

am Anfangsteile des Mitteldarmes vorhanden sind. Wir meinen deshalb, daß die subösophagealen Körper phylogenetisch vielleicht als Reste der großen, paarigen Mitteldarmdrüsen, die den jetzt lebenden luftatmenden Arthropoden fehlen, zu deuten sind, da sie gleich diesen letzteren im innigen Zusammenhange mit der Darmepithelanlage entstehen.

Daß nun die Subösophagalkörper wirklich als leberartige Mitteldarmdrüsen zu denken sind, das haben meine Untersuchungen an *Donaicia* auf das unzweideutigste gezeigt. Ich glaube auch, soweit mir die betreffende Literatur bekannt ist, zuerst bei Insekten leberartige Mitteldarmdrüsen nachgewiesen zu haben.

Eine ausführliche Arbeit über den hier behandelten Gegenstand wird an anderer Stelle erscheinen.

## 5. Über den Endostyl und die systematische Stellung der Appendicularien.

Von Dr. J. E. W. Ihle, Assistent am zoologischen Institut der Universität Utrecht.

(Mit 1 Figur.)

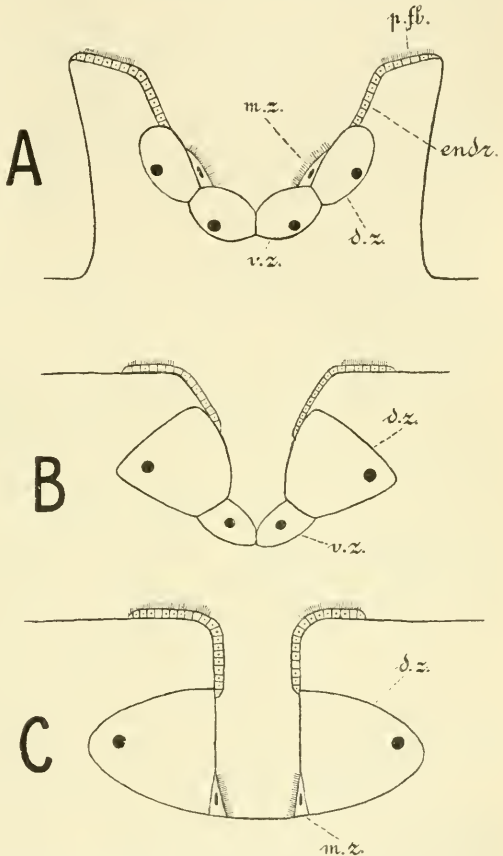
eingeg. 17. März 1907.

Bei dem von der Siboga-Expedition erbeuteten Appendicularien-Material befand sich eine *Megalocercus*-Art, welche allem Anschein nach identisch ist mit der von Ritter und Byxbee (1905) beschriebenen *Oikopleura huxleyi* Ritter, welche also den Namen *Megalocercus huxleyi* (Ritter) führen muß. In meiner Inaug.-Diss. (1906) habe ich dies näher auseinander gesetzt und werde in meiner Bearbeitung der Appendicularien der Siboga-Expedition wieder darauf zurückkommen. Hiermöchte ich nur hervorheben, daß dieser *M. huxleyi* sich von der einzigen bis jetzt bekannten *Megalocercus*-Art (*M. abyssorum*) durch den Besitz eines sehr langen Endostyls unterscheidet, dessen Hinterende die Höhe des Afters erreicht, ferner durch den weiten, nahezu viereckigen, linken Magenlappen, welcher vorn in weiter Kommunikation mit dem gut entwickelten rechten Magenlappen steht. Außerdem ist zu erwähnen, daß die Geschlechtsdrüsen den Darmknäuel umwachsen und daß Eisen-sche Oikoplasten vorkommen. Die Rumpflänge beträgt bis 3,5 mm.

Die nähere Untersuchung ergab nun, wie ich schon früher (1906) eingehend erörtert habe, daß neben dem Besitz mehrerer wichtiger Eigentümlichkeiten diese Art auch im Bau des Endostyls von den übrigen bis jetzt näher untersuchten Appendicularien abweicht. Der Endostyl wird nämlich bei *M. huxleyi* von 3 Paar Zellreihen gebildet (Fig. A), so daß man auf dem Querschnitt 6 Zellen erblickt. Die dorsale und ventrale Reihe wird von großen Drüsenzellen gebildet, deren Kerne an der von der Endostylhöhle abgewendeten Seite der Zellen gelegen sind. Dort, wo die Zellen der oberen und unteren Reihe zusammenstoßen,

beobachtet man eine mittlere Reihe von Zellen, deren freie, nach der Endostylhöhle zugewendete Oberfläche Flimmerhaare trägt. Der Endostyl wird von zwei, von dem Pharynxepithel gebildeten Falten begleitet, auf deren Spitze sich ein gepaartes Flimmerband befindet, welches ich das Endostylflimmerband genannt habe. Die Endostylfalten umschließen eine Rinne, die Endostylrinne, deren Wand einerseits in das Endostylflimmerband, andererseits in die dorsalen Endostylzellen übergeht. Die Spalte — Endostylspalte — durch welche die Endostylhöhle mit der Pharynxhöhle (Endostylrinne) kommuniziert, hat nahezu die gleiche Länge als der Endostyl. — Eine ausführliche Beschreibung dieser Verhältnisse habe ich schon früher (1906) gegeben und werde weiter in der Sibogamonographie darauf zurück kommen.

Der Endostyl der Gattung *Oikopleura* zeigt bekanntlich einen einfacheren Bau. Ebenso wie bei dem sehr nahe verwandten *Stegosoma* wird der größte Teil dieses Organs aus nur 2 Paar Reihen von Drüsenzellen gebildet (Fig. B) (See-liger, S. 113). Dies habe ich bei mehreren Arten beobachtet (*O. albicans*, *cophocerca*, *labradoriensis*, *rufescens*). Das vor-



Drei schematische Querschnitte durch den Endostyl. A, *Megalocercus huxleyi*. B, die meisten *Oikopleura*-Arten. C, *Oikopleura dioica*. p.fb., Endostylflimmerband; endr., Endostylrinne; d.z., dorsale Zellreihe; m.z., mittlere Zellreihe; v.z., ventrale Zellreihe.

derere Ende des Endostyls, welches, wie es auch bei *Megalocercus* der Fall ist, einen weniger einfachen Bau zeigt, lasse ich hier ganz außer Betracht. Von den beiden Zellreihenpaaren, welche den Endostyl zusammensetzen, ist das ventrale, wenigstens bei manchen Arten, kleiner als das dorsale. Die beiden ventralen Reihen schließen entweder median

zusammen oder der Endostylboden wird von einer dünnen Membran gebildet, welche wenige abgeplattete Kerne zeigt, wie für *O. vanhoeffeni* von Salensky (1903) gezeigt wurde. — Bei *Oikopleura* fehlen die Endostylfalten, so daß die Endostylflimmerbänder im Niveau des Pharynxbodens gelegen sind. Außerdem zeigt die Endostylspalte bei manchen Arten dieser Gattung Neigung sich zu verkürzen, so daß ein vorderer und hinterer Endostylblindsack zur Entwicklung kommt. Abweichend verhält sich *O. dioica*. Bei dieser Art ist die Zahl der Drüsenzellreihen auf ein Paar reduziert, welches dem dorsalen Paar der andern *Oikopleura*-Arten vergleichbar ist. Dagegen ist die Flimmerhaare tragende mittlere Zellreihe, deren Vorkommen für *Megalocercus huxleyi* so charakteristisch ist, bei *O. dioica* erhalten, wie es aus der durchaus schematisch gehaltenen Figur C ersichtlich ist. Obenstehendes über *O. dioica*, welches ich schon früher (1906), jedoch mit einigem Vorbehalt mitgeteilt habe, kann ich jetzt auf Grund der Untersuchung einiger neueren Schnittserien bestätigen. Näheres werde ich in der Siboga-Arbeit mitteilen, wo ich auf den Endostylbau der Appendicularien näher eingehen werde.

Sehr einfach ist der Bau des kurzen Endostyls in der Gattung *Fritillaria*. Bei *F. pellucida* wurde dieses Organ von Salensky (1904) untersucht, welcher nur ein Paar Drüsenzellreihen in demselben beobachtete. Jede dieser Reihen wird nur von einer geringen Zahl (8) hintereinander gelegener Zellen gebildet. Diese Reihen stoßen in der Medianlinie aneinander, weshalb ich dieselben mit dem ventralen Paar Zellreihen von *Oikopleura* vergleiche. Die Endostylspalte ist bei *F. pellucida* auf eine kleine Öffnung reduziert; das Organ wird also nur von einem vorderen und hinteren Blindsack gebildet. Zugleich fehlen selbständig entwickelte Endostylflimmerbänder: der Flimmerbogen setzt sich nach hinten in das medio-ventrale Flimmerband fort, welches dem Pharynxboden entlang nach dem Oesophagus führt.

Aus obenstehender, kurzer Übersicht ergibt sich, daß wir in der Gruppe der Appendicularien eine fortschreitende Vereinfachung des Endostylbaues beobachten können. Ich glaube nun den stark entwickelten Endostyl von *Megalocercus huxleyi* als den primitivsten betrachten zu müssen, aus welchem sich durch Reduktion der mittleren Flimmerhaare tragenden Zellreihe und der Endostylfalten der Zustand bei *Oikopleura* entwickelt hat. Durch weiter gehende Reduktion ist bei *Fritillaria* die dorsale Zellreihe verschwunden, bei *Oikopleura dioica* dagegen die ventrale. Da der Endostyl ursprünglich doch weiter nichts ist als eine rinnenförmige, drüsige Differenzierung des Pharynxbodens, ist auch die große Länge der Spalte, durch welche bei *M. huxleyi* die Endostylhöhle sich in die Pharynxhöhle öffnet, als ein primitives Merk-

mal zu betrachten. Diese lange Endostylspalte ist bei *F. pellucida* auf eine kleine Öffnung reduziert; zugleich ist das Organ stark verkürzt und aus wenigen Zellen zusammengesetzt. Schließlich ist bei *Kowalevskia* der ganze Endostyl verschwunden.

Der Bau des Endostyls von *M. huxleyi* zeigt nun eine ins Auge springende Übereinstimmung mit dem der Ascidien. Bekanntlich wird dieses Organ bei letzteren von 3 Paar Drüsenzonen, 3 Paar Flimmerstreifen und einem medianen Streifen von Geißelzellen gebildet (Seeliger, Fig. 71). Die 3 Drüsenzonen einer Seite sind durch den mittleren und ventralen Flimmerstreifen getrennt, während ein Streifen nicht flimmernden Epithels die dorsale Drüsenzone von dem dorsalen Flimmerstreifen trennt; letzterer ist auf der Spitze der Falten gelegen, welche die Endostylspalte begleiten.

Ich glaube nun folgende Homologisierungen zwischen dem Endostyl der Ascidien und dem von *Megalocercus* aufstellen zu können.

|                                    | Ascidien.  | Megalocercus.  |
|------------------------------------|--|--|
|                                    | Dorsaler Flimmerstreifen<br>auf der Spitze der Endostylfalten.   | Endostylflimmerband auf<br>der Spitze der Endostyl-<br>falten. |
|                                    | Zone nicht flimmernden<br>Epithels.  |  |
|                                    | Dorsale Drüsenzone.  | Dorsale (Drüsen-) Zell-<br>reihe.                              |
|                                    | Mittlerer Flimmer-<br>streifen.  |  |
|                                    | Mittlere Drüsenzone,<br>ventraler Flimmerstreifen,<br>ventrale Drüsenzone (s.str.),<br>Flimmerhaare tragender<br>Medianstreifen. | Mittlere (Flimmerhaare<br>tragende) Zellreihe.                 |
| Ventrale Drüsenzone<br>(s. ampl.). |  | Ventrale (Drüsen-) Zell-<br>reihe.                             |
|                                    |  | fehlt.   |

Hierzu möchte ich folgendes bemerken. Der dorsale Flimmerstreifen und das Endostylflimmerband sind einander homolog, da sie in beiden Fällen auf der Spitze der den Endostyl begleitenden Falten gelegen sind und sich oralwärts in die Flimmerbogen, caudalwärts in das Retropharyngealband (resp. medio-ventrale Flimmerband) fortsetzen, welches letzteres dem Pharynxboden entlang gegen die Oesophagusöffnung verläuft. Die bei den Ascidien auf dem Querschnitt mehrzelligen Drüsenzonen und Flimmerstreifen sind bei den Appendicularien zu Zellreihen reduziert, und zwar ist die dorsale Zellreihe der Appendicularien aus der dorsalen Drüsenzone der Ascidien und die mittlere Zellreihe aus dem mittleren Flimmerstreifen abzuleiten. In bezug auf die Homologie der ventralen Zellreihen der Copelaten ist wichtig, daß bei Ascidienlarven, wie zeitlebens bei den Salpen und *Amphioxus*, ursprünglich jederseits nur eine dorsale und ventrale Drüsen-

zone vorhanden ist. Letztere teilt sich später in die mittlere und ventrale Drüsenzzone s. str., welche also zusammen der ventralen Zellreihe der Appendicularien homolog sind.

Ich halte es nun für sehr wahrscheinlich, daß der Endostyl der ursprünglichen Tunicaten aus 2 Paar Drüsenzonen zusammengesetzt war. Die beiden Drüsenzonen einer Seite wurden durch einen Flimmerstreifen getrennt. Indem nun bei den Ascidien die ventrale Drüsenzzone sich weiter entwickelte, wurden die Drüsenzonen bei den Appendicularien zu Zellreihen reduziert. Unter letzteren haben nur *Megalocercus huxleyi* und *Oikopleura dioica* den seitlichen Flimmerstreifen des Endostyls beibehalten. Ursprünglich ist die Länge der sehr weiten Endostylspalte der Länge des Endostyls gleich, wie es jetzt noch bei vielen Formen (*Amphioxus*, Thaliaceen, Ascidien, *Megalocercus*) der Fall ist. Bei *Fritillaria* ist dagegen, wie bei den Wirbeltierembryonen, die Spalte auf eine enge Öffnung reduziert.

Aus dem vorhergehenden ergibt sich, daß der Endostyl der Appendicularien durchaus nicht, wie allgemein angenommen wird, als Ausgangspunkt für den Ascidien-Endostyl aufzufassen ist, sondern durch Reduktion der Zellstreifen zu Zellreihen von letzterem abzuleiten ist. In der Gruppe der Appendicularien geht die Reduktion weiter bis zum völligen Schwinden (*kowalevskia*).

Da wir also den Endostyl der Appendicularien als ein reduziertes Organ erkannt haben, erhebt sich die Frage, ob bei den Copelaten weitere Zeichen einer Reduktion vorhanden sind, und da glaube ich, daß die Appendicularien in bezug auf das Nervensystem und die Sinnesorgane nicht unbeträchtlich reduziert sind. Die Larve der *Oikopleura* hat doch nach Goldschmidt (1903) eine auffallend große Hirnblase, neben welcher eine selbständige Statolithenblase gelegen ist. Nach Analogie der Ascidienlarven ist auch bei Appendicularienlarven wohl ursprünglich eine Sinnesblase vorhanden, welche sich in die Hirnblase und die Statolithenblase teilt, welche Teilung bei den Ascidienlarven aber unterbleibt. Sehr wahrscheinlich entsteht aus der Hirnblase das Hirnganglion, das beim erwachsenen Tier stark zurücktritt, bei welchem die Höhle der Hirnblase ganz oder teilweise schwindet. Überhaupt besitzt das Nervensystem der Appendicularien einen weit geringeren Entwicklungsgrad als das der Ascidienlarven. Außerdem ist bei den Copelaten das bei den Ascidienlarven vorhandene Gesichtsorgan geschwunden. Dies ergibt sich aus dem wichtigen Befund Salenskys (1903), der das Gesichtsorgan bei *Oikopleura ranhoeffeni* nachwies, indem es bei andern Appendicularien fehlt. Bei dieser Art ist dasselbe wohl nicht selbständig entstanden, sondern als Erbstück primitiver Tunicaten zu betrachten. Auch das Fehlen einer Neural-

drüse ist vielleicht die Folge sekundärer Vereinfachung. Schließlich ist jedenfalls das Fehlen von Bindegewebs- und Muskelzellen im Rumpfe einer Reduktion zuzuschreiben und ist zu erwähnen, daß Salensky eine fortschreitende Vereinfachung des Baues des Herzens innerhalb der Gruppe nachgewiesen hat.

Neben durch obengenannte Reduktionszeichen ist die Organisation der primitiven Tunicaten bei den Appendicularien verwischt durch die weitgehende Anpassung an die pelagische Lebensweise. In dieser Beziehung sind zu nennen: die eigentümliche Entwicklung des Oikoplast-epithels, welches das merkwürdige Gehäuse abscheidet, und die auffällige Körperform. Rumpf und Schwanz sind scharf getrennt; auf letzteren ist im Gegensatz zu den Ascidienlarven die Chorda beschränkt. Der Schwanz, welcher bei der Larve in der Verlängerung des Rumpfes gelegen ist (Goldschmidt 1903), wird durch die während der Ontogenese stattfindende Auswachsung des hinteren Rumpfteiles an die Ventralseite des Körpers verlagert.

Neben diesen Zeichen von stattgefundener Reduktion und Spezialisierung haben die Appendicularien noch zahlreiche Merkmale der primitiven Tunicaten beibehalten, so daß sie mit den Ascidienlarven wichtige Aufschlüsse über die Phylogenie der ganzen Gruppe geben können, wie von früheren Autoren schon mehrfach erörtert wurde. Als wichtigste primitive Merkmale sind zu betrachten: das permanente Vorhandensein eines Ruderschwanzes, die Einzahl der Kiemenspaltenpaare, das gepaarte Atrium (= äußere Kiemengänge), die ventrale Lage des Afters und der Kiemenspalten, die Mündung des Afters auf der Körperoberfläche und das Fehlen einer deutlich ausgeprägten Einstülpung der Herzwand in die Pericardhöhle. Inwieweit der Bau des Herzens bei *Oikopleura vanhoeffeni*, bei welcher Art Salensky (1903) nachwies, daß die Pericardblase aus zwei mit der Pharynxhöhle kommunizierenden Hälften (Procarden) zusammengesetzt wird, als ein primitiver zu deuten ist, wie Salensky meint, läßt sich noch nicht entscheiden, da andererseits die Pericardblase nach den neueren Untersuchungen von Seeliger und Kuhn bei *Clavelina* und *Ciona* als unpaares Organ entsteht; auch bei den Prochordaten (Enteropneusten, *Cephalodiscus*, *Rhabdopleura*) ist sie eine unpaare Bildung.

Ausdrücklich möchte ich schließlich hervorheben, daß die noch in neuerer Zeit verfochtene Ansicht, daß die Appendicularien neotenische Ascidienlarven seien, mir eine durchaus verfehlt zu sein scheint. Erstens gibt es keine Gruppe von Ascidienlarven, an welche die Appendicularien sich besonders nahe anschließen, wie Seeliger sehr richtig bemerkt. Außerdem fehlt eine ins einzelne gehende Übereinstimmung zwischen Appendicularien und Ascidienlarven gänzlich; dagegen sind

zwischen beiden Gruppen mehrere, nicht unwichtige Unterschiede zu verzeichnen, wie z. B. im Bau des Nervensystems. Die für die Ascidienlarven so typische — mit der festsitzenden Lebensweise zusammenhängende — dorsale Lage des Afters und der Peribranchialräume fehlt den pelagischen Appendicularien: dieselben haben die ursprüngliche ventrale Lage dieser Organe beibehalten. Wir haben keinen einzigen Grund diese Lage als eine von der dorsalen abgeleitete zu betrachten. Außerdem besitzen die Appendicularien ein, die Ascidienlarven 2 oder 3 Kiemenspaltenpaare. Wenn erstere nun neotenische Ascidienlarven wären, dann wäre es unbegreiflich, warum bei ihnen die Zahl der Kiemenspaltenpaare auf nur eins beschränkt bleibt.

Ich komme also zu dem Ergebnis, daß zwar die allgemeine Ansicht, daß die Appendicularien wichtige primitive Merkmale beibehalten haben, recht hat, aber daß sie andererseits hochgradig spezialisiert sind in bezug auf die pelagische Lebensweise und außerdem nicht unwichtige Reduktionen und Vereinfachungen erlitten haben, so daß in mancher Hinsicht die Appendicularien, in anderer die Ascidienlarven die primitivsten Verhältnisse aufweisen.

#### Literaturverzeichnis.

- Goldschmidt, R., 1903. Notiz über die Entwicklung der Appendicularien. Biol. Centralblatt. 23. Bd.
- Ihle, J. E. W., 1906. Bijdragen tot de kennis van de morphologie en systematiek der Appendicularien. Proefschrift Universiteit Amsterdam. Leiden. E. J. Brill.
- Ritter, W. E., and Byxbee, Edith S., 1905. The pelagic Tunicata. Rep. scient. res. exped. tropical pacific, in charge of A. Agassiz in the U. S. fish commission steamer »Albatross«. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Vol. 26. No. 5.
- Salensky, W., 1903. Etudes anatomiques sur les Appendiculaires. I. Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg. 8 sér. vol. 13. No. 7.
- 1904. Etudes anatomiques sur les Appendiculaires. II. III. IV. Ibidem. 8 sér. vol. 15. No. 1.
- Seeliger, O., 1893 sqq. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 3. Bd. Supplement. Tunicata.

#### 6. Die Tracheen bei *Iulus*.

Von Prof. Dr. H. E. Ziegler in Jena.

(Mit 3 Figuren.)

eingeg. 19. März 1907.

Nach der Ansicht der meisten Zoologen sind die Tracheen des *Peripatus* denjenigen der übrigen Tracheaten homolog. Einige Zoologen sind dagegen der Meinung, daß eine solche Homologie nicht besteht; so spricht Heymons von einer heterophyletischen Entstehung des Tracheensystems, einerseits bei den Onychophoren, andererseits bei

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [31](#)

Autor(en)/Author(s): Ihle Johan Egbert Willem [J. E. W.]

Artikel/Article: [Über den Endostyl und die systematische Stellung der Appendicularien. 770-776](#)