1885. Christiansen, C., II. Mittheil., Ann. der Phys. u. Chem. N. F. Vol. 24. p. 439–446.
1879. Landolt, Das optische Drehungsvermögen organischer Substanzen. Braunschweig.
1882. Lippich, F., Über polaristrobometrische Methoden, in: Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. 85. 2. Abt. S. 268—326 u. 1 Taf.
1884. Feußner, K., Über die Prismen zur Polarisation des Lichtes, in: Zeitschr. f. Instrumentenkunde. Jahrg. 4. S. 41—50 u. 8 Textfig.
1891. Grosse, Über Prismen zur Polarisation des Lichtes, in: Verhandl. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 63. Versamml. 1890. II. Teil. S. 33—36.

5. Über die Enterocöltheorie.

Von Prof. Dr. H. E. Ziegler.

eingeg. 19. Januar 1914.

Als die Gebrüder Hertwig im Jahre 1882 ihre »Cölomtheorie« veröffentlichten, betrachtete man diese Lehre als ein neues Fundament für die ganze Morphologie der Tiere[1]. Auch ich war damals ein begeisterter Anhänger. Aber nach einiger Zeit erkannte ich, daß die Theorie in einigen Punkten nicht richtig ist[2], und allmählich habe ich mich immer weiter von dieser Lehre entfernt, indem ich zu der Überzeugung kam, daß die Enterocölbildung kein palingenetischer, sondern ein cänogenetischer Vorgang ist. Als ich jetzt für das Handwörterbuch der Naturwissenschaften die Artikel über die Leibeshöhle und über den Stammbaum des Tierreichs bearbeitete[3], habe ich mich von neuem mit diesem Problem beschäftigt, und will hier meine Auffassung darlegen.

Ich gehe davon aus, daß in fast allen denjenigen Tierklassen, in welchen die Divertikelbildung des Urdarms vorkommt, auch noch andre Bildungsweisen des Mesoderms beobachtet sind. Nur allein bei den Chaetognathen ist nur die Divertikelbildung bekannt.

Wenn nun das Mesoderm in einer Tierklasse manchmal als solide Masse sich vom Urdarm trennt und manchmal durch Ausstülpung vom Urdarm aus entsteht, so halten die Gebrüder Hertwig die letztere Bildungsweise unbedenklich für die ursprüngliche. Ich habe aber schon früher mehrmals (zuerst 1888) darauf hingewiesen, daß man auch die entgegengesetzte Meinung vertreten kann[4]. Der kompakte Mesodermstreifen kann palingenetisch sein, die hohle Anlage cänogenetisch. Es

---

[1] Oskar und Richard Hertwig, Die Cölomtheorie. Jenaische Zeitschrift. 15. Bd. 1882.

[2] H. E. Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. d. D. Zool. Ges. 1898. S. 21 u. f.

[3] Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Artikel »Leibeshöhle«. 6. Bd. Jena 1913. S. 148—164 u. Artikel »Zoologie«, letzter Bd. 1914.

[4] H. E. Ziegler, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 32. 1888. S. 393. — Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. Verh. d. D. Zool. Ges. 1896. S. 142. — Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. d. D. Zool. Ges. 1898. S. 21—24.

liegt ja eine Vereinfachung darin, daß der Hohlraum direkt durch Ausstülpung gebildet wird. Diese vereinfachte Bildungsweise kann in kürzerer Zeit vor sich gehen und ist also für rasch sich entwickelnde freischwimmende Larven die günstigere. Man darf also diese Bildungsweise nicht a priori für die ursprüngliche halten.

Es ist aus vergleichend-anatomischen Gründen unwahrscheinlich, daß die sekundäre Leibeshöhle jemals ein Teil der Darmhöhle gewesen ist. Man hat zwar versucht, sie auf die Magentaschen der höheren Cnidarien oder der Ctenophoren zurückzuführen, aber ich sehe darin lediglich eine Analogie, welche keinen phyletischen Wert hat. Ich bin der Meinung, daß die höheren Würmer und die Mollusken aus niederen Würmern (Plathelminthen) hervorgegangen sind; es scheint mir ganz unmöglich, sie unter Ausschluß der letzteren direkt von hochstehenden Cnidarien (Scyphozoen) oder Ctenophoren abzuleiten.

Bei den Anneliden und den Mollusken bietet die Ontogenie nicht den geringsten Anhaltspunkt für die Meinung, daß ihr Cölom aus Darmdivertikeln hervorgegangen sei. Man hat zwar die Hypothese gemacht, daß die Urmesodermzellen doch Urdarmdivertikeln entsprechen könnten; aber diese Auffassung ist nur um der Theorie willen aufgestellt und trägt künstlich die kompliziertere Bildungsweise in die einfachere hinein. Es ist eine viel näherliegende Ansicht, die Urmesodermzellen der höheren Würmer und der Mollusken mit den Urmesodermzellen oder den Urgenitalzellen der niederen Würmer zu homologisieren.

Die Gonaden müssen bei allen Metazoen homolog sein; denn bei jeder phyletischen Umwandlung muß jedenfalls die Keimbahn erhalten bleiben. Die Anlage der Gonaden wird früh oder spät erkennbar, bei manchen Tieren schon während der Furchung, bei andern erst nach der Keimblätterbildung zur Zeit der histologischen Differenzierung. Von den Würmern an steht die Anlage der Gonaden in Beziehung zu dem Mesoderm; die Urgenitalzellen sind Schwesterzellen der Urmesodermzellen oder entstehen später im Mesoderm. Bei den Anneliden und den Mollusken gibt es Urmesodermzellen, und aus diesen bildet sich jederseits ein Mesodermstreifen, aus welchem die Gonade, das Cölom und die Excretionsorgane hervorgehen[5]. Wie kann nun eine Divertikelbildung cänogenetisch entstanden sein? Es ist zu bedenken, daß die Urmesodermzellen Schwesterzellen der Urentodermzellen sind. Die nächste Abänderung bestand darin, daß sich das Mesoderm (welches auch die Keimbahn enthielt) erst zu späterer Zeit von dem Entoderm trennte.

---

[5] Bezüglich der Muscheln verweise ich auf meine Arbeit über die Entwicklung von *Cyclas cornea* (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41, 1885) und auf diejenige von K. Herbers über die Entwicklung von *Anodonta cellensis* (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 108, 1913).

Anstatt daß eine Zelle sich in eine Urmesodermzelle und eine Urentodermzelle teilte, ergab sich also eine Herauswucherung des Mesoderms aus dem Urdarm. Aus solcher solider Anlage des Mesoderms entstand schließlich die hohle Anlage, somit das Bild der Ausstülpung.

In solcher Weise erkläre ich die verschiedenartigen Beobachtungen bei den Brachiopoden. Diese Tiere sind vergleichend-anatomisch den höheren Würmern anzuschließen, stellen aber einen hochentwickelten und einseitig ausgebildeten Zweig dieses Astes dar. Es ist daher sehr bedenklich, die in der Entwicklung eines Brachiopoden (*Argiope*) gefundene Enterocölbildung für einen palingenetischen Vorgang zu halten. Da bei andern Brachiopoden (*Thecidium* und *Lingula*) eine solide Anlage des Mesoderms vorkommt, so sehe ich die Divertikelbildung bei *Argiope* als cänogenetisch an[6].

Viel Wahrscheinlichkeit hat die von verschiedenen Forschern vertretene Meinung für sich, daß das Cölom der Anneliden, Mollusken, Brachiopoden und Bryozoen aus der Gonadenhöhle niederer Würmer hervorgegangen ist (Gonocöltheorie). Dann ist es unmöglich, dieses Cölom als Darmdivertikel aufzufassen. — Es wäre auch denkbar, das Cölom der genannten Tiere aus Excretionsorganen niederer Würmer abzuleiten (Nephrocöltheorie). In diesem Falle könnte es ebensowenig ein Darmdivertikel sein[7]. — Wenn ich nun die Enterocöltheorie für alle Würmer ablehne, muß ich noch auf die Chaetognathen eingehen.

Die stärkste Stütze der Enterocöltheorie sind die Chaetognathen; in der Cölomtheorie der Gebrüder Hertwig stehen sie im Mittelpunkt der ganzen Darlegung. Das Vorhandensein der Urdarmdivertikel ist kaum zu bezweifeln, da mehrere Forscher den Vorgang in gleicher Weise beobachtet haben. Aber dennoch muß ich die theoretische Bedeutung dieses Vorgangs in Abrede stellen. Die Chaetognathen stehen in ihrer ganzen Organisation den niederen Würmern nahe und sind mit einigem Recht im System in die Nähe der Nematoden gestellt worden. Im letzten Abschnitt des Körpers befindet sich eine Höhle, welche als ein Cölomabschnitt angesehen wird, aber auch ebensogut einfach als Hodenhöhle betrachtet werden kann. Ob in dem übrigen Teil des Körpers ein echtes Cölom besteht, ist mir durchaus zweifelhaft[8]. In der

---

[6] Bei *Lingula anatina* entstehen die Cölomanlagen (nach Yatsu) durch solide Wucherung aus der gemeinsamen mesoentodermalen Zellenmasse, bei *Terebratulina septentrionalis* (nach Conklin) durch eine unvollständige Ausstülpung, bei *Argiope* durch eine vollständige Ausstülpung. Korschelt u. Heider, Lehrbuch d. vergl. Entwicklungsgeschichte. Allg. Teil. Jena 1910. S. 289—291.

[7] Ich verweise auf meinen Artikel über die Leibeshöhle im Handwörterbuch der Naturw. 6. Bd., insbesondere auf die Figuren auf S. 162 u. 163.

[8] Vgl. meine Ausführungen in dem Referat über die Cölomfrage (1898). S. 65 u. 66.

Embryologie klafft eine große Lücke zwischen den frühen Stadien und dem Bau des ausgebildeten Tieres. Meiner Ansicht nach ist es nicht durch Beobachtung erwiesen, daß aus den Urdarmdivertikeln ein Cölom hervorgeht. Ich rechne daher die Chaetognathen zu den niederen Würmern und kann ihnen bei dem jetzigen Stand unsrer Kenntnisse keine Bedeutung für die Theorie der Leibeshöhle beilegen. — Wenn man diese Wurmgruppe auf Grund ihrer Histologie in die Nähe der Anneliden bringen will, so muß man eben deswegen die Divertikelbildung für cänogenetisch halten, wie dies schon Korschelt und Heider in ihrem Lehrbuch (1. Bd. 1890, S. 247) bemerkt haben: »Um diese Art der Mesodermbildung mit der den Anneliden zukommenden Bildung von Mesodermstreifen in Übereinstimmung zu bringen, müßte man annehmen, daß die Mesodermelemente schon im Blastula- und Gastrulastadium sich durch Proliferation erheblich vermehrten, so daß auf diese Weise paarige Mesodermstreifen entstanden, welche in der Urdarmwand liegen blieben und sich erst später durch Divertikelbildung abtrennten«.

Was nun die Echinodermen und die Enteropneusten betrifft, so muß ich mich zunächst gegen die Ansicht von Hatschek, Grobben und Heider wenden, daß diese Tiere von allen andern Metazoen abzutrennen und mit den Chordaten zusammenzubringen seien. Zwischen den Echinodermen und den Wirbeltieren besteht, meiner Ansicht nach, nicht die geringste Beziehung, weder in der Organisation noch in der Embryologie. Wohl aber besitzen die Echinodermen eine Larve, welche ursprünglich ganz bewimpert ist und eine Scheitelplatte besitzt; ich habe die mit der Scheitelplatte versehene Larve *Acrophora* genannt. Bei *Ophiothrix* habe ich die Scheitelplatte schon im Blastulastadium gefunden. Die *Acrophora* der Echinodermen ist den Larven der niederen Würmer anzuschließen und ist auch mit der *Trochophora* verwandt (s. die Figuren 5 u. 6 in dem Artikel »Zoologie« im Handwörterbuch d. N.). Die Echinodermen sind ein Seitenzweig am Stamme der Würmer. Dasselbe gilt für die Enteropneusten.

Bei manchen Echinodermen und bei manchen Enteropneusten ist eine Divertikelbildung am Urdarm beobachtet worden; aber in beiden Abteilungen kommt auch eine andre Bildungsweise des paarigen Mesoderms vor, nämlich die solide Anlage oder Herauswucherung aus dem Darm[9]. Es ist also eine Sache theoretischer Auffassung, welche dieser Bildungsarten als ursprünglich angesehen wird. Ich schließe beide Abteilungen an die Würmer an, und halte ihre Leibeshöhle für homolog

[9] Bei *Ophiothrix fragilis* entsteht das paarige Mesoderm nicht durch Divertikelbildung. Ich habe beobachtet, daß nur wenige Zellen an den betreffenden Stellen aus dem Darm austreten und eine kompakte Zellengruppe bilden, die erst später eine Höhlung erhält. H. E. Ziegler, Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. Verh. d. D. Zool. Ges. 1896. S. 142.

mit derjenigen der Anneliden. Die paarigen Kragenpforten der Enteropneusten können sehr wohl Segmentalorganen entsprechen. Dann wirkt die Auffassung der Leibeshöhle der Anneliden auch auf diejenige der Echinodermen und Enteropneusten ein; folglich kann dann auch hier die Enterocölbildung nicht als palingenetisch angesehen werden.

Was nun schließlich die Wirbeltiere betrifft, so halte ich sie nicht für Verwandte der Enteropneusten. Ich bin vielmehr der Meinung, daß sich die Chordaten schon sehr früh von allen andern Metazoen getrennt haben. Das Medullarrohr der Chordaten ist ein so eigenartiges Organ, daß man bei keiner sonstigen Klasse der Metazoen einen Anschluß finden kann. Ich habe mich an andrer Stelle über die phyletische Entstehung des Medullarrohrs ausgesprochen[10] und will hier nur vom Mesoderm reden. Die Segmentierung der Wirbeltiere braucht nicht aus derjenigen der höheren Würmer entstanden zu sein; sie geht weder von den Gonaden noch von den Excretionsorganen aus, sondern von der Muskulatur. Das Cölom der Wirbeltiere und dasjenige der Anneliden sind nur parallele oder konvergente Bildungen.

Man legt der Enterocölbildung bei *Amphioxus* große Bedeutung bei. Bei den Tunicaten ist eine solche segmentale Divertikelbildung niemals beschrieben worden, und hier kommt wahrscheinlich überhaupt keine Divertikelbildung des Urdarms vor[11]. Bei den Selachiern wuchert der Mesodermstreifen aus dem Urdarm hervor; von einer segmentalen Enterocölbildung, wie sie *Amphioxus* zeigt, ist keine Spur vorhanden; an der Austrittsstelle des Mesoderms entsteht nur eine kleine Bucht, welche manche Autoren als den Beweis einer Divertikelbildung betrachten; ich sehe diese Bucht nur als die Folge der lebhaften Proliferation an[12]. Bei den Amphibien beschrieben die Gebrüder Hertwig die Mesodermbildung als Enterocölbildung[13]; aber entsprechende Bilder haben sich weder bei den Ganoiden, noch bei den Teleosteern, noch bei Cyclostomen[14] gefunden. Bei den Amnioten kann von einer Enterocölbildung auch nicht gesprochen werden.

Ich bin also auch bezüglich der Wirbeltiere der Meinung, daß ihr Cölom nicht als Enterocöl aufzufassen ist, d. h. phyletisch nicht von der Urdarmhöhle stammt.

---

[10] H. E. Ziegler, Die phylogenetische Bedeutung des Kopfes der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschrift. 43. Bd. 1908. Vgl. auch den Artikel »Zoologie« im Handwörterbuch der Naturw. Jena 1914.

[11] Nach Seeliger, Davidoff, Willey, Samassa und Castle. Vgl. mein Referat über die Cölomfrage (1898). S. 69 u. 70.

[12] H. E. Ziegler und F. Ziegler, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.

[13] Oskar u. Richard Hertwig, Die Entstehung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr. Bd. 15 u. 16. 1882—1883.

[14] Al. Goette, Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges. 1890.

Ich komme also zu dem Schluß, daß ich die Enterocöltheorie auf der ganzen Linie bekämpfe, indem ich die Divertikelbildung des Urdarms in allen Fällen für cänogenetisch halte. — Zur Zeit, als die Gebrüder Hertwig ihre Cölomtheorie aufstellten, konnte man noch keine Schnittserien durch kleine Embryonen anfertigen. Infolgedessen beobachtete man zunächst die durchsichtigen pelagischen Larven; da man bei solchen die Divertikelbildung fand, hielt man diesen Modus der Bildung des Mesoderms für den ursprünglichen. Dem jetzigen Stande unsrer Kenntnisse entspricht diese Ansicht nicht mehr.

6. Das Auftreten des Niphargus in oberirdischen Gewässern.

Von August Thienemann, Münster i. W.

eingeg. 12. Februar 1914.

In Nr. 9 des 43. Bandes des Zoologischen Anzeigers hat G. W. Müller einen Aufsatz »Ist *Niphargus puteanus* ein typischer Höhlenbewohner?« veröffentlicht. Da mich selbst seit mehreren Jahren das Auftreten des *Niphargus* in oberirdischen Gewässern lebhaft interessiert hat, so seien mir einige Bemerkungen zu dem Artikel G. W. Müllers hier gestattet.

Daß *Niphargus puteanus* oberirdisch, und zwar vor allem in Quellen sehr häufig ist, geht aus vielen neueren Arbeiten hervor (vgl. z. B. Mrázek in: Sitzber. d. k. böhm. Akad. d. Wiss. Math.-nat. Class. 1900. Sep. S. 5—6; Steinmann in: Ann. Biol. lacustre. II. 1907. p. 55; Thienemann in: Archiv f. Hydrobiol. u. Planktonkunde IV. 1908. S. 18 ff.; hierin auch weitere Literatur); Bornhäuser (Int. Revue d. ges. Hydrobiol. und Hydrographie. 1912. Biol. Suppl. IV. Serie. S. 27 bis 34) fand ihn in 136 Quellen in der Umgebung von Basel; ich habe (Int. Revue. 1912. Biol. Suppl. IV. Serie. S. 11—12; 87—93) eine Anzahl Kärtchen gegeben, auf denen die Verbreitung des Quell-*Niphargus* in verschiedenen Bachgebieten des Sauerlandes dargestellt ist. Die Anmerkung in dem Müllerschen Artikel »Irgendwo erwähnt A. Thienemann das Vorkommen im Thüringer Wald, der genannte ist aber erst durch mich darauf aufmerksam gemacht worden« könnte leicht den natürlich nicht beabsichtigten Eindruck erwecken, als hätte ich bei der Veröffentlichung der Thüringer Fundstellen die Prioritätsrechte meines früheren Lehrers nicht gewahrt; daß dem aber durchaus nicht so ist, geht daraus hervor, daß ich, als ich das erstemal über *Niphargus* schrieb (X. Jahresbericht d. Geogr. Gesellschaft zu Greifswald. 1906. Sep. S. 66; sowie Archiv f. Hydrobiol. u. Planktonkunde IV. 1908. S. 19), ausdrücklich betonte, daß »Herr Professor G. W. Müller den

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 44

Autor(en)/Author(s): Ziegler Heinrich Ernst

Artikel/Article: Über die Enterocöltheorie. 136-141