solche auch bei Cnidariern und Ctenophoren häufig neben den zarteren Darmwimperzellen sich finden (Metschnikoff, Embryol. Studien an Medusen S. 153).

Am meisten interessiert uns von der frühen Ontogenese der Archanneliden die Entstehung des Rumpffeimes, die uns vielleicht einige Fingerzeige für die Geschichte dieser wichtigsten Bildung im Formenkreis der Trochophora-Tiere zu geben vermag.

Wir haben dabei — schon das ist ein Ergebnis dieser Beobachtungen — scharf zwischen der Herkunft des polaren Wimperorgans als dem Primären und derjenigen der Anlagezellen des Rumpfes als dem Sekundären zu unterscheiden.

Das erstere entsteht im Bereich der soeben besprochenen ventralen »Nahtlinie«. Welhalb aber gerade an deren hinterem Ende, auf dem Präanalwulst am unteren Pol der Larve?

Man kann sagen, daß diese Stelle schon durch ihre (genau dem Scheitelwimperschopf entsprechende) exponierte, axiale Lage für ein solches Organ, das durch Innervierung irgendeiner Wimperzelle so leicht geschaffen werden konnte, geradezu prädestiniert war, zumal es hier nicht nur als Orientierungs- (und Steuer-?)Apparat im Planktonleben, sondern zumal beim Niederlassen auf den Boden (»Auswahl« geeigneten Terrains, Auslösung der Metamorphoseprozesse) wichtig werden konnte.

Die nötige Innervierung aber konnte am leichtesten am Pol der Larve geschehen. Durch den Verschluß des axialen Mundes in der Medianlinie war den seitlichen Radiärnerven die Möglichkeit gegeben, sich ventral zu vereinigen. Indem nun aber die Verschlußlinie sich nach vorn verlängerte, blieb nur ihr hinterer präanaler (polarer) Abschnitt in der Medianebene der seitlichen Radiärnerven (Fig. 23 B). Daß diese also auch in Wirklichkeit bei der Trochophora gerade hier im Pol zusammenlaufen (Fig. 6 A), kann uns nicht weiter überraschen.

Über die genauere Reihenfolge in allen diesen Gestaltungen und Umgestaltungen läßt sich natürlich wiederum nichts Näheres ausmachen. Jedenfalls wurde aber dieses Sinnesorgan der untere Mittelpunkt eines meridionalen Nervenringes, dessen oberes Zentrum im Apicalorgan gelegen war. Zu einer wirklichen Gleichheit fehlte dann nur noch die Ansammlung von Ganglienzellen am unteren Pol, wie sie ja in dem diffusen Epithelialplexus dieser Formen überall zur Verfügung standen.

Damit würde die erste Grundlage des späteren Rumpfkeimes, ein polares Sinnesorgan mit einem Nervenzentrum, gewonnen sein.

b. Entstehung des Rumpfkeimes.

Wir können annehmen, daß diese Sachlage geschaffen war, ehe jene gewaltsame Veränderung eintrat, zu deren Postulierung die Erörterungen des vorigen Kapitels geführt hatten, ehe also die Zweitteiligkeit der benthorischen Anlage durch Verlust des Larvenäquators etabliert wurde.

Dieser Epithelausfall wäre kaum möglich gewesen, wenn nicht die untere Larvenhälfte durch ihr eignes Nervenzentrum von der oberen bereits einigermaßen unabhängig war.

Auch die sonst allzu auffällige Parallelität in der Anlage des oberen und des unteren Keims läßt sich so leichter verstehen. Wie der obere Neubildungsherd, wenn möglichst viel pelagische Gewebe ausgeschaltet werden sollten, sich nur auf das topographische und physiologische Zentrum der oberen Hemisphäre konzentrieren konnte, so war nun auch der unteren Anlage der Mittelpunkt gegeben. Außerdem dürften auch hier statische Ursachen mitgewirkt haben.

1. Wie erfolgte die Konzentration der Neubildungsherde und überhaupt die Trennung der larvalen von den imaginalen Geweben und Anlagen?

Ursprünglich wurden alle Zellen der Bipolaria, wenn sie den Boden berührte, mit benthonisch. Fand dabei eine Veränderung der Organe und Gewebe statt, so mußten die Zellen selbst umgebildet, »umgeprägt« werden (»Metaplasie«). Wenn ein Teil der Zellen dabei geopfert wurde, so fand ein Ersatz, eine Regeneration von der Nachbarschaft aus statt.

Gingen hochdifferenzierte Zellen verloren, wie die Lokomotionswimperzellen des Äquators, so wurden sie nicht in gleicher Art, sondern als glattes, indifferentes »Narbengewebe« regeneriert, das in diesem Fall dem Tier bei seiner Einwanderung in den Grund sehr zustatten kam und daher als solches zugleich mit dem jedesmaligen Abwerfen der Cilienzellen erblich fixiert wurde. Im Lauf der Zeit konnte dieses — bereits ausschließlich benthonische — Gewebe als solches weitere Festigung oder sonstige Anpassung erfahren; nunmehr aber wird seine jedesmalige Bildung zwar nahe am Rand der abzuwerfenden Äquatorzone, aber nicht mehr aus gewöhnlichen Epithelzellen der Larve vor sich gegangen sein, sondern aus für diesen Zweck reservierten Zellen, solchen also, die nicht mehr als pelagisches Flimmerepithel aktiv wurden.

Weil nun das Produkt dieser Reservezellen, die glatte und feste Haut, im Benthos besser zu gebrauchen war, als das zartere Larven-

epithel, so konnten diese Reservate und ihr Erzeugnis an Umfang zunehmen, wobei immer mehr Zellen in der Metamorphose beseitigt und vorteilhaft ersetzt wurden. Der jedesmal abgestoßene Zellgürtel wuchs also an Breite von Generation zu Generation, bis schließlich die beiden Pole erreicht waren.

Für die Reservatgewebe war dabei zweierlei erforderlich. Einmal mußten sie ihren Platz stets an den beiden Rändern des abzuwerfenden Gürtels behalten, also mit diesen endlich an die Pole gelangen, anderseits hatten sie die neuen Epithelien schon während des Larvenlebens latent anzulegen, sonst würde, wenn im Augenblick der Metamorphose die »Wundränder« verschmolzen, eine arge Unterbrechung der Ernährung und Bewegung, ein Wiederbeginn der Embryonalexistenz schließlich die Folge gewesen sein.

Endlich wurden diese latenten Imagoanlagen an den beiden Polen der Larve gebildet, so daß sie bei Beginn des benthonischen

Fig. 24.

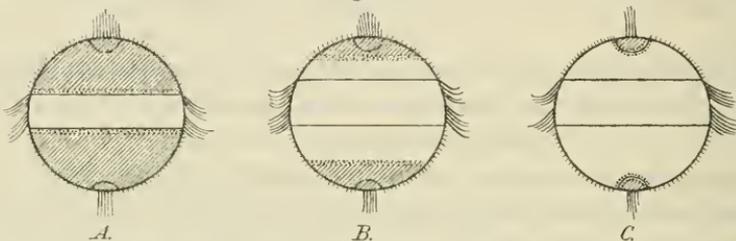


Fig. 24. Schema der möglichen Konzentration der Polkeime. S. Fig. 16.

Lebens sich unter Abstoßung (oder nach allmählicher Verdrängung und Resorption) des gesamten Larvenepithels vereinigen konnten, wobei von der Larve nur noch die Polsinnesorgane, außerdem der sich selbständig erneuernde Mund und Darm und im Rumpfkeim der After in die Imago übernommen wurden.

2. Der primäre und sekundäre Bestandteil des heutigen Rumpf- (und Kopf)keimes.

Am unteren wie am oberen Pol vereinigte sich also die Reservatanlage mit dem Polorgan und seinem Nervenzentrum zu einem einheitlichen Komplex.

Wir müssen daher auch am Rumpfkeim scharf unterscheiden zwischen dem primären Bestandteil, dem Sinnesorgan (lateraler Herkunft) und dem sekundären, der eigentlichen Rumpfanlage²¹,

²¹ Der Rumpfkeim enthält ektodermale und mesodermale Anlagen.

Ihre Trennung erfolgt bei *Polygordius* erst, nachdem die Rumpfkeimelemente sich zu einer zellreichen präanaln Plaque aufgeteilt haben, aus welcher zunächst

welche in der Hauptsache dorsal, d. h. hinter dem Urmund und ursprünglichen After, entsteht (Somatoblast), zum Teil aber in denselben lateral-ventralen Zellen, welche zunächst das Sinnesorgan produzieren, gesucht werden muß.

Bei *Polygordius* ist die Differenzierung dieser Anlagen bis in die Furchung zurückverlegt, so daß wir es nur mit sehr wenigen Zellen zu tun haben. Von den lateralen Zellen des 3. Quartetts entwickelt sich eine (3 d/2/post./ant./ant.) zum Polwimperorgan, während die andre sich alsbald zu einem vor jener median gelegenen

eine Anzahl mesenchymatisch kontraktile Zellen (»Pädomesoblast« Eising), dann die zwei »Mesoteloblasten« ins Blastocöl auswandern. Beide Zellarten sind amöboid beweglich. In den bisher genau untersuchten Ontogenesen (durchweg bei Formen mit geringerer pelagischer Ausbildung, reduziertem Blastocöl usw., vgl. die Abb. von *Nereis* und *Capitella*) fallen die Mesodermanlagen schon in der Furchung durch ihr Verhalten und ihre Größe auf, d. h. ihre Differenzierung ist noch erheblich weiter als bei *P.* ontogenetisch zurückverlegt. Man hat ihnen bekanntlich ein ganz besonderes, z. T. aus der Keimblättereпоche der Embryologie (vor Anwendung exakter Zellanalyse) überkommenes Interesse gewidmet und auch etwas ganz Besonderes in ihnen gesucht, nämlich — Geschlechtszellen, oder Abkömmlinge von solchen (Hatschek, Rabl, Eising u. a.). Ohne aber für diese so stark spezialisierte Hypothese viel andre Tatsachen ins Feld führen zu können, als daß jene großen (»eiertigen«!) Zellen weder dem Ektoderm noch Entoderm angehören.

Nachdem nun aber doch die ehrwürdigen Keimblätter für exakt zellgenealogische Forschung nicht viel mehr als bequeme topographische Begriffe geblieben sind, gestehe ich offen, daß ich mit der Keimzellenhypothese nicht viel anzufangen weiß (obwohl ich für dieselbe in der amöboiden Bewegung jener Polzellen einen Scheinbeleg gefunden habe).

Weshalb sollen wir zwischen der keimartigen Anlage des Imago-Epithels und Nervengewebes und derjenigen für die imaginalen Muskeln, Blutgefäße, Gonaden usw. einen so prinzipiellen Unterschied machen? Zur gleichen Zeit, als aus Zweckmäßigkeitsgründen die Rumpfepithel-Bildung jener Urbilaterien auf einige polare Zellen beschränkt wurde, muß auch, und aus den gleichen Gründen, die Hervorbringung der »mesodermalen« Gewebe, inkl. Gonaden, auf einige terminale, latente Zellen der Larve zurückverlegt sein. Die oft auffallende Größe dieser Elemente findet in ihrem Charakter als latente Anlagen für solche Organe eine völlig zureichende Erklärung.

Der Schlüssel der »teloblastischen Entstehungsweise« des Mesoderms ist nicht in rätselhaften Beziehungen zu Cölenteratenkeimzellen, sondern in den praktischen Bedürfnissen pelagischer Geschöpfe zu suchen, welche benthonische Körper hervorbringen hatten.

Mit der Geschlechtszellenhypothese ist eine Auffassung der Anneliden-»Keime« verwandt, mit der ich mich noch viel weniger befreunden kann. Brandes (Hirudineen in Leuckarts Parasitenwerk) spricht von einem Generationswechsel zwischen der Larve und ihrem Keim (eigentlich handelt es sich doch um mehrere Keime, die sich später vereinigen!). Wenn man nun auch vielleicht in manchen Fällen den »Generationswechsel« als eine besondere Unterart von Cenoplasmie begreifen kann (das geschlechtlich erzeugte sterile Primärzooide erzeugt als Neubildungen die »Geschlechtstiere«) so kann man doch keinesfalls umgekehrt die Cenoplasmie definitiver Organe in einer Larve, wo jede gegensätzliche Individualisierung fehlt, als Generationswechsel bezeichnen. Br. stützte sich bei Aufstellung seiner Hypothese u. a. auf meine *Polygordius*-Resultate. Ich verstehe aber doch nicht recht, weshalb Lang (l. c.) jene Ansicht auch bei mir vorauszusetzen scheint.

Zellkomplex aufteilt, der bei der Anlage des Bauchstranges die Hauptrolle zu spielen scheint.

Die herrschende Annahme, daß der ganze Rumpf mitsamt der Ganglienkette aus dem dorsalen Somatoblast (2*d* bzw. 2*d* u. 4*d*) entstehe, bedarf zum mindesten für *Polygordius* einer Revision. Hier scheint die Bauchfläche, die bei *Polygordius* den breiten ungegliederten Bauchstrang selbst darstellt, durchaus nicht vom dorsalen Somatoblast, sondern von jenen lateral-ventralen Anlagen herzustammen, deren erste Bildung, das Polwimperorgan, seine Lage vor dem After auch beim wachsenden Wurmrumpf beibehält.

Die mediane Ventrallinie des Wurmrumpfes würde dann gewissermaßen die Verlängerung der oben geschilderten »Nahtlinie« der Larve darstellen; in der Tat zeigt sich auch die Vorderfläche des sich entwickelnden Körpers nicht selten kräftig bewimpert (»Neurotrochoid« Fig. 5.)

Eine scheinbare Schwierigkeit liegt in der Tatsache, daß der Somatoblast von *Polygordius*, nachdem er hinter dem Blastoporus und »Urafter« entstanden ist, über die Region des zeitweise geschlossenen Afters hinweg sich mit jenen lateral-ventralen Keimzellen vereinigt und sich nun eine Zeitlang präanal entwickelt. Das ist vielleicht einfach darauf zurückzuführen, daß durch Vereinigung der voluminösen Anlagezellen im eigentlichen Pol der Larven (der vor dem After liegt) ein einheitlicher Schwerpunkt geschaffen wurde. Der After konnte der Dislozierung, bei welcher er zeitweise geschlossen wird, um so leichter nachgeben, als diese Vorgänge vor Beginn der Darmtätigkeit sich abspielen.

Des näheren kann auf die Topographie und Entwicklung des Rumpfkeimes hier nicht eingegangen werden. Für uns ist die Hauptsache, daß wir eine völlige Analogie zwischen Kopf- und Rumpfkeim konstatieren konnten, da beide aus einem primären Teil, dem zentralen Sinnesorgan, und einem sekundären, der Anlage imaginaler Gewebe, zusammengesetzt sind.

Für die Richtigkeit dieser wichtigen Analogie ist die in diesem Kapitel diskutierte Herkunft der Polorgane von sekundärer Bedeutung. Hoffentlich wird man an jene schwierige Frage bald mit einem breiteren Tatsachenmaterial herantreten können.

Überhaupt aber wird durch sie das Hauptproblem, das uns hier beschäftigt, die Bedeutung der Zweiteiligkeit und Cenoplasie für die Entstehung der Anneliden, nicht entscheidend berührt.

Nur das frühe Vorhandensein der beiden Polorgane (nicht eine bestimmte Entstehungsweise derselben) ist Vorbedingung für unsere Annahme, daß die Entwicklung der exquisit benthonischen Anneliden aus pelagischen Organismen dadurch in die Wege geleitet wurde, daß bereits pelagisch-benthonische Urbilaterien die Organanlagen für den zweiten Lebensabschnitt von den Larvengeweben emanzipierten und sie nun (aus zwei Keimen) cenoplastisch hervorzu bringen und deshalb trotz Festhaltens an der pelagischen Lebensweise benthonisch zu spezialisieren vermochten.

IV. Zusammenfassung der hauptsächlichsten Argumente für und wider die Ursprünglichkeit der Anneliden-Cenoplasie.

a) Gegengründe.

Wenn wir kurz zusammenstellen, worauf hauptsächlich die herrschende Ansicht beruht, daß die Anneliden ursprünglich durch Umbildung (Metaplasie) ihrer pelagischen Larven entstanden sein müßten, und sekundär in einzelnen Fällen die Gewebsablösung erwarben, so drängt sich wohl zunächst der Satz auf: *Natura non facit saltum*. Wir haben bereits darauf hingewiesen, in wie vielen Fällen die Entwicklungskatastrophen bei pelagisch-benthonischen Tieren diesem Satze widersprechen, und daß wir nicht a priori phylogenetisch frühzeitige Diskontinuität der Entwicklung zurückweisen dürfen, wenn wir Tatsachen und Gründe finden, die für eine solche sprechen.

Wir brauchen nicht einmal anzunehmen, daß diese Katastrophen allmählich, durch Steigerung kleinster Defekte, sich eingerichtet haben müßten; die wenigen experimentellen Erfahrungen über Formumwandlung (»Artbildung«) zeigen bekanntlich im Gegenteil gerade die große, wenn nicht ausschließliche Bedeutung sprunghafter Veränderungen (Mutationen). Auch das Abwerfen der äquatorialen Lokomotoren und ihre veränderte Regeneration (Wundvernarbung) kann sogleich als eine erbliche Mutation bei zahlreichen Individuen aufgetreten sein.

Es könnte ferner der Einwand gemacht werden: die angenommenen pelagischen Vorfahren des Annelidentypus entwickelten sich direkt, zahlreiche Annelidengruppen und Annelidennachkommen entwickeln sich ebenfalls direkt (orthoplastisch) oder doch metaplastisch.

Wenn wir nun Cenoplasie an der Wurzel des Gliederwurmstammes postulieren, so wird all diesen Formen ein Wechsel, ein Umweg in ihrer Entwicklungsart zugeschoben. Wozu der Umstand?

Der Einwand ist nicht stichhaltig. Die angenommene Grundlage unsrer Betrachtung, wie auch dieses Einwandes ist, daß zwischen den Anneliden und jenen Vorfahren der Wechsel der pelagischen in die benthonische Lebensmethode liegt. Dann sind die orthoplastischen Vorfahren der orthoplastischen Artikulaten reine Pelagier, diese selbst aber sind reine Benthosbewohner. Die rein benthonische Entwicklung (und Organisation) kann unmöglich direkt auf die rein pelagische direkte Entwicklung bezogen werden. Es müssen pelagisch-benthonische Zwischenglieder vorhanden gewesen sein, wie wir sie in den cenoplastischen Formen heute vor uns sehen.

Der Haupteinwand (auch z. B. Langs) sind endlich die Insekten. Da ist also eine Tiergruppe mit typischer Cenoplasie (Imaginalscheibenbildung), die aber sicher nicht für den Insektentyp ursprünglich

ist, sondern als sekundäre Anpassung bei den höheren Gruppen auftritt. Also wird es mit der Anneliden- usw. Cenoplasie auch nicht viel anders sein (die scheinbar ursprünglichen Gruppen sind dann eben nicht wirklich ursprünglich). Eine Betrachtung der Verhältnisse, unter denen in beiden Fällen Cenoplasie auftritt, läßt vielleicht auch diesen Schluß als irrig erscheinen.

Cenoplasie ist stets die Folge einer bestimmten Lebenserscheinung, nämlich des Lebensweisewechsels oder der »Amphibiose« (Zweilebigkeit). Wenn das Tier unter zwei verschiedenen Lebensanforderungen zwei verschiedene Fronten seiner Organe oder zweierlei Organe braucht, so ist es vorteilhaft, die neuen Organe aus neuem, d. h. vorher latentem Material aufzubauen, unter Verzicht auf das Material der alten Organe.

Die Amphibiose der Anneliden ist der Übergang vom Plankton in den Grund, die hier allein in Betracht gezogene der Insekten der Übergang vom »Grund« (des Luftmeeres) in die Luft. Die als Larven wasserbewohnenden Insekten (Amphibiotica) sollen als solche also ausdrücklich beiseite gelassen werden.

Die niedersten Anneliden waren nun sofort (schon von ihren Vorfahren, den Urbilaterien her) amphibiotisch, sie zeigen daher von vornherein Cenoplasie. Die niederen Insekten sind nicht amphibiotisch, daher auch ohne Cenoplasie. Erst mit Erwerb der Amphibiose (des Flugvermögens) tritt auch hier Cenoplasie ein (zunächst der Flugorgane, die aus larval inaktiven Anlagen entstehen). Wenn also hier diese Erscheinung sekundär ist, so ist das ebenso verständlich, wie wenn dieselbe Erscheinung bei den Anneliden primär auftritt, ohne aber gegen den letzteren Umstand irgend etwas auszusagen. Cenoplasie ist einfach in beiden Fällen die Folge von Amphibiose.

Die Verschiedenheit der Verhältnisse und einiger ihrer Konsequenzen läßt sich am kürzesten durch tabellarische Gegenüberstellung klarlegen (wobei ebenfalls der Kürze wegen »Protobios« die erste, »Deutobios« die zweite Lebensperiode der respektiven Formen bezeichnen möge).

Insekten.

Anneliden.

- | | |
|--|---|
| 1) Cenoplasie tritt im Gefolge der Amphibiose auf. | 1) Desgl. |
| 2) Amphibiose sekundär (Erwerb des Flugvermögens). | 2) Amphibiose primär (Übergang vom rein Pelagischen zum Pelagisch-Benthonischen). |
| 3) Cenoplasie sekundär. | 3) Cenoplasie primär. |

- 4) Deutobios (Flugzeit) wird nur Verbreitungs- und Fortpflanzungsperiode (Deutobios niemals absolut; Flug nur zeitweilig).
- 5) Protobios bleibt stets Entwicklungs-, Ernährungs- u. Wachstumsperiode. Protobiotische und deutobiotische Front weiter entwickelt.
- 6) Protobios kann daher niemals unterdrückt werden; mit deutobiotischer Steigerung nimmt Formdivergenz (zwischen Larve und Imago) und Cenoplasie an Umfang und Schärfe zu. Direkte Entwicklung im Deutobios ausgeschlossen.
- 7) Cenoplasie der Insekten steigert und differenziert beide Organisationsfronten²², Bildung ganz neuer (rein deutobiotischer) Typen ist aber ausgeschlossen.
- 4) Deutobios (im Benthos) wird auch Ernährungs- und Wachstumsperiode (Deutobios meistens absolut, d. h. ohne zeitweilige Rückkehr zum Protobios).
- 5) Protobios (im Plankton) bleibt nur Verbreitungs- und Entwicklungsperiode, nur deutobiotische²³ Front weiter (= höher) entwickelt.
- 6) Protobios kann daher leicht unterdrückt werden: Formdivergenz und Cenoplasie können vom Einfacheren zum Höheren an Schärfe abnehmen (vgl. *Polygordius* mit *Capitella*) und bei völliger Aufgabe des Protobios zur direkten Entwicklung im Deutobios führen.
- 7) Cenoplasie der Anneliden entwickelt und steigert deutobiotische Organe; ist wichtig als Übergang zu neuen (rein deutobiotischen) Tiertypen.

Diese Andeutungen sollen kurz das Gemeinsame und das Grundverschiedene der beiden Fälle ins Gedächtnis rufen; es kommt ja hier nur darauf an, zu zeigen, daß die offenbar sekundäre Natur eines Prozesses in einem Falle nicht erlaubt, die primäre Bedeutung eines ähnlichen Vorgangs zu leugnen, der bei andern Tieren unter ganz andern Verhältnissen auftritt²⁴.

²² In einzeln Fällen wird auch die pelagische Form hochspezialisiert (z. B. *Mittraria*); bei *Polygordius* sogar ohne daß die Imago mitverändert würde. («Nordsee- und »Mittelmeerlarve«).

²³ Dadurch, daß sie dieselben voneinander unabhängig macht und die Vorbereitung der zweiten Front hinter dem Schutz der ersten ermöglicht. Das gilt (von der Verpuppung abgesehen) natürlich ebenso für die Anneliden.

²⁴ Ähnlich könnte man im täglichen Leben etwa schließen: weil Herr A. sein Haus auf unredlichem Wege erworben hat, wird Herr B. sein ganz ähnliches Haus auch durch Schwindelmanöver verdient haben, — wenn auch sonst die Antezedenzen B.s für das Gegenteil sprechen.

b. Gründe für die Ursprünglichkeit der Anneliden-Cenoplasie.

Hier genügt eine kurze Aufzählung des Hauptsächlichen. Als praktische Gründe lernten wir folgendes kennen: Die Cenoplasie ist am deutlichsten ausgeprägt:

1) Bei den in allen Punkten wirklich »einfachsten« (in keinem Punkte aber rudimentären) Polygordien (vgl. S. 302 dieser Arbeit).

2) Bei Larven, welche von allen bisher bekannten bei weitem am deutlichsten histologische Anklänge an Ctenophoren (als die nächststehenden Repräsentanten der »achtstrahligen Bipolaria«) aufweisen (vgl. Trochophora-Studien I. S. 24).

3) In einer Entwicklung, deren Zell-Genealogie (cell lineage) (insbesondere in der Anlage des Rumpfes, wahrscheinlich auch des Darmes) ursprünglichere Züge aufweist, als irgend ein bekannter Annelid (vgl. Beitr. zur pr. Analyse S. 499).

4) Cenoplasie ist bei den Anneliden und andern Bilaterien (z. B. niederen Mollusken) allgemein verbreitet, überall im Gefolge der Amphibiose, sie kann daher auch in der Vorzeit die Plankton-Benthos-Amphibiose begleitet haben.

Dazu kommen einige theoretische Gründe:

5) Die Anneliden waren schon bei ihrem ersten Auftreten amphibiotisch; die Cenoplasie war daher von vornherein in hohem Grade vorteilhaft, um für zwei verschiedene biologische Fronten zwei Zellarmeen zu haben, deren eine ohne Rücksicht auf die andre Front (spezifisch benthonisch oder spezifisch pelagisch) weiter differenziert werden konnte.

6) Ein gewisser Grad von Neubildung konnte aber auch sogleich notwendig werden, sobald einmal die differenzierten Lokomotionszellen der pelagischen Form (etwa beim Einbohren in den Grund) beseitigt wurden, die entstehenden Defekte aber durch Regeneration geheilt werden mußten.

7) Dafür, daß der Materialausfall so frühzeitig vorhanden war, daß dieser Vorgang für die Anneliden »primär« genannt werden darf, spricht die — durch keine bisherige Ableitung erklärte — Zweiteiligkeit in der Anlage derselben und die charakteristische Art des terminalen, zentripetal produzierenden Wachstums, das auf die alte Regenerationsrichtung zurückweist.

Es ließe sich noch manches für und wider vorbringen, eine erschöpfende Darstellung ist aber nur in weitem Rahmen, unter Berücksichtigung auch der andern Tierkreise möglich.

Betont sei zum Schluß nochmals, daß es nicht die eigentliche Aufgabe und Absicht dieser Schrift war, den »Stammbaum« korrigieren zu wollen.

Neben der »Formentstehung« (in der Ontogenese) ist die »Formumwandlung« ein wichtigstes (und dunkelstes) Problem unsrer Wissenschaft. Anstatt skeptisch zu verzichten oder auf zukünftige Experimente zu warten, die dem Zoologen versagt sind, sollte der Versuch gemacht werden, auf dem Wege embryologischer (und biologischer) Betrachtungsweise und auf Grund einiger neuer Tatsachen einen Einblick in das mögliche Geschehen, die mögliche Methode der Formumwandlung an einem kritischen Punkt der Organismengeschichte zu gewinnen.

Das Odium des »Spekulierens« mußte dabei mit in den Kauf genommen werden.

Nachtrag (betr. »bipolare Cölenteraten« zu S. 288 f.).

Nach Abschluß der Arbeit finde ich, daß auch ausgebildete *Aeginopsis (Solmundella) mediterranea* auf der Mitte ihres Gallertschirms, also am aboralen Pol, eine Art »Scheitelplatte« besitzen, in Gestalt einer ovalen, mehrschichtigen Anhäufung von Zellen, die (auf Schnitten) mit kurzen Wimpern bedeckt erscheinen. Bei einigen jüngeren Exemplaren dieser zweitentakligen Narcomeduse ist die Platte umfänglicher und dicker als bei dem größten Exemplar, das mir zur Verfügung stand. — Der Befund Dawydoffs an *Hydroctena* wird dadurch seiner Isoliertheit entzogen; es steht zu vermuten, daß auch bei andern »Primärzoooid-Medusen« Anklänge an die aborale Polscheibe der Bipolaria und der von ihr abgeleiteten Ctenophoren und Trochophoren sich finden werden.

Übersicht des Inhaltes.

A. Tatsächliches über das Wesen der Annelidentwicklung:

I. Verhältnis von Larve und Imago bei *Polygordius*.

Kopf, Rumpf, Darm.

II. Verhältnis von Larve und Imago bei andern Anneliden.

Rumpf, Kopf, Darm.

Zusammenfassung: Unabhängigkeit der spezifisch imaginalen von den spezifisch larvalen Geweben. Zwei Polkeime.

B. Theoretisches über Annelidableitung:

I. Phylogenetische Vorstellungen über die Vorfahren der ersten Anneliden.

a. Ableitung der Bilaterien von welchen Radiaten? (Die Oktoradiate »Bipolaria«.)

Gemeinsame Charaktere der Ctenophoren, Trochophoren, Turbellarien.

Zwei Gruppen bipolar oktoradiater Cnidarier.

»Bipolaria« niederer und höherer Stufe.

b. Beziehungen zwischen den einfachsten Bilaterien. Modus der Abstammung von Radiaten.

«. Trochozoon-Theorien:

»Trochophora-Cormus-Th.« — Trochophora-Rotatorien-Th. — Wirkliche, terminale Herkunft des Unterschlundganglions. — Trochophora nur als Larve eines kriechenden »Urbilateriums« ursprünglich.

3. Ableitung der Anneliden von Turbellarien?
Trochophora der Bipolaria ähnlicher als die Turbellarien.
 Zweiteiligkeit der Annelidanlage. — A. und T. nur durch ihre Wurzeln im Bipolaria-Urbilaterium verbunden.
- II. Die Divergenz Turbellarien—Anneliden. Übersicht der möglichen Annelid-Entstehung.
- Gleiches.
 - Ungleiches: morphologisch und ontogenetisch.
 - Welches Novum der Anneliden primär und wodurch herbeigeführt? Zweiteiligkeit primär. Durch Wimperäquator-Verlust beim Eindringen in den Grund eingeleitet. Veränderte Regeneration (Narbenbildung) als Einleitung zur Cenoplasmie.
 - Weiterentwicklung: des Äquatorausfalls zur Scheidung zweier Polkeime, der Regeneration zur Cenoplasmie. Übersicht.
 - Gegensatz der neuen Erfordernisse zur pelagischen Organisation (einfachste Erfüllung der ersteren bei *Polygordius*).
- III. Entstehung des Analpoles, Polorgans und Rumpfkeimes. Näheres.
- Bipolaria, After und unteres Polorgan.
 - Entstehung des letzteren hinter dem Urmund?
 - Entstehung am Ort einer Urmundeinschnürung und Schließung?
 Frühe Ontogenese von *Polygordius*.
 Deren Deutung: Zerlegung des Urmundes in Mund und After. Dazwischen »Nahtlinie« (Neurotrochoid). Übertragung der benthonischen Erwerbung auf die pelagische Larve. Gruppierung von Mund, After und Pol.
 Entstehung des unteren Polorgans.
 - Entstehung des Rumpfkeimes;
 - Wie erfolgte die Konzentration der imaginalen Anlagen auf die Larvenpole?
 - Der primäre und sekundäre Bestandteil des heutigen Rumpfkeimes; genaue Parallele mit dem Kopfkeim.
- IV. Zusammenfassung der Argumente für und wider die Ursprünglichkeit der Anneliden-Cenoplasmie:
- Gegengründe:
 natura non facit saltum. Viele Anneliden direkt entwickelt.
 Die sekundäre Cenoplasmie der Insekten.
 - Gründe für die Ursprünglichkeit.

2. Materialien zur Höhlenfauna der Krim.

I. Aufsatz. Neue Höhlen-Crustaceen.

Von Dr. J. Carl, Muscum Genf.

(Mit 11 Figuren.)

eingeg. 8. Oktober 1904.

Herr Dr. Lebedinsky, Privatdozent in Odessa, sammelte in den Höhlen der Krim ein ziemlich bedeutendes Arthropodenmaterial und veröffentlichte bereits eine vorläufige Übersicht der Ergebnisse seiner Forschungen¹, mit der Absicht, die betreffenden Materialien Spezialisten zu genauer Untersuchung und systematischem Studium zu überlassen. Die Sammlung beansprucht nicht nur faunistisches Interesse als erster Beitrag zur Höhlenfauna jener Gegenden, sondern enthält auch mehrere neue Formen von systematischer Bedeutung, deren Beschreibung hier folgen soll.

¹ Mémoires de la Société des Naturalistes de la Nouvelle-Russie, Odessa. (Zapiski Novoross. Obsheh.). Vol. XXIII. 1900. Vol. XXV. 1903.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Woltereck Richard

Artikel/Article: [Wurm „kopf“, Wurmrumpf und Trochophora. 273-322](#)