

das südliche Skagerrak, das westliche Kattegat, die Sunde des Dänischen Archipels und die westliche Ostsee; dagegen gehört nicht zu diesem Gebiet die tiefe Rinne an der Südküste Norwegens und Nordwestküste Schwedens (Bohuslän). Als Begrenzung des Gebiets gelten: die 200 m-Isobathe, die sich von Läsö und Kap Skagen in weitem Bogen um Südnorwegen bis zum Nordosten der Shetlands erstreckt, ferner die Ostküste Großbritanniens, die französische Küste von Calais (Cap Gris Nez) bis Nieuport, die belgische, holländische, deutsche und dänische Küste.

Wegen der Literaturangaben und alles Näheren verweise ich auf die erwähnte Hauptarbeit.

Leipzig, den 12. September 1920.

3. Die Abstammung der Skorpione und das erste Auftreten echter Atmungsorgane.

Von Prof. Dr. Friedr. Dahl.

(Mit 2 Figuren.)

Eingeg. 26. Oktober 1920.

Im 34. Bande des Biologischen Centralblattes finden wir (S. 8 bis 247) eine Arbeit von N. Kassianow »über den Ursprung der Arachnoidenlungen«, welche die gesamte Literatur über die Abstammungsfrage der Spinnentiere eingehend behandelt. In dieser Arbeit geht der Verfasser (S. 173 ff.) auch auf einige kurze Angaben ein, welche ich in einem Aufsatz »über die Hörhaare und das System der Spinnentiere«¹ in bezug auf die Abstammungsfrage machte. Da ich in meinem Aufsatz auf diese Frage nur sehr kurz eingehen konnte, möchte ich hier meinen Standpunkt etwas eingehender begründen.

In Fragen der Abstammung unsrer jetzt lebenden Tiere besitzen wir zwei Reihen von Tatsachen, welche uns der Beantwortung näher führen können. Es sind das einerseits die Resultate der paläontologischen und andererseits die Resultate der embryologisch-morphologischen Forschung. Während Kassianow die letzteren in den Vordergrund stellt, halte ich es für richtiger, von den ersteren auszugehen und erst dann eine Deutung der letzteren zu versuchen. Während nämlich die Paläontologie uns im günstigen Falle die Verfahren der jetzt lebenden Tiere, wenigstens in ihrem äußeren Bau, unmittelbar vor Augen führen kann, können wir von der Embryologie nach dem biogenetischen Grundgesetz doch nur Andeutungen erwarten, die durch Anpassung an das Embryonalleben mehr oder weniger verwischt sein können (Cenogenesis Haeckels). — Was nun

¹ Zoolog. Anzeiger 1911. Bd. 37. S. 522—32.

speziell die Abstammung der Skorpione anbetrifft, so liegt uns, infolge der außerordentlichen Widerstandsfähigkeit des Chitinpanzers, ein, man darf wohl sagen, vorzügliches paläontologisches Material vor. Von ganz besonderem Interesse ist eine Tiergattung aus dem Obersilur, *Palaeophonus*, die wir in zwei verhältnismäßig sehr gut erhaltenen Exemplaren aus Gotland und aus Schottland kennen.

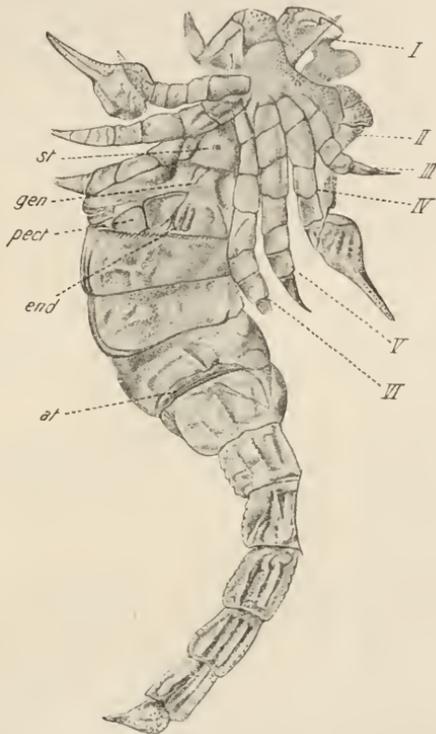


Fig. 1. *Palaeophonus caledonicus (hunteri)*, fast dreimal vergrößert. I, Cheliceren; II, Scherenpalpen; III—VI, die vier Beinpaare; at, Atmungsfalten; end, Innenseite der beiden Käumme; gen, Geschlechtsöffnung; pect, kammartiges Organ; st, Sternum. (Nach Pocock.)

Namentlich das letztere Stück, das uns die Unterseite des Körpers, man darf wohl sagen, vorzüglich erhalten zeigt, ist uns für obige Frage von außerordentlichem Wert. Ich gebe hier die von Pocock veröffentlichte² Abbildung (auf $\frac{1}{2}$ verkleinert) wieder, Fig. 1. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß unsre jetzigen Skorpione mit diesem Tier in genetischem Zusammenhang stehen. Auf den ersten Blick könnte man sogar glauben, Reste eines der jetzt lebenden Skorpione vor sich zu haben. Bei genauerer Betrachtung entdeckt

² R. J. Pocock, The Scottish Silurian Scorpion in: The quarterly Journal of microscopical Science N. S 1901. Vol. 44. p. 291—311.

man allerdings eine ganze Reihe kleiner Abweichungen von den sämtlichen jetzt lebenden Skorpionen. Nur einige derselben seien hervorgehoben: So hebt sich der Schwanzteil des Körpers sehr viel weniger scharf von dem Präabdomen ab. Der Schwanzstachel ist entschieden weniger gut entwickelt. Die Beine zerfallen in fast gleichlange Glieder und enden nicht mit zwei Krallen, wie bei allen jetzt lebenden Arten, sondern laufen in eine einfache scharfe Spitze aus. Das kammartige Organ vorn am Bauche ist weniger entwickelt und anders gebaut als bei unsern sämtlichen Skorpionen. Vor allem sind die Kammzinken sehr zart, scheinbar haar- oder borstenförmig. Die Stigmen fehlen auf den Bauchplatten gänzlich. Auch vorn an der Brust scheinen erhebliche Unterschiede vorhanden zu sein, die aber bei dem weniger guten Erhaltungsgrad durch Verschiebung der Teile nicht klar hervortreten. Ich möchte die von Pocock gegebene Restauration im wesentlichen für richtig halten, und wenn man sich dazu entschließt, dann liegen allerdings recht erhebliche Abweichungen vor, Unterschiede, die sehr an die Merostomen erinnern. Dem ganzen Bau nach scheint das Tier jedenfalls auf einer primitiveren Stufe zu stehen, als unsre sämtlichen jetzigen Skorpione.

Bevor wir auf die Unterschiede eingehen, muß hervorgehoben werden, daß die Gattung *Palaeophonus* in beiden Fällen in rein marinen Ablagerungen gefunden wurde. Bei dem guten Erhaltungszustand dürfte es deshalb im höchsten Grade wahrscheinlich sein, daß es sich um Meerestiere handelt. Diese unsre Auffassung wird dadurch fast zur Gewißheit, daß wir dasjenige, was unsre jetzt lebenden Skorpione besonders als Landbewohner charakterisiert, die zu den Atmungsorganen führenden Stigmen an jenem Tier vermissen. — Dem ganzen Bau nach darf man annehmen, daß das Tier nicht in den Tiefen des Meeres, sondern nahe dem Ufer, vielleicht gar in der Brandung lebte. Dafür sprechen die außerordentlich kräftigen, mit einem spitz auslaufenden Endglied versehenen Beine und überhaupt der kräftige Bau. — Wie atmete nun dieses Tier? — War vielleicht, wie man angenommen hat, das kammartige Gebilde am Bauche das Atmungsorgan? — Für den großen Körper will uns dieses Organ etwas klein und auch zu sehr lokalisiert erscheinen. — Daß Kiemenfüße am Bauche vorhanden gewesen, aber nicht erhalten sein sollten, will uns bei dem guten Erhaltungszustand gerade dieser Teile auch nicht einleuchten: Wo selbst die haarartigen Anhänge an dem »Kamme« erhalten sind, müßte man doch mindestens noch den Ansatzpunkt der Füße erkennen können. — Eine kurze Betrachtung wird uns vielleicht der Beantwortung der Frage näher führen. — Daß der äußere Bau des *Palaeophonus* weit primitiver ist als der unsrer jetzt

lebenden Skorpione, wurde schon hervorgehoben, und wir müssen wohl annehmen, daß der innere Bau in jenen früheren Zeiten ein genau ebenso primitiver war als bei den jetzt lebenden Tieren, daß die Arbeitsteilung im Körper noch nicht annähernd so weit fortgeschritten war wie heute. Nun wissen wir aber, daß die einfachste Form der Atmung die Hautatmung ist. Sie hat sich hier und da bis auf die Gegenwart erhalten, aber nur bei äußerst kleinen und zarten Tieren. — Wir dürfen wohl annehmen, daß es im Laufe der Entwicklung der Tiere auf der Erde einmal eine Zeit gab, in der es nur Hautatmung, d. h. Gasaustausch, durch die äußere Körperhaut gab, und diese Zeit dürfte wohl erst im oberen Cambrium zum Abschluß gekommen sein. — Bis zum Silur (ausschließlich) scheinen typische Atmungsorgane, d. i. Organe, die ausschließlich der Atmung dienten, in der Tat nicht bekannt zu sein. Was wir finden, sind Oberflächenvergrößerungen, die zugleich eine andre Funktion besaßen. So dienten die Beinerweiterungen der Trilobiten und anderer Krebse im Cambrium, die man wohl als Kiemen deutet, zugleich zur Körperbewegung, der Armapparat des Brachiopoden zugleich der Ernährung. Die feinen Spiralfäden der Trilobiten, die man als Kiemen deutet, scheinen nur bei Arten im Silur vorzukommen.

Als erstes typisches Atmungsorgan kann man sich nur Oberflächenvergrößerungen vorstellen, besonders Faltungen und Unregelmäßigkeiten der äußeren Körperhülle, die, als echte Atmungsorgane entwickelt, dann keine andre Funktion mehr besaßen als den Gasaustausch zu vermitteln. Erst im Untersilur hat man Organe, die wohl als Kiemen zu deuten sind, bei Trilobiten gefunden. — Sehen wir uns daraufhin den Urskorpion etwas genauer an, so entdecken wir auf der Gelenkhaut des vorletzten Abdominalsegments, die durch günstigen Druck beim schottländischen Stück sichtbar geworden ist, an einem Segment also, das bei den jetzt lebenden Skorpionen Lungen trägt, eine deutliche Faltung, die wir sehr wohl als primitives Atmungsorgan auffassen können. — Und was sagt die Embryologie dazu? — Sie bestätigt unsre Annahme vollkommen. Nicht Blätter, sondern Falten entstehen beim Skorpion an diesen Segmenten zunächst. Darin sind die Autoren alle einig. — Man wird allerdings einwenden: Blätter können natürlich nur als Falten ihren Ursprung nehmen. — Das ist richtig. Es gilt das aber für die Phylogenie genau ebenso wie für die Ontogenie, und bei dem Silurskorpion haben wir offenbar dieses Anfangsstadium des Atmungsorganes vor uns.

Es ist klar, daß sich bei Tieren mit festem Panzer die weichen Gelenkhäute ganz besonders für diese Funktion eigneten, und zwar von den Gelenkhäuten in erster Linie diejenigen an der hinteren

Wurzel der Extremitäten, da sie durch die mehr oder weniger nach hinten gerichteten Extremitäten gegen Verletzungen geschützt waren, und da durch deren Bewegung das Wasser dauernd erneuert wurde. Gingen diese Gliedmaßen im Laufe der Zeit verloren, so mußte zunächst die Gelenkhaut der Segmente die Funktion der Atmung übernehmen, und das sehen wir bei unserm Urskorpion. — Atmungsfalten konnten natürlich an der Wurzel aller Gliedmaßen entstehen. Doch werden bei Tieren mit gestrecktem Körper die Gliedmaßen des Hinterkörpers besonders geeignet gewesen sein, da die Gliedmaßen des Vorderkörpers als die Hauptbewegungsorgane die kräftigeren waren und deshalb ihre Gelenkhaut weniger zart sein konnte. Aus den Oberflächenerweiterungen, mochten es nun einfache Querfalten oder Vorrugungen bzw. Vertiefungen sein, konnten sich sowohl Kiemen als Fächertracheen entwickeln, wie es die Ontogenie bei den Arachnoiden und bei *Limulus* zeigt. Waren es Vertiefungen, so konnten sich aus diesen Röhrentracheen entwickeln, ohne vorhergehende Faltenbildung. Man sieht also, daß alle Verschiedenheiten, die wir heute an den Atmungsorganen der verschiedenen Spinnentierordnungen kennen, sich viel ungezwungener ergeben, als wenn wir annehmen, daß fertig ausgebildete Kiemenblätter sich zunächst in Lungenblätter umwandeln und diese dann durch Röhrentracheen ersetzt wurden. Auch die verschiedene Lage und Verteilung auf die Körpersegmente, die wir bei den verschiedenen Spinnentierordnungen beobachten, ergibt sich viel einfacher, wenn wir annehmen, daß ursprünglich die Gelenkhaut an der Wurzel aller Gliedmaßen in einem gewissen Grade den Gasaustausch vermittelte.

Nach dieser Auffassung, welche sowohl den paläontologischen als den embryologischen Tatsachen vollkommen gerecht wird, wären alle Röhrentracheen, soweit sie innerhalb der Klasse der Spinnentiere vorkommen, einander homolog, wie sie dies andererseits innerhalb der Klasse der Insekten sein dürften. Die Ähnlichkeit der Xiphosurenkiemen mit den Fächertracheen der Arachnoiden würde also eine scheinbare Konvergenz sein, wenn man bei dem gleichen Ursprung aus Falten und der immerhin doch nur geringen Ähnlichkeit der Bildungen überhaupt von einer Konvergenz sprechen darf. Es hieße das dem Begriff Konvergenz etwas Zwang antun. — Konvergenz kommt gewiß im Tierreich vor³. Aber sie stellt sich doch stets als ein Sonderfall dar, so daß man sich in zweifelhaften Fällen immer für einen genetischen Zusammenhang gleicher Gebilde entscheiden wird.

³ So ist z. B. die gestreckte Körperform und die Ameisenform in den verschiedenen Spinnenfamilien sicher eine Konvergenzerscheinung, eine mimetische Wiedergabe der gleichen Objekte s. Zool. Anz. 1906. Bd. 31. S. 60 ff. und F. Dahl, Vgl. Physiol. u. Morphol. d. Spinnentiere. Jena 1913. S. 85 ff.).

Wir kommen nun zu der Frage der Herkunft des *Palaeophonus*: — Gleichzeitig mit ihm, also ebenfalls im Obersilur, treten einige andre Formen auf, die durch die gleichen Charaktere mit den damals sehr artenreich vertretenen Trilobiten und auch mit allen andern bis dahin bekannten Tieren in scharfem Gegensatz stehen. Bei ihnen läuft erstens der stark gepanzerte, gegliederte Körper am stark verjüngten, beinlosen Hinterende in ein stark entwickeltes, oft stachelförmiges Telson aus, zweitens enden wenigstens einzelne der Gliedmaßen als Zange oder »Schere« und drittens befinden sich am Kopfende dieser Tiere keine Fühler als Tastorgane. Diese drei sehr charakteristischen Merkmale besitzen außer dem Urskorpion noch die Xiphosuren⁴ und die Gigantostraken, zwei Tiergruppen also, die man auch wohl unter dem Namen Merostomen zusammenfaßt. Daß bei ihnen in allen drei oben genannten Merkmalen eine Konvergenz eingetreten sein sollte, würde offenbar ein so wunderbarer Zufall sein, daß wir mit einer solchen Möglichkeit überhaupt nicht rechnen dürfen. Diejenigen Zoologen, welche auch heute noch an eine derartig wunderbare Konvergenz glauben, sind sich doch wohl nicht ganz klar darüber geworden, wie unwahrscheinlich eine solche Annahme bei dem gleichzeitigen Auftreten der Formen im Silur ist, ganz auch von den ontogenetischen Tatsachen abgesehen.

Woher aber haben diese drei Formengruppen ihren gemeinsamen Ursprung genommen? — Um diese Frage beantworten zu können, müssen wir in den Formationen eine Stufe weiter, ins Cambrium zurückgehen. Suchen wir im Cambrium nach Tieren mit den oben genannten Charakteren, so finden wir nur noch einen dieser Charaktere vertreten, nur das stark entwickelte Telson und das Fehlen der



Fig. 2. *Emeraldella brocki* aus dem mittleren Cambrium von British Columbia. Natürliche Größe. (Nach Walcott.)

⁴ Über die Gliedmaßen der Silurlimuliden ist freilich, soweit ich die Literatur kenne, noch nichts bekannt. Man schließt aber, wohl mit Recht, aus der Ähnlichkeit ihres Körperbaues mit dem der jetzt lebenden Limuliden auf einen ähnlichen Bau der Gliedmaßen. — Bei echten Krebsen treten »Scheren« erst viel später auf, soweit ich die Literatur kenne, erst in der Perm-(Dyas-)Formation also erst nach der Steinkohlenzeit. Hier handelt es sich also, ebenso wie bei den Tracheen der Insekten einerseits und der Spinnentiere andererseits, offenbar um eine Konvergenzerscheinung.

paarigen Extremitäten am hinteren Körperende. Es zeigt sich dies in der Familie der Aglaspidae, die von vielen Forschern, offenbar wegen dieses Charakters, unter die Merostomen gestellt wird, obgleich zwei der wichtigsten Kriterien, das Vorhandensein von Scheren an den Extremitäten und das Fehlen der Fühler, fortfallen. Eine verhältnismäßig gut erhaltene Aglaspide ist uns in *Emeraldella brocki* von Walcott bildlich dargestellt Fig. 2 (Smithsonian Miscellaneous Collections v. 57 Washington 1914, pl. 30 f. 2). Sie besitzt fünf stärker entwickelte prosomale Extremitätenpaare, wie die genannten drei Tiergruppen im Silur, vor diesen aber keine Scheren, sondern Fühler. Da die Aglaspidae in den späteren Formationen verschwunden sind, soweit ich sehe, schon im Obersilur, da die genannten drei Gruppen also gleichsam an ihre Stelle treten, erscheint die Abstammung derselben von den Aglaspiden in hohem Grade gesichert. Der Stachel am Ende des Körpers besitzt mehr die Form wie bei den Xiphosuren. Der gestrecktere Körper aber neigt sich mehr der Körperform des Urskorpions zu, so daß sehr wohl beide von derartigen Tieren abstammen können. Die am Präabdomen vorhandenen Beine, die namentlich bei *Molaria spinifera* (Walcott, Taf. 29, Fig. 1) wohl erhalten sind, fehlen allerdings allen echten Merostomen. In der Fühlerform des zweiten Extremitätenpaares stehen die Aglaspiden auch den Trilobiten gegenüber und nähern sich den Malakostraken. — Wollen wir die Abstammung noch weiter verfolgen, so bleiben nur noch die Trilobiten als mögliche Stammformen. Und in der Tat stehen die Aglaspiden den Trilobiten offenbar schon äußerst nahe, so nahe, daß ich sie lieber den Trilobiten und damit den echten Krebsen als den Merostomen und damit den Arachnoiden (s. l.) angliedern möchte. Noch weniger haben die Limulava Walcotts mit den Merostomen gemein. Auf S. 20 seines Werkes liefert Walcott selbst, ohne es zu wollen, den Beweis dafür, indem er sie den Eurypterida, denen er sie sonst als Unterordnung unterordnet, gegenüberstellt, an der Hand ausschließlich abweichender Merkmale. Ist unsre Auffassung richtig, so würden sich die Cheliceren der Arachnoiden aus den Fühlern der Trilobiten entwickelt haben.

4. Beitrag zur Kenntnis der Höhlenfauna.

Ergebnis einer faunistischen Untersuchung der Höhlen
Schlesiens.

Von Dr. med. et phil. Walther Arndt, Breslau.

Eingeg. 26. November 1920.

Sieht man von den auch in bezug auf ihre Tierwelt eingehend untersuchten Grotten des mährischen Devonkalks ab, so ist unsre

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [52](#)

Autor(en)/Author(s): Dahl Karl Friedrich Theodor

Artikel/Article: [Die Abstammung der Skorpione und das erste Auftreten echter Atmungsorgane. 304-310](#)