© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

endlich daß er auch mit Bendas Hämatoxylin sich deutlich darstellen läßt, während in der betreffenden Arbeit von Prowazek nicht angegeben ist, ob dessen *Chlamydozoon bombycis* mit Eisenhämatoxylin färbbar ist.

Ob die von mir bei *Perg. elpenor* gefundenen Gebilde mit den von Prowazek beschriebenen identisch sind, erscheint zurzeit nicht sicher.

Wien, im Februar 1910.

3. Über die Auffassung der Leibeshöhle von Mollusken und Anneliden.

Von Joh. Thiele, Berlin.

(Mit 2 Figuren.)

eingeg. 10. März 1910.

Vor einigen Jahren habe ich die Phylogenie der ältesten Mollusken erörtert (5) und bin dabei auch auf ihre Beziehungen zu einigen andern Tiergruppen eingegangen; meine Auffassung des »Cöloms« habe ich in einer Notiz (6) kurz angegeben und bezüglich der Begründung auf die bezeichnete größere Arbeit verwiesen. Trotzdem ist meine Auffassung einigen Zoologen, die sich seitdem mit ähnlichen Fragen beschäftigt haben, unbekannt geblieben. Es mag sein, daß das Heraussuchen der hierauf bezüglichen Stellen ein wenig umständlich ist, aber leider muß man oft die Erfahrung machen, daß die Literatur trotz der Jahresberichte, die die Hauptsachen meistens genügend hervorheben, und trotzdem die Abhandlungen in sehr verbreiteten Zeitschriften enthalten sind, häufig recht ungenügend berücksichtigt wird.

Um meine Auffassung, die ich nach langem Nachdenken und vielen Untersuchungen gewonnen habe und die ich nach wie vor für allein wahrscheinlich halte, weiteren Kreisen bekannt zu machen, will ich sie hier nochmals darlegen und begründen. Ich betone dabei aufs nachdrücklichste, daß man nur durch die phylogenetische Methode zu Ergebnissen gelangen kann, die allen Anforderungen entsprechen, indem man Schritt für Schritt die Organe durch die sich aneinander schließenden Tiergruppen verfolgt — das hat aber außer mir noch niemand für die Cölomverhältnisse getan.

Das einfachste Verhalten unter den hier in Frage kommenden Tieren zeigt die Leibeshöhle der Solenogastren. Zwischen der Körperwand, die in der Regel aus einer äußeren Ringmuskelschicht, zwei gekreuzten Diagonalfaserschichten und einer inneren Längsmuskulatur besteht, und dem Darm findet sich bei ihnen ein mehr oder weniger ausgedehnter Raum, der von verschiedenen Systemen von Muskeln durchzogen wird und der vom Blut erfüllt ist.

Streckenweise werden von solchen Muskelzügen Räume abgegrenzt,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

die unvollkommen von dem ganzen Hohlraum getrennt sind, hauptsächlich zwischen der ventralen Bauchrinne und dem Darm kommt häufig ein solcher Raum zustande, der besonders im hinteren Körperende sich besser abgrenzt, indem die Ausführungsgänge der Keimdrüsen mit zur Absonderung beitragen, und der bei den mit Kiemen ausgestatteten Formen als zuführendes Kiemengefäß angesehen werden kann. Ähnlich wird über dem Darm von ihm und den beiden Keimdrüsen ein Raum gebildet, der sich vorn an das Herz schließt und eine primitive Aorta darstellt; vorn öffnet diese sich in den allgemeinen Blutraum. Wo sie frei liegt, hauptsächlich im vorderen Teil, ist ihre Wandung bindegewebig.

Der Blutraum stellt demnach ein »Hämocöl« dar, man kann ihn auch als Darmsinus bezeichnen, Gefäße sind erst sehr unvollkommen ausgebildet, das Herz wird entweder rohrartig vom Pericardium umschlossen oder es liegt in einer Falte desselben unter der dorsalen Leibeswand.

Das Pericardium wird durch Verschmelzung der erweiterten Anfangsteile der Ausführungsgänge der Keimdrüsen gebildet. Im übrigen sind die Keimdrüsen und ihre Ausführungsgänge paarig symmetrisch, nur der Endteil der letzteren verschmilzt häufig mehr oder weniger weit mit dem der Gegenseite. Diese Gänge umgeben den Darm und bilden meist eine nach vorn gewendete Schleife, in welche häufig ein Receptaculum seminis mündet; der nach hinten gerichtete Schenkel ist drüsig und höchstwahrscheinlich ectodermaler Herkunft (Schalendrüse).

Beide Räume sind hier demnach ungemein einfach, von dem Hämocöl ist außer dem Herzen erst eine Aorta abgesetzt, die aber kaum mehr als eine große Lacune darstellt, da sie gelegentlich von Muskelzügen durchzogen wird, und noch unvollkommener ein ventraler Blutraum; das Pericardium dient als Uterus, indem es mit den Keimdrüsen in offener Verbindung steht. Daß ein solches Verhalten primitiv ist und daß von ihm das der Mollusken hergeleitet werden kann, steht mir außer Zweifel, nur in einem Punkte dürfte es von der Ausgangsform der Mollusken sich unterscheiden, nämlich darin, daß bei dieser die Keimdrüsen von Anfang bis zu Ende paarig symmetrisch gewesen sind, so daß ein einheitliches Pericardium noch nicht vorhanden war; wenn eine Blutcirculation überhaupt schon vor sich ging, wird das Herz daher vermutlich eine etwas andre Beschaffenheit gehabt haben als bei den Solenogastren — so weit sie bisher untersucht sind. Besondere Excretionsorgane sind nicht bekannt, vielleicht ist das Epithel auf dem Vorhof des Herzens excretorischer Art.

Wie hieraus das Gefäßsystem und das Urogenitalsystem der Chitonen hervorgegangen zu denken ist, macht keine Schwierigkeit; durch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

die Ausbildung des muskulösen Kriechfußes und des Notäums mit den Kiemen, sowie durch die Komplikation des Darmtractus, die Entstehung besonderer Ausführungsgänge der Keimdrüse und die Entwicklung von Nieren sind wesentliche Veränderungen eingetreten. Ich will einige Sätze Plates, der ja die Chitonen eingehend untersucht hat, hier anführen (3, S. 488): »Es ergibt sich, daß die Arterien nicht durch Auswachsen einer Aorta aus dem Herzen als kontinuierliches System entstehen, sondern daß ihre einzelnen Abschnitte unabhängig voneinander auftreten und erst sekundär sich verbinden. Sie gehen hervor aus der bindegewebigen Begrenzung der Schizocölspalten. Bei *Nuttalochiton* (der eine paarige Gonade besitzt) sind die Aorta und die Genitalgefäße im physiologischen Sinne schon vorhanden, aber nicht im morphologischen, weil sie der eignen Wandung noch entbehren. Sobald sie diese im Laufe der phyletischen Differenzierung erhalten, verbinden sich die Aorta mit dem Herzen und die Genitalgefäße mit der Aorta. Die Arteria visceralis bildet für sich ein einheitliches System, das aber nicht im Zusammenhang steht mit der Aorta. Die höheren Chitonen besitzen also zwei getrennte arterielle Systeme, die nur durch das Medium der Kopfhöhle miteinander kommunizieren, alle übrigen Mollusken hingegen ein einheitliches.« Aus der Leibeshöhle gelangt das Blut in den Fuß, wo außer den »Canales neuropedales« zwei seitliche und ein mittlerer Sinus gelegen sind; aus dem letzteren wird es durch den Sinus transversus der Kiemenarterie zugeleitet. Hiernach ist das Verhalten der Aorta, besonders wenn die Keimdrüse paarig ist, ganz ähnlich wie bei Solenogastren; der Mediansinus des Fußes dürfte dem medianen Blutraum der letzteren entsprechen, aus dem, wie erwähnt, das Blut gleichfalls zu den Kiemen gelangt.

Daß die Keimdrüsen fast immer in der Mitte vereinigt sind, ist eine wenig wichtige Veränderung, dagegen von größter Bedeutung ist ihre Abtrennung vom Pericardium in Verbindung mit der Ausbildung eigner Ausführungsgänge. Dadurch ging dem Pericardium jede Beziehung zu den Keimstoffen verloren, und seine Ausführungsgänge erhielten in der Folge eine excretorische Aufgabe, vielleicht im Anschluß an die Excretion der Vorhofswandung; sicher hat hier ein wichtiger Funktionswechsel stattgefunden. Darin unterscheiden sich die Solenogastren sehr wesentlich von allen Mollusken, daß bei diesen die Verbindungswege des Pericards mit der Außenwelt stets die Nierenfunktion besitzen.

Das Herz besteht aus einer medianen Kammer und zwei seitlichen Vorkammern, »welche hinten ineinander übergehen vermittels eines Canalis communis, welcher etwas unter dem Kammerblindsack liegt« (3, S. 478). Wie bei Solenogastren liegt das Pericard über dem Darm,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

und das Herz hat zu diesem gar keine Beziehung. Von einer solchen »sekundären Leibeshöhle«, wie sie nach B. Haller vorhanden sein soll, ist tatsächlich keine Spur wahrzunehmen.

Obschon die Chitonen hauptsächlich durch die Umwandlung der Ausführungsgänge des Pericards in Nieren sich den eigentlichen Mollusken (Conchiferen) nähern, haben sie doch in andern Punkten einen eignen Weg eingeschlagen. Für die gemeinsame Ausgangsform der Conchiferen muß man jedenfalls voraussetzen, daß ihre Urogenitalorgane vollkommen paarig gewesen sind, denn unter besonderen Umständen hat sich die Paarigkeit bei den primitivsten Bivalven erhalten. Im einzelnen haben sich die Organe bei den Klassen der Conchiferen verschieden entwickelt.

Die phyletisch ältesten Bivalven (*Arca*) haben die vollkommene Paarigkeit und symmetrische Lagerung beibehalten, zugleich aber die gegenseitige Beziehung der 3 Bestandteile: Keimdrüse, Pericard und Niere beträchtlich verändert, indem diese nur an der Mündung oder in ihrer Nähe in Zusammenhang stehen, im übrigen sich voneinander getrennt haben. Es ist ein der Segmentierung ähnlicher Vorgang, aber dadurch verschieden, daß die 3 Teile ungleichartig sind. Nur durch die starken Byssusmuskeln ist hier die gegenseitige Annäherung und Verschmelzung der symmetrischen Organe verhindert, sobald jene kleiner werden, verwachsen nicht nur die beiden Pericardien, sondern auch die Nieren in der Mitte (*Pectunculus*, *Nucula*) miteinander.

Jedes der beiden Pericardien enthält ein Herz, das aus einer seitlichen Vorkammer und einer nach der Mitte gewendeten Kammer besteht; aus dieser geht nicht nur eine vordere dorsale Aorta ab, die sich nach ihrer Vereinigung mit der der Gegenseite zum (rudimentären) Kopfteil, zum Fuß, zum vorderen Teil des Mantels und zu den Eingeweiden (Keimdrüse, Leber) begibt, sondern auch eine hintere, die sich unter dem Darm mit der der andern Seite vereinigt und hauptsächlich den hinteren Teil des Mantels versorgt. Sobald die beiden Pericardien sich einander nähern und verschmelzen, müssen auch die Herzen zusammenwachsen; das geschieht bald entlang der vorderen Aorta, so daß ein über dem Darm gelegenes Herz entsteht (*Nucula*), bald entlang der hinteren Aorta, woraus ein Herz unter dem Darm hervorgeht (*Malletia chilensis*), bald beiden Aorten folgend, dann umwächst die Herzkammer den Darm, wie es bei *Leda*, bei *Pectunculus* und den meisten übrigen Bivalven der Fall ist. Da weder den Solenogastren ein zwischen Darmepithel und Darmmuskulatur gelegener Blutsinus zukommt, noch die Herzkammer bei *Pectunculus* unmittelbar außerhalb vom Darmepithel liegt, sondern von ihr durch eine Muskelschicht getrennt ist, so ist mit aller Sicherheit zu sagen, daß ein Hervorgehen des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

Molluskenherzens aus einem solchen Darmsinus unmöglich anzunehmen ist. Weder die Solenogastren, noch die Chitonen, noch die ursprünglichsten Bivalven haben ein vom Darm durchbohrtes Herz, während anderseits bei den höheren Gastropoden das vom Darm durchsetzte Herz sich von diesem ablöst, so daß offenbar zwischen beiden kein genetischer Zusammenhang besteht und die Ansicht von Grobben und Lang, nach welcher das Herz der Mollusken dem Darmblutsinus gleichwertig sei, bei näherem Zusehen jeder tatsächlichen Grundlage entbehrt.

Die Urogenitalorgane der ursprünglichsten Gastropoden sind von denen der Bivalven beträchtlich verschieden; die eine der beiden Keimdrüsen dürfte völlig verschwunden sein und nur die nach der Drehung rechts gelegene ist erhalten, sie mündet in den äußeren Teil der rechten Niere, entbehrt also zunächst eines eignen Ausführungsganges. Die Trennung von dem excretorischen Apparat ist hier also noch unvollständig, der ursprünglich in das Pericard führende Gang hat sich aber doch fast bis zur Mündung der Niere verschoben.

Die primitiven beiden Nieren sind zunächst noch erhalten, wenn auch infolge der durch die Drehung bewirkten ungleichartigen Beziehung zu den übrigen Organen verschieden ausgebildet, und beide haben den Zusammenhang mit dem Pericard bewahrt. Aber schon bei den höheren Rhipidoglossen und den älteren Taenioglossen verliert die rechte Niere ihre Verbindung mit dem Pericard und wird entweder ganz rückgebildet, wie es im männlichen Geschlecht der Fall zu sein scheint, oder sie wird zu einem Anhangsorgan der weiblichen Leitungswege (Receptaculum seminis). So hat das Pericard aller höheren Gastropoden nur eine Verbindung mit der Außenwelt, die linke Niere, behalten, die der rechten Niere der Bivalven homolog ist. Die andre hat einen eigentümlichen Funktionswechsel durchgemacht; bei den Ausgangsformen war sie ein Ausführungsgang der Keimdrüse, darauf wurde sie in eine Niere umgewandelt, um schließlich, da trotzdem ihre Verbindung mit dem Keimdrüsengang bestehen blieb, zu einem Anhang des letzteren rückgebildet zu werden. Daß ein beträchtlicher Teil des Keimdrüsenganges höherer Gastropoden aus der Niere hervorgegangen ist, halte ich für unwahrscheinlich, es hat sich vielmehr der ursprünglich nahe der Nierenmündung endende Gang mit dem drüsigen ectodermalen Teil verbunden, und an der Verbindungsstelle ist der Rest der Niere als Anhang erhalten geblieben oder völlig verschwunden.

Bei Fissurelliden und Dokoglossen hat sich anderseits die linke Niere stark rückgebildet, während die rechte eine sehr bedeutende Vergrößerung erfahren hat, dabei ist ihre Beziehung zur Keimdrüse erhalten geblieben. Es sei auch erwähnt, daß ich bei *Septaria parva* eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

beträchtliche Vergrößerung des Pericards gefunden habe. Sowohl die große rechte Niere von Fissurelliden, als auch das vergrößerte Pericard von *Septaria* darf man nur als besondere Ausbildung unter gewissen Verhältnissen ansehen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Leibeshöhle aufweisen, auch wohl funktionell sich ähnlich verhalten, doch hat es meines Erachtens gar keinen Wert, sie als Leibeshöhle zu bezeichnen oder gar den Abschnitten der Fissurellenniere besondere Namen beizulegen, wie es B. Haller getan hat.

Das Herz der ältesten Gastropoden besteht ebenso wie bei den meisten Zweischalern aus einer vom Enddarm durchbohrten Kammer

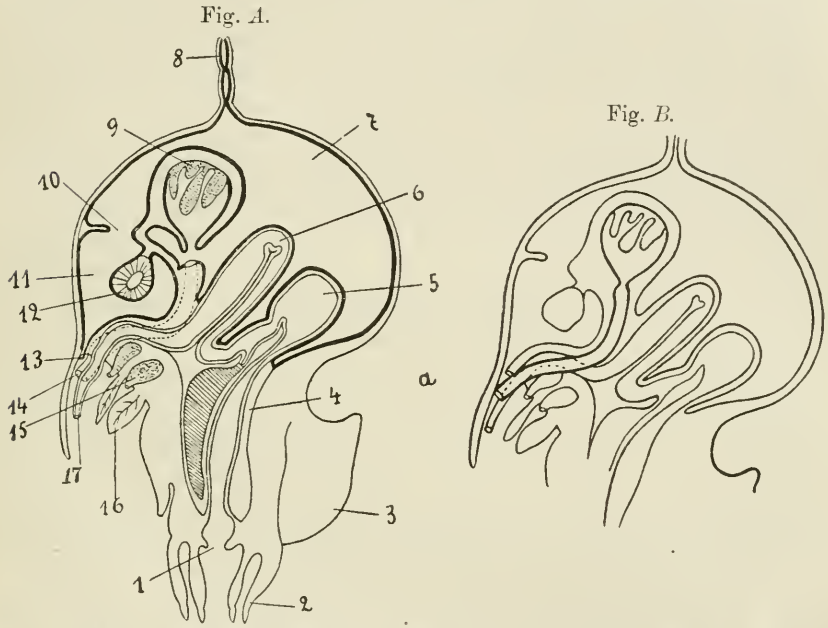

Fig. *A*. Schematische Darstellung der sekundären Leibeshöhle von *Nautilus* ♀. Die Wandung der sekundären Leibeshöhle ist durch die dicke schwarze Linie bezeichnet. *1*, Mund; *2*, Tentakel; *3*, Kopfkappe; *4*, »primäre Leibeshöhle«; *5*, Magen; *6*, Darm; *7*, sekundäre Leibeshöhle; *8*, Sipho; *9*, Ovarium; *10*, Verbindung zwischen dem Pericardialteil und der Gonadenhöhle; *11*, Pericardium; *12*, Herz; *13*, Öffnung des Pericards in die Mantelhöhle (diese Öffnung liegt tatsächlich dicht neben der Nierenöffnung); *14*, Mündung des Oviducts (in Wirklichkeit rechts vom After); *15*, Niere; *16*, Kieme; *17*, After.

Fig. *B*. Vorstufe mit abgetrennter Keimdrüse.

und 2 Vorkammern, doch schon bei Rhipidoglossen bildet sich mit der rechten Kieme der rechte Vorhof zurück und die Herzkammer trennt sich vom Darm, so daß sie zu diesem bei der großen Mehrzahl der Schnecken ebensowenig Beziehung hat wie bei Chitonen, den ältesten Bivalven und den Cephalopoden. Auf Einzelheiten des Circulations-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

systems einzugehen, habe ich keinen Grund; es ist nur zu betonen, daß ebenso wie bei Chitonen ein großer Teil lacunär ist, und daß sich die Gefäße aus dem primitiven Lacunenwerk heraus entwickelt haben, endlich daß dieses dem Blutraum der Solenogastren homolog ist.

Die Verhältnisse der Cephalopoden hat Grobben wegen einer gewissen Ähnlichkeit mit denen der Anneliden, besonders wegen der Beziehung der »Leibeshöhle« zur Keimdrüse für primitiv angesehen. Meiner Ansicht nach kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Cephalopoden den höchst entwickelten Ast des Molluskenstammes darstellen, und daß gerade auch die Cölomverhältnisse sich am weitesten vom Ausgangspunkt entfernt haben. Da es mir nicht auf Einzelheiten, sondern auf die Auffassung des Ganzen ankommt, will ich nur kurz angeben, wie ich mir das Zustandekommen des Verhaltens von *Nautilus* vorstelle. Fig. *A* stellt dieses schematisch dar (aus Hescheler, Bearbeitung der Mollusken in Langs Lehrbuch); es münden hier getrennt aus der Kiemendrüsengang, das Pericard und die Nieren. Aus dieser Tatsache folgt mit Sicherheit, daß hier kein primitives Verhalten vorliegt, sondern daß ganz ähnlich wie bei *Arca* sich die drei ursprünglich zusammenhängenden Teile voneinander getrennt haben. Aber wie ist dabei der Zusammenhang der Keimdrüse mit der Leibeshöhle, die doch sicherlich das vergrößerte Pericard darstellt, zu erklären? Zu diesem Zweck braucht man in obiger Figur nur eine kleine Veränderung vorzunehmen (Fig. *B*), indem man die Fortsetzung der Leibeshöhle zwischen der Keimdrüse und ihrem Ausführungsgange fortläßt und diese beiden miteinander verbindet. Durch eine solche Vorstufe erklärt sich das jetzige Verhalten in der einfachsten Weise, indem sich das schon sehr vergrößerte Pericard unter der Keimdrüse einschiebt, mit dem inneren (mesodermalen) Teil des Ausführungsganges verwächst und so die Keimdrüse vom ectodermalen Teil des letzteren trennt. So ist demnach sekundär eine Verbindung zwischen Keimdrüse und Pericard wieder hergestellt worden. Ähnlich wird es für die übrigen Cephalopoden anzunehmen sein, bei Decapoden mündet der Pericardialgang in den äußeren Teil der Niere, so daß hier alle 3 Teile des Urogenitalsystems miteinander in Verbindung stehen.

Das Blutgefäßsystem ist viel weiter entwickelt als bei andern Mollusken, so daß die Cephalopoden auch hierin die höchste Entwicklungsstufe einnehmen.

Wenn man den Hohlraum des Urogenitalsystems der Mollusken als »Cölom« bezeichnete, hat man — ausgesprochen oder stillschweigend — seine Homologie mit der Leibeshöhle der Anneliden angenommen. Hempelmann (1) nennt auch mich als Vertreter dieser Ansicht, er

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

weiß also nicht, daß ich vor 8 Jahren eine wesentlich verschiedene Auffassung ausgesprochen habe.

Wenn man Organe von Mollusken mit denen andrer Tierstämme vergleichen will, muß man von deren Urformen oder vielmehr, da solche doch nicht unverändert erhalten sind, von den ihnen am nächsten stehenden Tieren ausgehen; daß das die Solenogastren sind, ist gegenwärtig kaum mehr zu bezweifeln. In der Tat ergibt ein Vergleich derselben mit Anneliden und einigen verwandten Formen höchst interessante Ergebnisse. Von *Dinophilus* ist nur das hervorzuheben, daß zwischen Darm und Hautmuskelschlauch ein vacuolenhaltiges Parenchym vorhanden ist, welches am Darm eine größere Höhlung freiläßt; daher ist diese der von Solenogastren ganz ähnlich und wie sie als Hämocöl oder Schizocöl anzusehen, in der ein Herz noch nicht ausgebildet ist. Dabei sind aber Nephridien erhalten, die den Solenogastren zu fehlen scheinen, und zwar in 5 Paaren, so daß hierin — wie in einigen andern Organen — sich eine nahe Verwandtschaft zu den Anneliden ausdrückt. Die ♀ Keimdrüsen bestehen aus 2 Paaren von Ovarien und einer ventralen Höhlung (Uterus), die vermutlich eine medioventrale Mündung hat; eine Beziehung zur Leibeshöhle besteht ebensowenig wie bei den Solenogastren.

Besonders wichtig für den Vergleich zwischen Solenogastren und Anneliden scheinen mir als Zwischenformen die Nematomorpha (*Gordius*, *Nectonema*) zu sein. Soweit der Raum zwischen Darm und Hautmuskelschlauch nicht von dem besonders vorn und hinten stark ausgebildeten Parenchym erfüllt wird, finden wir bei *Gordius* nach Rauther (4, S. 38) 3 Hohlräume; 1) einen Darmsinus, »einen meist ziemlich weiten Hohlraum, der einerseits unmittelbar von der basalen Fläche des Epithels, anderseits vom Parenchym begrenzt wird«, 2) den Rückenkanal, der an beiden Enden blind endet und ringsum von Parenchymzellen unregelmäßig begrenzt wird, 3) beim Weibchen den Ovarialdivertikeln entsprechende segmentale Sinus, die einerseits vom Parenchym, anderseits vom Keimepithel oder den reifenden Eiern begrenzt werden, beim Männchen »ein Paar langgestreckter, röhrenförmiger Gebilde, in denen die Samenzellen reifen«; diese Samensäcke »verdanken ihre Entstehung der Auflösung der epithelialen Wandung der männlichen Gonade, so daß sie im Grunde dem Binnenraum der letzteren + einem möglicherweise vorhanden gewesenen lateralen, aber nicht segmental zerfallenen, Blutsinus entsprechen«.

Die ♀ Geschlechtsorgane bestehen aus den erwähnten Divertikeln und einem Längsgange jederseits, der sich hinten in den Eileiter fortsetzt; die beiden Eileiter münden in einen medianen, unter dem Darm gelegenen Uterus mit vorderem Receptaculum seminis, der hinten in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

ein Atrium und endlich in die Cloake übergeht. Die beiden Hoden sind einfache Schläuche, deren Ausführungsgänge getrennt in die Cloake ausmünden.

Diese Organe haben somit die größte Ähnlichkeit mit denen der Solenogastren, und zwar die weiblichen hauptsächlich mit denen von *Neomenia*, wo sie gleichfalls aus metameren Divertikeln und Längsgängen bestehen, die Oviducte vereinigen sich unter dem Darm miteinander und münden durch ein Atrium (Vagina) in die Cloake aus; die männlichen sind denen der meisten übrigen Solenogastren ähnlich, die aus einfachen Längssäcken bestehen. Die Frage, ob die Einzelheiten in beiden Gruppen homolog sind, scheint mir wenig wichtig zu sein, jedenfalls ist die Ähnlichkeit so auffallend, daß man sie schwerlich anders deuten kann, denn als Zeichen naher Verwandtschaft (daß die übrige Organisation damit nicht im Widerspruch steht, sei nur kurz hervorgehoben).

Auch der Darmsinus der Gordiiden ist dem Blutraum, der bei Solenogastren den Darm umgibt, in der Hauptsache gleichwertig, während der Rückenkanal einige Ähnlichkeit mit der Aorta besitzt und ihr entsprechen mag. Rauther hat im Darmsinus von *Gordius tolosanus* freie runde Zellen gefunden, die er als Blutzellen ansieht (4, S. 40); ein Herz fehlt. Merkwürdig ist nun aber, daß bei *Gordius* die Wandung der Keimdrüse sich rückbildet, also weniger eine morphologische als histologische Erscheinung, so daß die Keimstoffe in die segmentalen (♀) oder röhrenförmigen (♂) Sinus der Leibeshöhle zu liegen kommen und nur vom Parenchym umschlossen werden, ohne durch ein Epithel von ihm getrennt zu sein.

Nephridien scheinen den Gordiiden ganz zu fehlen, ebenso wie den Solenogastren.

Will man nun schließlich die Leibeshöhle der Anneliden erklären, so darf das nur durch Vergleich mit diesen 3 Tiergruppen geschehen, den Solenogastren, Dinophiliden und Gordiiden, die sicherlich ihre nächsten Verwandten sind und die in verschiedenen Organen teils ursprüngliche Züge bewahrt, teils sich mehr verändert haben, so haben nur die Dinophiliden die Nephridien und die Kopfgruben bewahrt, die ventrale Flimmerrinne ist nur den Gordiiden verloren gegangen, doch stehen diese im ganzen den »Archianneliden« weitaus am nächsten (Nervensystem, Hautmuskelschläuch). Auch im Verhalten der Leibeshöhle zeigen sie so viel Beziehungen zu diesen, daß man einzig und allein durch Vergleich mit ihnen das der letzteren verstehen kann.

Bei *Gordius* fanden wir 2 Hohlräume, den Darmsinus und den Rückenkanal, welche den Körper der Länge nach durchziehen, und die segmentalen Sinus des Weibchens — vom Männchen sehe ich hier ab;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

ihnen entsprechen bei *Protodrilus* der Darmsinus, ein nur im vorderen Teil vorhandenes herzartiges Rückengefäß und die segmentalen Kammern der Leibeshöhle, in denen sich gleichfalls die Keimstoffe entwickeln; die Septen sind gitterförmig durchbrochen. Die Übereinstimmung ist demnach eine vollkommene, und man kann nicht wohl an der Homologie zweifeln.

Von *Polygordius flavocapitatus* gibt Uljanin an (s. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 28 S. 390—392), daß das Rückengefäß an einer Stelle erweitert ist und pulsiert; von den Segmentalorganen ist es nicht sicher, ob sie innen offen sind. »Die ganze Körperhöhle ist vollständig ausgefüllt mit Bindegewebe, welches alle Organe netzförmig einhüllt. Um den Darmkanal herum bildet dieses Gewebe eine festere Hülle, welche auch in das das Rücken- und Bauchgefäß einschließende Mesenterium übergeht.« Die untersuchten Formen sind Hermaphroditen. Die weiblichen Organe liegen seitlich vom Bauchmesenterium und stellen sich dar in Form von unregelmäßigen, mit Bindegewebe überzogenen Lappen, von denen jeder mehrere Eier enthält. Diese fallen bei der Reife in die Körperhöhle, wo sie sich frei von einem Segment zum andern bewegen. Sie treten durch eine besondere an der Bauchseite des letzten Körpersegmentes befindliche Öffnung nach außen.

Ich betone hiernach die starke Entwicklung von Bindegewebe an Stelle des »Peritonealepithels«, das wohl sicherlich nur ein stark rückgebildetes Parenchym darstellt und dem Parenchym von *Gordius* gleichwertig ist; die Eier liegen anfangs nicht frei, sondern sind vielleicht nicht nur von Bindegewebe, sondern auch von einer Epithelwand abgeschlossen; die Septen sind unvollständig; endlich besonders auffallend ist die Angabe, daß die Eier durch eine besondere Öffnung am Hinterende austreten, was ja ganz an die Eiablage von *Gordius* erinnert. Ob von den Längsgängen des letzteren keine Spur wahrzunehmen ist, würde von großer Wichtigkeit sein.

Es ist hier ein Gegensatz entstanden zwischen den zusammenhängenden Längsräumen, Darmsinus und Rückengefäß, und den segmentalen Kammern, die doch ursprünglich wie jene Teile des Schizocöls sind: jene sind Bluträume geblieben, während diese sich von ihnen abgetrennt haben und eine Verbindung mit den Keimdrüsen eingegangen sind. Wo sie in offener Verbindung mit den Nephridien stehen, sind diese jedenfalls ohne Beziehung zu einer Ausleitung der Eier.

Die Weiterentwicklung bei den Polychäten bietet keine Schwierigkeit. Mit der völligen Rückbildung der Ovariallängsgänge (ob überhaupt noch Andeutungen von solchen hier und da nachweisbar sind, wäre noch festzustellen) mußten sich besondere Apparate für die Ausleitung der Keimstoffe entwickeln, es sind die Genitaltrichter, die nur

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

ausnahmsweise für sich nach außen führen, in der Regel mit den Nephridien, die bald innen geschlossen, bald mit einem Nephrostom versehen sind, Verbindungen eingehen. Wo die Keimstoffe auf einen Teil des Körpers beschränkt sind, können die Nephridien in diesem Teil ganz zu Genitalgängen umgebildet sein, während sie im übrigen rein excretorisch geblieben sind. Für die Annahme, daß ursprünglich Genitalgänge und Nephridien nebeneinander in einzelnen Segmenten vorhanden gewesen sind, liegt durchaus kein Grund vor, im Gegenteil spricht alles dafür, daß ursprünglich Längsgänge vorhanden waren, die sich dann rückgebildet haben, ohne daß zunächst noch segmentale Gänge existierten und daß sich solche erst weiterhin entwickelt haben.

Die Septen bestehen jedenfalls von vornherein aus Transversalmuskelzügen und Aufhängebändern des Darmes, die mehr oder weniger von Bindegewebe umgeben sind und zu vollständigen Scheidewänden zwischen den Segmenten werden können. Darin, sowie in der Beziehung der Leibeshöhle zu den Bluträumen verhalten sich die Polychäten sehr verschieden. In der Regel sind die Blutgefäße ganz gegen die Kammern der Leibeshöhle geschlossen; bei Euniciden finden sich statt des medianen Rückengefäßes zwei pulsierende Gefäße neben dem dorsalen Mesenterium, im vorderen Teil von einem lockeren Bindegewebe umgeben; fast durchgängig ist ein ventrales Längsgefäß vorhanden und segmentale, von den Dissepimenten getragene Quergefäße, die zuweilen contractile »Bulbillen« enthalten.

Obwohl ich mich vor 2 Jahrzehnten für die Gonocöltheorie erklärt hatte, ist es mir doch schon längst klar geworden, daß diese nicht alle Verhältnisse genügend erklärt. In meiner neuen Arbeit (5, S. 419) habe ich einige Gründe, welche dagegen sprechen, angegeben. Es war besonders die Tatsache, daß die Hohlräume der Anneliden denen von *Dinophilus*, von Nematoden usw. in mancher Hinsicht so ähnlich sind, daß man nur schwer annehmen kann, sie wären ihnen nicht homolog; der einzige Grund dagegen ist ihre Beziehung zu den Keimstoffen, demnach zeigt die Leibeshöhle der Anneliden einerseits die Eigenschaften eines Schizocöls, anderseits die eines Gonocöls, und daher war ich zu der Annahme gekommen, daß die Keimstoffe »infolge einer Resorption oder Zerreißung der trennenden Wand in die Leibeshöhle gerieten« (l. c. S. 430), ehe ich noch auf die Gordiiden aufmerksam geworden war.

Einen weiteren Grund gegen die Gonocöltheorie sehe ich in der Beziehung der Cölomsäcke der Anneliden zur Körpermuskulatur. Der Hautmuskelschlauch der Archianneliden ist dem von Gordiiden so ähnlich, daß man unmöglich annehmen kann, daß er ihm nicht homolog

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

ist, und bei Gordiiden kann doch von einer Entstehung aus der Keimdrüsenwand keine Rede sein. Auch die ganze Muskulatur der Polychäten ist der von Solenogastren so ähnlich, daß mir die Annahme, das Homologon der letzteren sei rückgebildet und durch eine Neubildung aus der Gonocölwand ersetzt, einfach absurd erscheint. Außerdem kann ich schon an und für sich die Hypothese, daß die Gonocölwand die Leibesmuskulatur hervorgebracht habe, nur für durchaus unwahrscheinlich halten.

Nach der Gonocöltheorie muß man annehmen, daß jedes Segment von vornherein ein paar Gonoducte besessen habe, ähnlich wie es bei Nemertinen der Fall ist. Das widerspricht aber vollkommen den Tatsachen, indem die Nephridien ursprünglich rein excretorisch sind und erst sekundär zum Teil die Ausleitung der Keimstoffe übernehmen. Da die Segmentalorgane bei Anneliden häufig innen geschlossen und mit »Solenocyten« ausgestattet sind, kann man sicherlich einzig und allein annehmen, daß sie den Nephridien von *Dinophilus* und wie sie den Protonephridien von Turbellarien homolog sind; nach unsern gegenwärtigen Kenntnissen ist auch die Homologie zwischen den geschlossenen (Protonephridien) und offenen (Metanephridien) Segmentalorganen der Anneliden sicher begründet (2). Das ist neuerdings von verschiedenen Seiten anerkannt worden, während früher die Excretionsorgane von Anneliden und Turbellarien für ganz verschiedene Organe gehalten wurden. Daß jene innere Öffnungen haben können, ist jedenfalls eine Folge des Abschlusses der Leibeshöhle gegen das Blutgefäßsystem, weil dieses durch die Segmentalorgane nicht mit dem Seewasser in offener Verbindung steht.

Zuweilen freilich verbinden sich wiederum die Kammern der Leibeshöhle mit dem Blutgefäßsystem, und auch das scheint mir ein Grund gegen die Gonocöltheorie zu sein.

Geht man auf dem von mir angegebenen Wege vor, so kann man von allen mehr oder weniger unwahrscheinlichen Theorien absehen und kommt durch einfachen Vergleich der nächstverwandten Formen zu einer völlig genügenden und einwandfreien Erklärung der Tatsachen.

Trotz der Einwände, die Hubrecht und Rauther gegen die Ableitung der hier betrachteten Tiergruppen von Turbellarien vorgebracht haben, halte ich durchaus an einer solchen Ableitung fest[1] und kann die Sedgwicksche Zurückführung der Articulaten auf Anthozoen nur für ganz unwahrscheinlich erklären. Ich will aber hier nur er-

---

[1] Die Komplikation des Nervensystems und der Fortpflanzungsorgane ist durch ihre starke Decentralisation ein Beweis für ihre primitive Stellung, je höher sie entwickelt sind, desto konzentrierter und einfacher werden diese Organe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

wähnen, daß die Turbellarien noch kein Schizocöl besitzen und daß die Hohlräume ihrer Fortpflanzungsorgane wenig ausgedehnt sind.

Während *Dinophilus* ähnlich wie die Rotatorien, Nematoden usw. zwar ein Schizocöl, aber noch keine pulsierenden Circulationsorgane besitzt, ist bei Solenogastren außer einem mehr oder weniger weiten Blutraum ein Herz entwickelt, doch habe ich hervorgehoben, daß dieses bei der Ausgangsform der Mollusken noch nicht oder doch nicht in derselben Form vorhanden gewesen sein dürfte, und vielleicht auch nicht bei den ältesten Anneliden, denn es spricht viel für die ursprüngliche Paarigkeit des pulsierenden Apparates.

Durchaus paarig sind auch ursprünglich die Keimdrüsen mit ihren Ausführungsgängen, die nur am Ende häufig in der Mitte verschmelzen. So ist das mediane Pericard der Solenogastren schon ein weiteres Stadium, ebenso bei Chitonen und fast allen Mollusken. Dasselbe ist der erweiterte Anfangsteil der Gonoducte, der dadurch eine besondere Bedeutung erlangt hat, daß er in eine Beziehung zum Herzen getreten ist. Die bei Solenogastren und Gordiiden so auffallend ähnlichen Gonoducte sind sowohl bei Mollusken wie bei Anneliden ihrer ursprünglichen Aufgabe verlustig gegangen und haben sich bei jenen zu Nieren umgebildet, während sie bei Anneliden völlig der Rückbildung anheim fallen.

Die Gonaden von *Neomenia* sind segmentale Säcke, die in ihrer Anordnung den seitlichen Darmtaschen entsprechen, ebenso wie die Transversalmuskeln, so daß hier schon in verschiedenen Organen eine metamere Anordnung vorhanden ist — übrigens ähnlich wie bei manchen Turbellarien. Bei Gordiiden sind am Darm keine Taschen ausgebildet, aber die ♀ Keimdrüsen verhalten sich ganz ähnlich wie bei *Neomenia*, nur sind ihre Scheidewände gegen die entsprechenden Hohlräume der Leibeshöhle rückgebildet. Hier ist also die von mir zunächst theoretisch angenommene Verbindung von Schizocöl und Gonocöl tatsächlich vorhanden und nachweisbar; das Verhalten der Anneliden schließt sich mit dem unmittelbar an.

Hiernach ist die Annahme, daß die Hohlräume des Urogenitalsystems von Mollusken der Leibeshöhle von Anneliden homolog sind, unrichtig; bei den letzteren haben die Gonaden ihren Hohlraum verloren und die Keimstoffe fallen in die Kammern der Leibeshöhle, die als ein Teil des Schizocöls anzusehen sind; ein Homologon des Pericards und der Nieren von Mollusken existiert bei Anneliden überhaupt nicht, da die primitiven Gonoducte, aus denen sie hervorgegangen sind, hier völlig verschwunden sind.

Ebensowenig ist die Annahme richtig, daß das Molluskenherz dem Darmsinus der Anneliden homolog ist, überhaupt gibt es bei Mollusken

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

kein Homologon s. s. dieses Sinus, der sich erst bei Gordiiden und Anneliden vom Hämocöl, wie es etwa die Solenogastren besitzen, abgesondert hat. Daß die Aorta von Solenogastren und Mollusken mit ihrem pulsierenden Teil sich auf dieselbe Anlage zurückführen läßt, wie der Rückenkanal von *Gordius* und das Dorsalgefäß von Anneliden, ist möglich, jedenfalls ist dieses die erste Differenzierung aus dem allgemeinen Blutraum und primitiver als ein gesonderter Darmsinus, dessen Entstehung mit der Ausbildung der segmentalen oder rohrförmigen Sinus an den Gonaden der Gordiiden in Zusammenhang steht. Diese haben sich durch teils muskulöse, teils parenchymatöse Scheidewände vom Hämocöl abgegrenzt und bei Anneliden hat sich ein geschlossenes Blutgefäßsystem entwickelt.

Die Nephridien sind bei Solenogastren und Mollusken nur als Larvenorgane nachweisbar, auch beim erwachsenen *Gordius* verschwunden, während sie bei Anneliden häufig offene Verbindung mit den Kammern der Leibeshöhle erhalten und schließlich mehr oder weniger sich zu sekundären Gonoducten umbilden können.

Angeführte Schriften.

1) Hempelmann, Langs »Beiträge zu einer Trophocöltheorie« und daran anschließende Arbeiten über das Hämocöl. Zool. Centralbl. v. 16. S. 137 bis 170. 1909.
2) Meisenheimer, Die Excretionsorgane der wirbellosen Tiere. Ergebn. Fortschr. Zool. v. 2. S. 275—366. 1909.
3) Plate, Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. C. Zool. Jahrb. Suppl. v. 5. 1901.
4) Rauther, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und der phylogenetischen Beziehungen der Gordiiden. Jen. Zeitschr. Naturw. v. 40. S. 1—94. 1905.
5) Thiele, Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Zeitschr. wiss. Zool. v. 72. S. 249—466. 1902.
6) —— Zur Cölomfrage. Zool. Anz. v. 25. S. 82—84. 1902.

4. Über die Entwicklung von Agelena labyrinthica Clerck.

Von Dr. Gerhard Kautzsch, Assistent am Zoolog. Institut in Marburg.

eingeg. 16. März 1910.

In Fortsetzung früherer Studien über die Embryonalentwicklung von *Agelena*[1] habe ich im Laufe des vergangenen Jahres die spezielle Entwicklung des Abdomens mit Ausschluß des Circulationssystems verfolgt. Die Untersuchungen waren in erster Linie auf allgemeinere Fragen gerichtet; sie bezogen sich auf die Bedeutung der Keimblätter, die frühzeitige Differenzierung der Keimdrüsen, und ferner auf das phylogenetische Problem. Demzufolge wurde besonders die Entstehung

[1] Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. vol. 28. Heft 3. 1909.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 35

Autor(en)/Author(s): Thiele Johann [Johannes] Karl Emil Hermann

Artikel/Article: Über die Auffassung der Leibeshöhle von Mollusken und Anneliden. 682-695