

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Vorlesungen über vergleichende Anatomie

Einleitung, vergleichende Anatomie der Protozoen, Integument und Skelet der Metazoen, allgemeine Körper- und Bewegungsmuskulatur, elektrische Organe, Nervensystem, Sinnesorgane und Leuchtorgane

Bütschli, Otto

1921

1. Abschnitt. Einleitung

1. Abschnitt.

Einleitung.

A. Aufgabe der vergl. Anatomie. Phylogenie. Homologie und Analogie. Funktionswechsel. Differenzierung. Bedeutung der Ontogenie und Paläontologie.

Die vergleichende Anatomie ist ein Teil der Morphologie, der Lehre vom Bau der tierischen Organismen, und zwar ein sehr wesentlicher und wichtiger Teil. Lehren uns die systematische Beschreibung und die Zootomie den äußeren und inneren Aufbau des Körpers der unzähligen Tierformen kennen, seine Zusammensetzung aus dem Ganzen untergeordneten Bestandteilen oder Organen, so fällt der vergleichenden Anatomie die bedeutsame Aufgabe zu, jene, bei den verschiedenen Tierformen gefundenen Organe zu vergleichen hinsichtlich ihrer Ähnlichkeit oder Verschiedenheit; die übereinstimmenden zusammenzufassen, die verschiedenen voneinander zu sondern. Auf diesem Wege muß die vergleichende Anatomie schließlich auch dazu gelangen, ein Urteil zu fällen über die morphologische Übereinstimmung oder Verschiedenheit der einzelnen Tierformen, d. h. über ihre nähere oder entferntere Verwandtschaft.

Nun erhebt sich jedoch sofort die Frage: welche Berechtigung haben wir denn, die bei den verschiedenen Tieren gefundenen Organe, auch wenn sie sich sehr gleichen, für etwas wirklich Übereinstimmendes zu erklären, d. h. für etwas, dem Gemeinsames zugrunde liegt. A priori ist dies doch keineswegs zulässig und selbstverständlich. Wir gründen aber diese Berechtigung heutzutage auf unsere Überzeugung von der überaus großen Wahrscheinlichkeit der allmählichen Entwicklung der zahlreichen tierischen Formen aus einfacheren, ihnen vorausgegangenen, auf die Überzeugung von der Gültigkeit der Descendenz- oder Abstammungslehre. Die gefundene morphologische Übereinstimmung der Organe bei verschiedenen Tieren, sowohl nach Bau als Entwicklung, findet nach dieser Ansicht ihre materielle Ursache darin, daß sie sich aus dem Organ einer früheren gemeinschaftlichen Ausgangsform heraus entwickelten, daß ihnen also bei den verschiedenen Tieren, soweit die Hypothese zutrifft, wirklich etwas Gemeinsames zugrunde liegt. — Nun hat jedoch die vergleichende Anatomie schon lange bestanden, bevor die eben erörterte Ansicht über die Descendenz der Tierwelt, über ihre allmähliche phylogenetische Entwicklung im Laufe langer Zeiträume, sich Geltung erwarb. Dies rührt aber daher, daß man bei der Betrachtung der Tierwelt sofort eine verhältnismäßig nahe

Übereinstimmung im Bau zahlreicher Formen wahrnimmt, welche daher leicht, als zu zusammengehörigen Gruppen vereinbar, erkannt werden. Die innigere Übereinstimmung der Organisation innerhalb dieser einzelnen Gruppen mußte aber notwendig den Gedanken aufdrängen, daß diese Ähnlichkeit auch die Folge eines gemeinsamen Grundes sein müsse. Auch nach dieser Auffassung war also die Ähnlichkeit der Organe, welche die vergleichende Anatomie feststellte, die Folge von etwas ihnen Gemeinschaftlichem, d. h. eben die Folge dieses hypothetischen gemeinsamen Grundes, welcher das Hervorgehen entsprechender Organe bedingte. Jetzt erblicken wir diesen gemeinsamen Grund, wie vorhin hervorgehoben wurde, in einer ehemaligen gemeinsamen Ursache, nämlich dem oder den identischen Vorfahren. Früher galt als ein solcher Grund ein gemeinsamer Organisationsplan oder eine Gesetzmäßigkeit, welche der letzten Ursache (dem Urheber) der Tierwelt oder ihrer einzelnen Gruppen eigen gewesen sei, bzw. von ihr jedem Individuum in irgend einer Weise eingepreßt werde.

Wie aus dem Bemerkten hervorgeht, hat es die vergleichende Anatomie zunächst ausschließlich mit der Vergleichung des morphologischen Baues und der Entwicklung der Organe zu tun; sie abstrahiert von deren Funktion oder physiologischen Tätigkeit. Ihre spezielle Aufgabe ist es eben, die morphologischen Übereinstimmungen oder die sog. *Homologien* festzustellen und sie von den nur physiologischen Übereinstimmungen oder den *Analogien* scharf zu scheiden. Da sich hierin die Haupttätigkeit der vergleichenden Anatomie konzentriert, so haben für sie diese Begriffe der Homologie und Analogie eine besonders wichtige Bedeutung. Ein etwas eindringenderes Studium der Organe verschiedener Tiergruppen mußte nämlich bald ergeben, daß bei verschiedenen Gruppen die Organe von gleicher physiologischer Tätigkeit durchaus nicht immer auch morphologisch und genetisch übereinstimmen; und daß umgekehrt morphologisch gleichwertige Organe häufig physiologisch recht verschiedenes leisten. Hierauf basiert eben die Unterscheidung *analoger* und *homologer* Organe.

Verfolgen wir beispielsweise das wichtige bauchständige Kriechorgan der Schnecken (Gastropoden), den sog. Fuß, bei den Mollusken, so finden wir, daß er in der Gruppe der Cephalopoden durch ein ganz anders funktionierendes, zwar ebenfalls zur Bewegung dienendes Organ, den sog. Trichter, wahrscheinlich aber auch gleichzeitig durch die auf den Kopf gerückten, eigenartig ausgebildeten Kopfarme repräsentiert wird. — Bei niederen Wirbeltieren (gewissen Fischen) finden wir in der Haut knöcherne Schutzgebilde, sog. Schuppen, welche einen über die Hautoberfläche vorspringenden Zahnfortsatz tragen. Diese Placoidschuppegebilde breiten sich auch auf die Mundhöhle aus, wo ihre Zahnfortsätze sich zu den eigentlichen Zähnen entwickeln, die bei den höheren Wirbeltieren als alleiniger Rest jenes ursprünglich über die gesamte Oberfläche verbreiteten Schuppenkleides übrig bleiben. — Bei niederen Wirbeltieren (Fischen) findet sich ferner ein ansehnliches gaserfülltes Organ über dem Darm, die sog. Schwimmblase, deren Funktion im allgemeinen eine hydrostatische ist, d. h. mit der Veränderung des spezifischen Gewichts des Fisches und dem Schwimmen in Beziehung steht. Bei den höheren Wirbel-

tieren begegnen wir etwa an gleicher Stelle ebenfalls einem luftgefüllten Organ, der Lunge, welche jedoch der Atmung dient. Es läßt sich nun recht wahrscheinlich machen, daß die Schwimmblase und die Lunge morphologisch identische, homologe Organe sind. Die mitgeteilten Beispiele lehren also, daß homologe Organe häufig physiologisch sehr ungleichwertig geworden sind.

Andrerseits finden wir oft genug Organe gleicher Funktion, die morphogenetisch ohne jede Vergleichbarkeit erscheinen. Um dies zu belegen genügt es, auf die Flügel der Insekten und der Vögel hinzuweisen, oder auf die Kiefer der Arthropoden und jene der Wirbeltiere.

Die verschiedene Funktion homologer Organe bei verschiedenen Gruppen erweist, daß in der phylogenetischen Geschichte dieser Organe eine Veränderung der Funktion, ein *Funktionswechsel* eingetreten sein muß. Gerade diese Funktionsänderung aber muß auch für die morphologische Abänderung jener Organe von größter Bedeutung erscheinen, obwohl natürlich die Änderung in beiden Richtungen gleichzeitig und parallel laufend eingetreten sein muß. Hieraus folgt, daß die physiologische Tätigkeit der Organe für die vergleichende Anatomie dennoch von größter Wichtigkeit sein muß, um die Abänderung homologer Organe durch ihre Funktionsänderung zu verstehen und zu erklären. Man darf daher wohl sagen, daß wir die Morphologie der homologen Organe erst dann wirklich verstehen, wenn wir sie in jedem Einzelfall mit ihrer besonderen Funktion in Einklang zu bringen vermögen.

Es ist verständlich, daß der Grad der Übereinstimmung sich entsprechender, homologer Organe ein recht verschiedener sein muß; so wird er naturgemäß bei Tierformen, die sich verwandtschaftlich sehr nahe stehen, d. h. die sich von einer Ausgangsform relativ wenig entfernt haben, viel inniger sein, als bei solchen, die sich nach verschiedenen Richtungen in verschiedenen Entwicklungsbahnen von einem gemeinsamen Vorfahren weit entfernten. Man hat für diese verschiedenen Grade der Homologie zuweilen besondere begriffliche Kategorien aufzustellen versucht, so von *kompletter* und *inkompletter*, von *defektiver* und *augmentativer* Homologie gesprochen, Begriffe, die sich z. T. schon aus den Bezeichnungen verstehen lassen und denen wir keine sehr erhebliche Bedeutung zuschreiben vermögen, da sie doch nur gewisse Grenzpunkte hervorheben, welche nicht durch scharfe Unterschiede gesondert, sondern durch sehr allmähliche Übergänge verknüpft sind.

Ebenso häufig finden wir jedoch, daß ein Organ bei fortschreitender Komplizierung des Tierkörpers seine Funktion nicht eigentlich ändert, sondern dieselbe in verschiedenen seiner Teile gewissermaßen spezialisiert, d. h. daß seinen einzelnen Teilen spezielle Leistungen übertragen werden, welche in ihrem Zusammenwirken die Gesamtfunktion des früher einheitlichen Organs repräsentieren. Ein solcher Vorgang läßt sich beispielsweise am Ernährungsapparat gut verfolgen, der von sehr einfachen Zuständen aus zu einem aus zahlreichen Abschnitten zusammengesetzten und mit vielen Anhangsorganen (Drüsen) versehenen Apparat werden kann. Wir finden hier also eine verschiedenartige funktionelle und morphologische Ausgestaltung eines Organs in seinen verschiedenen Abschnitten, ein *different* werden einzelner Abschnitte, eine sog. *Differenzierung*. Eine solche Differenzierung, d. h. das Hervorgehen verschieden gestalteter Unterteile aus einem ursprünglich

einheitlich gebauten Organ oder Organismus, spielt in der ansteigenden Komplizierung des tierischen Körpers eine sehr wichtige Rolle und muß daher von der vergleichenden Anatomie eingehendst berücksichtigt werden.

Der vergleichenden Anatomie bietet sich zur Lösung ihrer Aufgabe, d. h. der Feststellung der wahrscheinlichen Homologien der Organe, sowohl durch die zahlreichen Tiergruppen hindurch als innerhalb derselben, zunächst die sorgfältige Vergleichung der Gesamtbauverhältnisse wie der der Einzelorgane bei den verschiedenen Gruppen. Je größer der Grad der Übereinstimmung der verglichenen Organe im gröberen wie feineren Bau ist, um so größer ist auch die Wahrscheinlichkeit ihrer genetischen Identität. Wenn aber diese Identität der Organe auf gleicher Abstammung beruhen soll, so erfordert dies auch ihre übereinstimmende ontogenetische Entwicklung, oder falls diese durch die Untersuchung nicht bestätigt werden sollte, eine plausible Erklärung für die Abweichungen. Ergibt daher die Ontogenie eine übereinstimmende Entwicklung der nach ihrem fertigen Bau als homolog angesprochenen Organe, so wird dadurch diese Auffassung sehr wesentlich verstärkt. Andererseits kann jedoch auch der Bau der fertigen Organe durch den erlittenen Funktionswechsel so verschiedenartig geworden sein, daß die anatomische Vergleichung kaum sichere Anhaltspunkte für ihre Homologie zu bieten vermag. Erweist nun aber die Ontogenie einen übereinstimmenden Entwicklungsgang der Organe, der erst in seinen späteren Stadien verschiedene Bahnen einschlägt und so zu stark differierenden Endergebnissen führt, so wird die Ontogenie zu dem ausschlaggebenden Beweis der Homologie.

Der Fall kann jedoch auch so liegen, daß die ausgebildete Tierform ein gewisses Organ, wie es den Verwandten zukommt, überhaupt nicht mehr besitzt, die Ontogenie jedoch lehrt, daß bei der betreffenden Form das fragliche Organ auf einem gewissen Stadium der Ontogenese auftritt, um sich später völlig zurückzubilden. In diesem Fall lehrt uns demnach die Ontogenie, daß der Verwandtschaftsgrad jener Tierformen ein innigerer ist, als vor dieser Kenntnis zu vermuten war. Andererseits läßt sich aber aus dieser Erfahrung auch der sehr wahrscheinliche Schluß ziehen, daß die Form, welcher das betreffende Organ jetzt fehlt, aus Vorfahren hervorgegangen ist, denen es zukam; denn ohne daß wir hier tiefer in die mögliche Begründung des sog. *biogenetischen Grundgesetzes* und seiner Tragweite eingehen, d. h. der Regel: daß in der Ontogenese einer Tierform ihre phylogenetischen Entwicklungsstadien durchlaufen werden, ist der obige Schluß schon deshalb sehr einleuchtend, weil sich schwer angeben läßt, auf welchem andern Wege das später sich rückbildende Organ in die Ontogenese dieser Tierform gelangen konnte. Aus diesen Erwägungen folgt schon die hohe Bedeutung, welche die Ontogenie für die Aufklärung der vergleichend-anatomischen Probleme besitzt.

Das tiefere Studium der Ontogenie und die Vergleichung ihrer Ergebnisse mit denen der anatomischen Vergleichung hat jedoch gelehrt, daß die Entwicklung zweifellos homologer Organe in nahe verwandten Gruppen nicht stets ganz übereinstimmend verläuft. Eine eingehendere Erwägung läßt erkennen, daß auch der ontogenetische Entwicklungsgang Abänderungen seines ursprünglichen Verlaufs

erfahren kann. In solchen Fällen treten demnach die Schlüsse der anatomischen Vergleichung und die Folgerungen der Ontogenie in Widerspruch, und es muß entschieden werden, auf welcher Seite das Übergewicht der Gründe liegt; was natürlich nicht selten bedeutende Schwierigkeiten bietet.

Erheblichen Gewinn und Förderung wird die vergleichende Anatomie weiterhin aus den Ergebnissen der paläontologischen Forschung, der Morphologie der Reste ausgestorbener Tierformen ziehen. Die paläontologischen Funde bieten uns ja das einzig Tatsächliche, was wir über die Vorläufer der heutigen Tierwelt erfahren können. Das, was sie uns über das phylogenetische Auftreten, über die Umbildung, event. auch das Schwinden von Organen lehren, muß daher für die vergleichende Anatomie von größtem Wert sein.

So wichtig die paläontologischen Erfahrungen nun auch sind, so wenig Aufschluß können sie häufig doch geben, schon aus dem Umstand, daß so zahlreiche und wichtige Tiergruppen überhaupt keinerlei fossile Reste zu hinterlassen imstande waren. Von anderen, bei denen dies der Fall ist, sind es vielfach nur Reste, welche wenig über die eigentliche Organisation besagen, äußere Schalen oder innere Hartteile, die sich mit recht verschiedenartiger Organisation vertragen; selten so bedeutsame Skeletteile wie die der Wirbeltiere. Im ganzen, abgesehen von gewissen sehr belehrenden und aufklärenden Fällen, darf man daher wohl sagen, daß die vergleichende Anatomie mehr zum Verständnis dieser fossilen Reste beigetragen hat, als umgekehrt letztere zur Aufklärung der vergleichend-anatomischen Probleme. Dazu gesellt sich, daß bis jetzt noch ein überaus großer Teil der außereuropäischen Erdschichten unvollkommen oder nicht durchforscht ist; sowie daß es zweifellos erscheint, daß die verschiedenen Tierstämme sich schon in einer sehr frühen Zeit gesondert haben, in welcher erhaltbare Teile noch nicht existierten oder aus der Reste nicht erhalten sind. Im allgemeinen bestätigt jedoch das zeitliche paläontologische Auftreten der verschiedenen tierischen Gruppen, besonders in gewissen Phylen, die ausgiebigere Reste hinterlassen konnten, die Schlüsse der vergleichenden Anatomie über die wahrscheinliche phylogenetische Aufeinanderfolge dieser Gruppen.

Ogleich den Ausgangspunkt beider organischen Reiche Organismen von so einfachem Bau bilden, daß ihr Körper eine Zusammensetzung aus untergeordneten Bestandteilen oder Organen kaum verrät, so gilt dies doch bei den übrigen Formen durchaus. Im allgemeinen bezeichnet man jeden untergeordneten Bestandteil, insofern er einen gewissen Grad von Abgrenzung, d. h. morphologischer Selbständigkeit und namentlich auch eine besondere physiologische Leistung, also eine gewisse physiologische Selbständigkeit besitzt, als ein Organ. Bei einer solchen Definition des Begriffs können und müssen die Einzelorgane natürlich von sehr verschiedener morphologischer Komplikation und Wertigkeit sein. Während wir einerseits den Bestandteil einer einfachen Zelle, insofern er der aufgestellten Forderung entspricht, als ein Organ bezeichnen, nennen wir beispielsweise die Extremität eines Wirbeltieres ebenso, obwohl sie aus zahllosen Zellen besteht, die selbst wieder zu untergeordneten Organen oder Suborganen zusammentreten. Die im obigen Sinne

definierten Organe sind also von morphologisch sehr verschiedener Dignität. Dennoch dürfte es sich kaum empfehlen, die Organe nach dem Grad ihrer morphologischen Komplikation in verschiedene Kategorien zu sondern, da dies bei der sehr allmählichen Steigerung ihrer Komplikation notwendig zu morphologischen Spitzfindigkeiten, ohne scharfe Grenzbestimmungen und ohne erheblichen praktischen Wert, führen muß. Nur *eine* solche Kategorie hat sich allgemeinerer Anerkennung erfreut, nämlich diejenige, welche die Organe der Einzelligen, also die untergeordneten Bestandteile einer einfachen Zelle umgreift. Diese Organe werden daher häufig als *Organula* oder *Organellen* von den zelligen Organen der Metazoa unterschieden.

B. Allgemeiner Aufbau des tierischen Organismus und seine allmähliche Komplizierung in den Hauptgruppen.

Nach dem einzelligen oder mehrzelligen Aufbau scheidet sich die Tierwelt in die beiden Unterreiche der *Protozoa* und *Metazoa*. Soeben wurde auf die fundamentale Verschiedenheit der Organe in diesen beiden Unterreichen hingewiesen. Hieraus folgt, daß, auch ihre vergleichende Anatomie selbständig behandelt werden muß; denn die Organellen der Protozoen können, als Bestandteile einer einzigen Zelle, mit den Organen der Metazoen morphologisch nicht verglichen werden, wohl aber physiologisch.

Die morphologische Ausgestaltung des einzelligen Protozoenkörpers, so mannigfaltig sie auch ist, interessiert uns hier nicht näher und wird, soweit nötig, im Kapitel über die vergleichende Anatomie der Protozoen geschildert werden. Was uns dagegen hier besonders angeht, ist die mögliche Entstehung der Metazoen aus einzelligen, protozoenartigen Urformen. Natürlich kann alles, was sich hierüber sagen läßt, nicht mehr als eine mehr oder weniger wahrscheinliche Hypothese sein, wie denn überhaupt die Schlüsse der vergleichenden Anatomie diesen hypothetischen Charakter sämtlich besitzen, wenn auch in sehr verschiedenem Grade der Wahrscheinlichkeit.

Nicht wenige Protozoen aus verschiedenen Abteilungen, besonders zahlreiche Formen des umfangreichen Stammes der Mastigophora (insbesondere der Flagellaten), haben eine Weiterbildung über die ursprüngliche Einzelligkeit insofern erfahren, als sie aus successiver Teilung hervorgehende Zellgruppen, sog. *Stöcke* oder *Kolonien*, bilden, deren Einzelzellen oder -Individuen sogar häufig plasmatische Verbindungen untereinander aufweisen. Die Einzelzellen sind fast stets alle gleich und auch fähig isoliert weiterzuleben, was die Zugehörigkeit solcher Kolonien zu den nicht koloniebildenden Formen bedingt, abgesehen von dem sonstigen nahen verwandtschaftlichen Bau der Individuen. Die Möglichkeit des Hervorgehens der Metazoen aus Protozoenvorfahren wird daher naturgemäß an solche koloniebildende Protozoenformen, insbesondere flagellatenartige, anzuknüpfen sein. Der Bau solcher Flagellatenkolonien (s. Fig. 1) ist selbst wieder recht verschiedenartig, indem sie teils auf Stielen festsitzende, teils freischwimmende und dann gewöhnlich kugelig geformte Zellgruppen sind. Sie bestehen entweder aus kugeligen Gruppen von

Zellen, die sämtlich bis zum Centrum reichen (A), oder aus Zellen, welche der Oberflächenregion einer kugeligen Gallertmasse eingelagert sind (B). Nicht unwichtig erscheint aber, daß sich auch tafelförmige Kolonien finden, deren Zellen eine einschichtige, frei umherschwimmende Platte bilden (s. Fig. 1, C).

Hinsichtlich ihrer Ernährung sind die heute lebenden Flagellatenkolonien von der geschilderten Bauweise fast ausnahmslos pflanzlicher Natur, d. h. sie ernähren sich wie die grünen Pflanzen. Da jedoch der Ernährungs- und Stoffwechselcharakter gerade bei den Flagellaten ungemein wechselnd ist, so steht der Annahme nichts im Wege, daß zu gewissen Zeiten auch ähnliche flagellatenartige Kolonien existierten, die sich tierisch ernährten, d. h. deren Einzelzellen sämtlich befähigt waren, feste Nahrungskörper aufzunehmen.

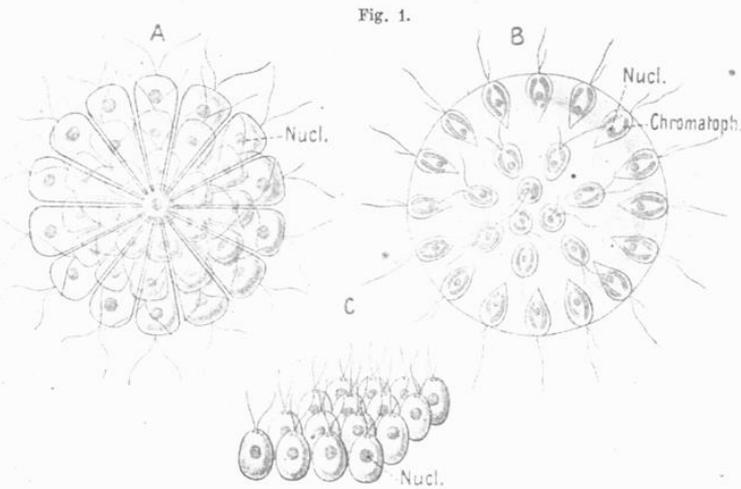


Fig. 1.

Schematische Darstellung dreier Flagellatenkolonien. A *Synura* mit im Centrum vereinigten Zellen; sowohl Oberflächenansicht als optischer Äquatorialschnitt eingezeichnet. B *Uroglena*, Oberflächenbild. C *Gonium*, schiefseitliche Ansicht der viereckigen Platte. C. H.

Die mögliche Ableitung der Metazoen von solch flagellatenartigen Kolonien mit tierischer Ernährung weist nun auf zwei verschiedene Ausgangspunkte mit verschiedener Entwicklungsrichtung hin. Eine Gruppe der niedersten Metazoen nämlich, die sog. *Spongien* (tierische Schwämme), verraten sowohl in ihrem Bau als in ihrer Ontogenie viel Besonderes, und dabei gleichzeitig nahe Beziehungen zu einer besonderen Gruppe der Mastigophoren, den sog. *Choanoflagellaten*, weshalb es recht wahrscheinlich ist, daß sie gesondert von den übrigen Metazoen aus choanoflagellatenartigen Kolonien hervorgingen. Diese Ansicht basiert vornehmlich darauf, daß die nahrungsaufnehmenden Zellen der Spongien (sog. Kragenzellen) ganz den typischen Bau der Choanoflagellatenzelle besitzen, speziell den charakteristischen, die Geißel umscheidenden Kragen (vgl. später Fig. 9 A), wie er sich bei Zellen der übrigen Metazoen nie findet. Es würde hier zu weit führen, die mögliche Ableitung der Spongien von choanoflagellatenartigen Kolonien spezieller zu erörtern. Es sei

nur bemerkt, daß sie jedenfalls aus freischwimmenden Kolonien entstanden sind, die sich festhefteten und früher oder später eine Differenzierung ihrer ursprünglich gleichartigen Zellen erfuhren, wobei sich die äußeren zu einem stützenden und skeletbildenden Gewebe entwickelten, die inneren dagegen, unter Bewahrung ihres ursprünglichen Baus, eine Höhle auskleideten, die mit der Außenwelt durch eine größere und zahlreiche feine Öffnungen in Verbindung trat. Mancherlei in der Ontogenie der Spongien deutet vielleicht darauf hin, daß eine solch einfachste Schwammform in nicht unähnlicher Weise entstand wie die einfachste Form der übrigen Metazoen.

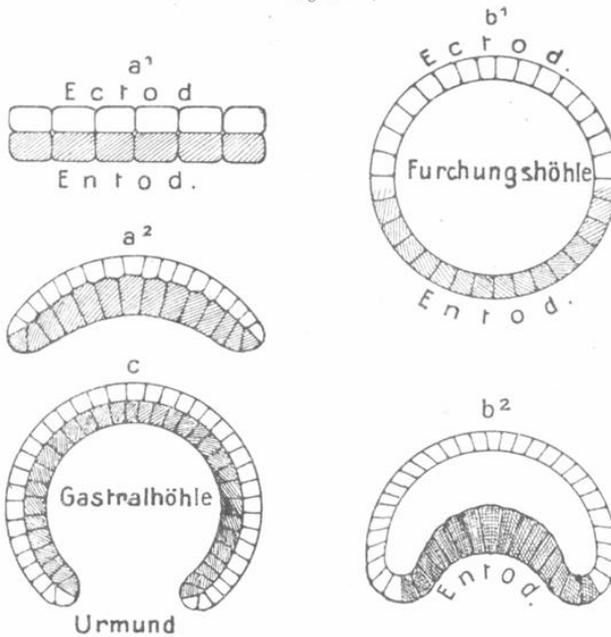
Letztere traten ursprünglich jedenfalls in einer sehr einfachen Form auf, wie sowohl die primitivsten Zustände der niedersten Gruppe, der Cölenteraten, erweisen, als auch die Übereinstimmung der Anfangsstadien in der Ontogenese der verschiedensten Metazoengruppen es ergibt. Man hat diese wahrscheinliche Urform der eigentlichen Metazoen (Eumetazoa), wie sie unter den Cölenteraten noch am wenigsten verändert erhalten blieb, als *Gastraea* bezeichnet und das ihr entsprechende Stadium in der Ontogenese als *Gastrula*. Der Bau einer solch einfachen *Gastraea* ist folgender (s. Fig. 2, C): der etwa kugelige bis ellipsoidische Körper enthält einen weiten Hohlraum, die verdauende oder Gastralhöhle, welche an dem einen Pol durch eine Öffnung, die Urmundöffnung (Prostoma, Blastoporus) nach außen mündet. Die Körperwand setzt sich aus zwei Zelllagen zusammen, einer äußeren, dem sog. *Ectoderm*, und einer inneren, dem *Entoderm*. Letzteres ist die nahrungsaufnehmende Zellschicht, die daher auch samt der von ihr umschlossenen Gastralhöhle als Urdarm bezeichnet wird. Das Ectoderm dagegen dient einerseits zum Schutz des Innern, andererseits kann es sich jedoch an der Bewegung, Atmung und sonstigen Stoffwechselvorgängen beteiligen, namentlich aber auch die Beziehungen zur Außenwelt vermitteln.

Das Problem der möglichen Ableitung solch einer hypothetischen Urform der Metazoen von flagellatenartigen Protozoenkolonien wurde nun in verschiedener Weise zu lösen gesucht. — Die verbreitetste Ansicht sucht die *Gastraea* aus einer hohlkugeligen Flagellatenkolonie mit einschichtiger Zellwand abzuleiten, mittels der Annahme, daß zunächst eine Differenzierung der Zellen der entgegengesetzten Kugelhemisphären eintrat, indem die der einen Hemisphäre ausschließlich nahrungsaufnehmend wurden, die der anderen dagegen diese Betätigung verloren und vornehmlich als Bewegungszellen funktionierten (Fig. 2, b¹). Allmählich trat dann eine Einsenkung oder Einstülpung der nahrungsaufnehmenden Hemisphäre in die andere auf (b²), so daß letztere zum Ectoderm, erstere zum Entoderm wurde. Unter Verengerung der Einstülpungsöffnung zur Urmundöffnung bildete sich die typische *Gastraea*-form hervor. Dieser Ableitungsmodus stützt sich hauptsächlich darauf, daß die *Gastrula*-form in der Ontogenese häufig auf solche Weise entsteht. Er begegnet jedoch einer gewissen Schwierigkeit, da, die Differenzierung der beiden Hemisphären der kugeligen Ausgangsform vorausgesetzt, nicht recht einzusehen ist, welcher Vorteil einem solchen Organismus durch die allmähliche Einstülpung der von den Ernährungszellen gebildeten Hemisphäre erwachsen sein sollte; ein solcher Vorteil konnte

doch wohl erst hervortreten, wenn die Einsenkung schon zu einer wirklichen Höhle geworden war, in welche Nahrungskörper eingeführt und darin festgehalten werden konnten.

Eine zweite Ansicht sucht diese Schwierigkeit zu überwinden, indem sie nicht von einer kugeligen, sondern einer tafelförmigen einschichtigen Kolonie ausgeht, wie sie bei Flagellaten gelegentlich vorkommt. Diese Hypothese nimmt an, daß eine solche Urform zunächst durch Querteilung ihrer Zellen zweischichtig wurde und daß die eine der so gebildeten Zelllagen sich zur ernährenden, die andere

Fig. 2.



Schematische Darstellung der Entstehung einer gastraeartigen Urform aus einer Protozoenkolonie. a¹, a²—c durch Einkrümmung einer zweischichtigen plattenförmigen Kolonie; b¹, b²—c durch Einstülpung einer kugelförmigen. Die ernährenden Zellen (späteres Entoderm) schraffiert. O. B.

zur schützenden und bewegenden differenzierte (s. Fig. 2, a¹). Ein ähnliches plattenartiges Stadium kann vorübergehend in der Ontogenese einzelner Metazoengruppen auftreten. Wenn nun eine derart gebaute zweischichtige, plattenartige Form sich so bewegte, daß die ernährnde Zelllage gegen den Boden gerichtet war und hier ihre Nahrung suchte, so mußte es von Vorteil sein, wenn der Organismus sich allmählich zu einer uhrglasartigen Form mit nach unten gerichteter Konkavität einkrümmte (Fig. 2 a²). Jetzt vermochte er sich über auf dem Boden liegende Nahrungskörper herabzusenken, sie einzufangen und in seiner Höhle festzuhalten. Eine stärkere Einkrümmung konnte dann zur typischen Gastraeform (c) führen, in deren Gastralhöhle die Nahrungskörper durch den Urmund eingeführt und worin sie weiter verarbeitet wurden.

Eine dritte Meinung ging, wie die erste, von einer einschichtigen kugeligen Urform aus, ließ aber die spätere Entodermis nicht durch Einstülpung, sondern durch Einwanderung von Zellen der einschichtigen Wand ins Innere entstehen; worauf der Urmund sich erst nachträglich als Durchbruch nach außen bildete. Gegen diese Meinung spricht aber sehr bestimmt, daß die einwandernden Entodermzellen sich durch die Einwanderung ihrer späteren Bestimmung eigentlich entzögen, was es unbegreiflich macht, daß gerade sie im weiteren Verlauf zu den ernährenden Zellen werden sollen. Auch für den Durchbruch des Urmunds läßt sich auf diesem Wege keine vorteilhafte Bedingung erkennen.

Möge nun aber die phylogenetische Entstehung der Gastraeaform so oder so verlaufen sein, so scheint doch sicher, daß eine ihrem Bau entsprechende Urform den Ausgangspunkt der typischen Metazoen (mit Ausschluß der Spongien) bildete.

Gewisse einfach gebaute, isoliert stehende Metazoengruppen, wie der sog. *Trichoplax*, die *Dicyemiden*, *Orthonectiden* und einige andere, wurden manchmal als Übergangsformen zur Gastraea aufgefaßt, und daher gelegentlich auch als Mesozoa bezeichnet. Die beiden letzterwähnten Gruppen sind parasitische und daher wohl eher als durch Parasitismus vereinfachte, einst höher organisierte anzusehen. Der sog. *Trichoplax* ist recht unsicher geworden und neuerdings sogar als Umbildungszustand einer Hydromedusenlarve gedeutet worden. Jedenfalls aber lehrten uns diese Formen, selbst wenn man ihnen eine Stellung zwischen Protozoenkolonien und den Cölenteraten zuerkennen möchte, nichts Positives über die mögliche Entstehung der gastraeaartigen Urformen.

Es wurde schon oben hervorgehoben, daß das große Phylum der Cölenteraten in seiner einfachsten Ausbildung den gastraeaartigen Bau noch recht wohl erhalten darbietet. Immerhin machte jedoch die Organisation innerhalb dieses Phylums bedeutende Fortschritte, welche im wesentlichen mit der Hervorbildung eines mehr oder weniger ausgesprochenen strahligen oder radiärsymmetrischen Baus zusammenhängen. Die vorausgesetzte Gastraea-Ausgangsform zeigt hiervon nichts; ihr Bau ist, wie man sagt, monaxon, d. h. er läßt eine Hauptachse erkennen, welche den Urmund mit dem entgegenstehenden Pol verbindet, und um welche alles gleich ist, so daß beliebige, durch die Hauptachse gelegte Längsschnitte völlig gleich sind.

Das Entstehen der strahligen Symmetrie aus einer freischwimmenden monaxonen Gastraeaform wird am begreiflichsten, wenn wir annehmen, daß es durch den Übergang zur festsitzenden Lebensweise bedingt wurde, und daß daher die Ausgangsformen aller Cölenteraten, auch der jetzt freischwimmenden, festsitzende gastraeaartige Organismen waren, wie sie sich heute noch in den Hydroid- und Korallenpolypen erhalten haben. Die Festheftung geschah mit dem dem Urmund entgegenstehenden Pol, und die Körperform wurde schlauch- bis becherförmig oder cylindrisch. Für einen festsitzenden Organismus dieser Art mußte es von großem Vorteil werden, wenn er um den Urmund Greif- und Fangorgane, Tentakel, hervorbildete, welche ihm bei der mangelnden Beweglichkeit den Nahrungserwerb ermöglichten. Ebenso ist aber auch einzusehen, daß eine gleichmäßige Verteilung dieser Tentakel nach allen Richtungen im Umkreis des Urmunds von Vorteil war, indem sie sich dann nach allen Seiten gleichmäßig betätigen konnten. Hiermit war die Grundlage des radiärsymmetrischen Baues gegeben. — Wegen der in regelmäßigen Abständen um den Urmund stehenden Tentakel sind nun nicht mehr alle Längsschnitte durch die Hauptachse untereinander gleich, sondern nach

der Zahl der Tentakel läßt sich der Körper durch einige solche Längsschnitte in eine Anzahl unter sich kongruenter sog. Strahlstücke (Antimeren) zerlegen (s. S. 17, Fig. 4a). Der auf solche Weise in erster Anlage gegebene strahlige Bau, dem bei den Cölenteraten gewöhnlich die Vier- oder Sechszahl, bzw. ein Vielfaches dieser Zahlen, zugrunde liegt, kann nun durch weitere, in entsprechender Weise sich wiederholende und strahlig gruppierende Organbildungen noch verstärkt werden.

Die Erscheinung, daß gleichartige Organe sich in größerer Zahl an dem Körper wiederholen, finden wir auch bei anders gebauten Metazoen recht häufig, ja wenn man auch die einfachen und einfachsten Organe berücksichtigt, ist dies eine allgemein verbreitete Erscheinung. Diese an einem Individuum sich wiederholenden homologen Organe hat man auch als *homonome* bezeichnet.

Wir verwenden diesen Ausdruck hier für jegliche sich an einem Tierkörper mehrfach wiederholenden Organe derselben Art, also für alle homologen Organe eines Individuums, wie man auch sagen könnte, ohne Rücksicht auf ihre besondere Anordnung an dem betreffenden Tierkörper. Im Hinblick auf die letztere Beziehung hat man versucht, verschiedene Kategorien solcher Organe zu unterscheiden. So hat man die sich strahlig, oder bei den bilateralen Metazoen rechts- und linksseitig gegenüberstehenden als *homotype* bezeichnet, die bei den metameren Bilateria sich hintereinander wiederholenden als *homodynamie*, und endlich die gewissermaßen als Unterteile eines Organs auftretenden gleichwertigen Abschnitte, so z. B. Finger und Zehen der Wirbeltiere, speziell als *homonome*. Auch diesen morphologischen Subtilitäten dürfte für das tiefere Verständnis kein großer Wert zukommen, so daß wir uns hier in obigem Sinne auf den gemeinsamen Begriff der Homonomie beschränken.

Wenn wir uns Rechenschaft darüber zu geben versuchten, was wohl der Grund der Übereinstimmung solch homonomer Organe des Individuums sein könnte, so werden wir auf die schwer zu umgehende Annahme geführt, daß dieser Grund, ebenso wie der der homologen Organe verschiedener Individuen, ihr Hervorgehen aus einer gemeinsamen oder übereinstimmenden Uranlage sein muß. Obgleich sich dies ontogenetisch bis jetzt noch wenig sicher nachweisen ließ, müssen wir es doch gewissermaßen als notwendig voraussetzen, daß die homonomen Organe eines Individuums sich aus übereinstimmender materieller Anlage herleiten und eben diesem Umstand ihre Übereinstimmung verdanken; sei es daß diese übereinstimmenden Grundlagen schon in der Eizelle selbst gegeben waren, sei es, daß sie durch die Zerlegung einer späteren gemeinsamen Anlage in die Einzelanlagen der homonomen Organe während der Ontogenese entstanden.

Die radiärsymmetrische Bildung dehnte sich bei den Cölenteraten namentlich auch auf die Gastralhöhle aus, wie es bei den polypenförmigen Korallentieren (Anthozoa) in steigender Komplikation hervortritt. Dies geschieht so, daß die Gastralhöhle radiär gestellte taschenförmige Aussackungen (Gastraltaschen oder -Kammern) bildet, welche durch radiäre Scheidewände (Gastralsepten) gesondert werden (s. Fig. 4, a). Die physiologische Bedeutung dieser Einrichtung ist in erster Linie wohl eine Vergrößerung der ernährenden Fläche der Gastralhöhle.

An feststehenden polypenartigen Organismen sind aber sicher die freischwimmenden medusenartigen Cölenteraten hervorgegangen, was bei der Gruppe der Hydromedusa durch das gemeinsame Auftreten beider Formen im Lebenszyklus einer Species (Generationswechsel) besonders klar hervortritt. Als Beweis dieser Ableitung darf auch der stets ausgesprochene Strahlenbau der Medusenformen

angesehen werden, welcher nach dem oben dargelegten auf festsitzende Ausgangsformen bestimmt hinweist. Daß die radiäre Symmetrie durch den Übergang der Medusen zum freischwimmenden Leben nicht beeinträchtigt wurde, hängt mit der Art ihrer Bewegung zusammen, die stets in der Richtung der Hauptachse erfolgt. Der Radiärbau der Medusenformen ist namentlich dadurch so scharf ausgeprägt, daß ihre Gastralhöhle stets solch taschenartige Ausbuchtungen bildet, die sehr häufig durch Verengerung kanalartig werden (Gastrovascularsystem).

Eine eigenartige Ausbildung erlangte der im Prinzip vierstrahlige cölenteratenartige Bau in der Klasse der freischwimmenden, sich jedoch durch besondere Wimperapparate bewegenden *Ctenophoren* (Kammquallen); Obgleich diese Gruppe die abweichendste der Cölenteraten ist und daher jetzt häufig abgesondert wird, dürfte ihr Zusammenhang mit ihnen doch zweifellos sein. Ebenso scheint es mir, trotz mancher Einwendungen, wohl möglich, daß sie aus sehr ursprünglichen vierstrahligen hydromedusenartigen Formen hervorgingen, ihr Strahlenbau daher wie der der übrigen Cölenteraten von der ursprünglich festsitzenden Lebensweise herrührt. Eine besondere Bedeutung besitzen gerade die Ctenophoren für die Ableitung der bilateralen Eumetazoen, weil sich mancherlei dafür anführen läßt, daß es event. ctenophorenartige Formen gewesen sein könnten, welche sich zu den ursprünglichsten Bilaterien entwickelten.

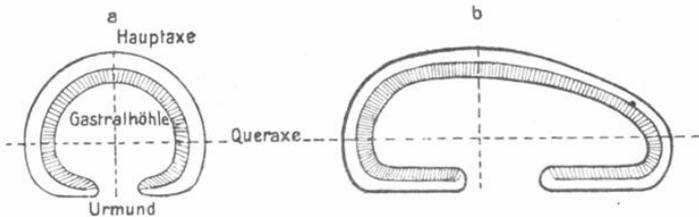
Der Körper der einfachsten Cölenteraten besteht, wie bemerkt, nur aus den beiden Zelllagen der Gastraea, dem Ecto- und Entoderm. Die geringe Verschiedenheit dieser beiden Zellblätter spricht sich noch darin aus, daß beide, abgesehen von ihren spezifischen Leistungen, imstande sind, Muskelzellen- und Nervelemente hervorzubringen. Bei den primitivsten Cölenteraten (Hydroidea) findet sich zwischen dem Ecto- und Entoderm nur ein dünnes nichtzelliges Häutchen, ein Produkt des einen oder der beiden Blätter, welches als Stützgebilde fungiert, die sog. *Stützlamelle*. Bei den komplizierteren Cölenteraten wird durch Abscheidung der Blätter eine gallertige bis feste Stützsubstanz zwischen sie abgelagert, in welche bei vielen (Acalepha, Anthozoa, Ctenophora) auch Zellen des Ectoderms (zum Teil wohl auch des Entoderms) einwandern und sie in ein wirkliches stützendes Zwischengewebe oder *Mesenchym* überführen. Wie wir später sehen werden, kann die stützende Funktion dieses Zwischengewebes durch die Bildung fester, ihm eingelagerter Fasern und Skeletgebilde noch gesteigert werden.

Sahen wir im vorhergehenden den monaxonen Bau der gastraeaartigen Urform durch Festheftung sich radiär symmetrisch ausgestalten, so mußte andererseits eine bewegliche, mit der Mundöffnung auf dem Boden kriechende Lebensweise zu einer wesentlich verschiedenen Weiterbildung führen¹⁾. Ein solches Verhalten mußte zunächst zu einer Abplattung der gegen den Boden schauenden, den Urmund tragenden Region, zu einer ventralen Kriechfläche oder Bauchseite führen, welche sich von der mehr gewölbten Rückenfläche unterschied. Für einen solchen Organismus, der

¹⁾ Indem wir bei unseren Betrachtungen über die Entstehung der bilateralen Metazoen von der Gastraea ausgehen, wollen wir damit nicht behaupten, daß die Bilaterien direkt aus einer ursprünglichen Gastraea hervorgingen. Vielmehr sollen hier nur die wesentlichen Bedingungen für die Ausbildung des Bilateralbaues erörtert werden. Im weiteren Verlauf unserer Besprechung wird sich ergeben, daß wir es für wahrscheinlicher erachten, daß die existierenden einfachsten Bilaterien an wenigstrahlige, cölenteratenartige Formen anknüpfen.

sich in einer zur ursprünglichen Gastraeahauptachse senkrechten Richtung durch das Wasser bewegte, mußte es ferner vorteilhaft werden, wenn er sich in einer zu dieser Achse senkrechten Richtung verlängerte, also eine längliche, mehr wurmförmige Gestalt erlangte, indem er dann das umgebende Wasser mit geringerem Widerstand durchschnitt (siehe Fig. 3a—b). Fernerhin erkennen wir unschwer, daß es einer so gestalteten und sich bewegenden Tierform erheblichen Vorteil bieten mußte, wenn der Urmund, der anfänglich die Mitte der Bauchfläche einnahm, an eins der beiden Enden verlagert wurde. Da ja die Enden bei der Bewegung zunächst auf eine Beute stoßen, so war es sicher vorteilhaft, wenn der Mund, der diese Beute festzuhalten und in die Gastralhöhle zu führen hatte, sich an einem Ende fand, bzw. sich auch eventuell schlitzartig bis zu den Enden ausdehnte. Nehmen wir nun an, daß eine solch vorteilhafte Verlagerung des Urmundes an eines der Enden eingetreten war, so war damit eine Körperform erreicht, wie sie für sämtliche über den Cölateraten stehende Metazoen gilt, die

Fig. 3.



Schemata zum Hervorgehen der Bilateralität aus der monaxonen Gastraea (a); b Auswachsen in einer Querachse. O. B.

sog. bilaterale Bauweise, die auch dem menschlichen Körper zukommt. Wie bei jeder bilateralen Form können wir jetzt eine Bauch- und Rückenfläche, ein vorderes und hinteres Körperende und damit auch eine rechte und linke Seite unterscheiden. Der Körper ist durch eine Mittelebene (Sagittalebene), welche durch die Vornhinterachse (die senkrecht zur ursprünglichen Gastralachse steht) geht, in eine rechte und linke Hälfte zerlegbar, welche nicht kongruent, sondern symmetrisch gleich sind; d. h. jede Hälfte erscheint wie das Spiegelbild der andern. — War einmal eine Verlagerung des Urmunds an ein Körperende gegeben, so mußte es auch von großem Vorteil werden, daß dies Ende bei der Bewegung in der Regel vorausging, da ja dann der Mund stets für die Beuteaufnahme bereit war. Andererseits aber mußte es für einen so beschaffenen Organismus von großem Gewinn werden, wenn Sinnesorgane, die eine Witterung naher Beute ermöglichten, sich an dem Vorderende entwickelten oder konzentrierten, während sie bei den radiärsymmetrischen Cölateraten sich vorteilhafterweise gleichmäßig im Umkreis der Hauptachse verteilten. Die besondere Ausbildung von Sinnesorganen am Vorderende hatte aber zur Folge, daß auch das Nervensystem, welches wir uns ursprünglich wohl ziemlich gleichmäßig und in sehr primitiver Ausbildung über die gesamte Körperfläche verbreitet denken müssen, sich im Zusammenhang mit jenen

Sinnesorganen stärker entwickelte, und daher im Vorderende ein Centralteil des Nervensystems hervorgebildet wurde, in welchem die verschiedenen Reflexbahnen zusammenliefen, ein primitives Gehirn- oder Cerebralganglienpaar.

Hiermit wäre eine Stufe der Ausbildung erreicht, wie sie etwa bei den primitivsten Bilaterien, den Plathelminthen, noch jetzt besteht; abgesehen von den besonderen Einrichtungen des Mesenchymgewebes, auf das wir später zurückkommen. Auffallend erscheint, daß bei vielen der primitivsten Plathelminthen (*Turbellaria*) der Urmund noch in der Mitte der Bauchseite, ja hinter ihr liegt. Da damit jedoch stets ein vorderständiges Cerebralganglienpaar vereint ist, so könnte diese Mundlage möglicherweise auch das Ergebnis einer aus gewissen Gründen später wieder eingetretenen Rückwärtsverlagerung sein.

Ein weiterer Fortschritt, der schon bei den nächsten Verwandten der Plattwürmer erzielt wurde, war die Ausbildung eines Afters, d. h. einer besonderen Öffnung, welche (neben der Einfuhröffnung oder dem Mund) zur Ausstoßung der unverdauten Nahrungsreste aus der Gastralhöhle dient. Sowohl bei den Cölenteraten als den meisten Plathelminthen verrichtet der Urmund diese beiden Tätigkeiten, wenn auch bei gewissen Cölenteraten zuweilen außerdem noch feinere porenartige Öffnungen der Gastralhöhle existieren, welche jedoch nicht als Afteröffnung dienen. Die gewöhnliche Vorstellung ist nun, daß eine solche Afteröffnung, wie sie schon bei den, an die typischen Plathelminthen sich nahe anschließenden *Nemertinen* besteht und allen übrigen Bilateria zukommt (wenn auch zuweilen rückgebildet), durch einen Durchbruch der Gastralhöhle nach außen entstand. Doch halte ich die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen, daß die Afteröffnung anderer Entstehung ist, d. h. daß sie wie die Mundöffnung aus dem ursprünglichen Urmund hervorging. Hierfür sprechen einzelne Ergebnisse der Ontogenie, welche einen solchen Vorgang in der Tat zeigen (*Protracheata*), ferner auch das häufige Hervorgehen des Afters aus dem Blastoporus der ursprünglichen Gastrula, andererseits aber auch die besondere Gestaltung des schlitzförmigen Urmunds gewisser Korallenpolypen (*Anthozoa*), der schon eine Art Differenzierung in einen einführenden und ausführenden Abschnitt zeigt. Man kann sich vorstellen, daß der Urmund der primitivsten Bilaterien sich lang spaltförmig über die Bauchseite erstreckte und sich vorn zu einer Einfuhr- hinten zu einer Ausfuhröffnung etwas erweiterte. Eine mittlere Verwachsung dieses schlitzförmigen Urmunds führte dann direkt zu seiner Sonderung in Mund und After. Diese Möglichkeit, obwohl bis jetzt noch wenig sicher, böte dem Verständnis den erheblichen Gewinn, daß die Afteröffnung nicht als völlige und schwerverständliche Neubildung, sondern als die Umformung eines früher bestandenen Organs erschiene.

Neuerdings will man dem verschiedenen Verhalten des Urmunds (Blastoporus) in der Ontogenie der Bilaterien eine tiefgehende Bedeutung für die Unterscheidung zweier, von ihrer Wurzel an in divergierender Richtung fortgeschrittener Stämme der Bilaterien zuschreiben. Während bei dem einen Stamm, den sog. *Protostomia* (Würmer, Arthropoden, Mollusken, Brachiopoda, Bryozoa mit Ausnahme der Entoprocta) der Urmund zum Mund geworden sei, habe er sich bei dem zweiten Stamm, den *Deuterostomia* (*Enteropneusta*, *Echinoderma*, *Chaetognatha*, *Chordata*) zum After entwickelt. Im ersteren Falle sei also der

After, im zweiten der Mund eine sekundäre Bildung. Nun läßt sich zwar nicht leugnen, daß die sog. Deuterostomia sehr wahrscheinlich eine gewisse nähere Verwandtschaft untereinander besitzen und daher eine solche Zusammenfassung vielleicht verdienen. Was aber den Unterschied der Protostomia und der Deuterostomia hinsichtlich des Urmundschicksals angeht, so halte ich dieses Merkmal für verfehlt, da unter den Protostomia sich Formen finden, deren Blastoporus zum After wird (z. B. die Schnecke *Paludina* und vielleicht auch andere Mollusken), ferner solche, wo sich Mund und After auf den Blastoporus zurückführen lassen (*Protracheata*, wahrscheinlich auch Insekten) und weil das Schicksal des Blastoporus überhaupt in vielen Fällen noch recht zweifelhaft ist. Die von mir schon 1876 geäußerte Ansicht, daß Mund oder After der Metazoen wahrscheinlich aus einem ursprünglich lang schlitzförmigen Urmund hervorgingen, scheint mir auch jetzt noch die tatsächlichen Verhältnisse am ehesten zu erklären. Dazu kommt, daß sich die sekundäre Bildung eines Afters zwar einigermaßen begreifen läßt, dagegen die einer Mundöffnung, des für den tierischen Organismus wichtigsten Organs, schwerlich. Die Gruppe der Deuterostomia (zu der jedoch die Brachiopoden und Bryozoen ebenfalls nahe Beziehungen haben) für einen von den Protostomia von Anfang am gesonderten Stamm der sog. Coelomata oder Bilateria zu halten, scheint mir also unwahrscheinlich. Ich kann in ihnen nur einen Stamm erblicken, der sich von einfachen wurmartigen Vorfahren, also Protostomia, abzweigte und dessen ursprünglichere Formen recht wohl noch zu den Würmern gerechnet werden können.

Auf der jetzt erreichten Ausbildungsstufe der bilateralen Tierformen verharren im allgemeinen die sog. *Nematelminthen*, insbesondere die *Rotatorien* und *Nematoden*. Bei ihnen begegnet uns jedoch noch eine Einrichtung, welche den Plathelminthen im allgemeinen fehlt, nämlich das Vorhandensein einer sog. Leibeshöhle, eines mit Flüssigkeit erfüllten Raumes zwischen der Körperwand und dem die Darmwand bildenden Entoderm. Diese Leibeshöhle der Nematelminthen wird in der Regel als eine sog. primäre oder ursprüngliche aufgefaßt. Man versteht darunter einen Hohlraum, welcher zwischen dem Ecto- und Entoderm der ursprünglichen *Gastraea* durch Auseinanderweichen ihrer beiden Zelllagen entstanden sei, ein Hohlraum, welcher in der ontogenetischen Entwicklung in der Tat weit verbreitet ist und als Furchungshöhle bezeichnet wird. Daß eine solche primäre Leibeshöhle wirklich bei den Larven vieler Bilaterien auftritt, unterliegt keinem Zweifel. Vom Entoderm aus, vielleicht auch zum Teil vom Ectoderm, wandern dann frühzeitig Zellen in diese Höhle hinein, welche sich teils an das Ectoderm, teils an das Entoderm anlegen, sich jedoch auch durch die Höhle ausspannend, muskulöse oder stützende Bedeutung erlangen und ein Mesenchym darstellen. So sicher demnach auch das Auftreten einer primären Leibeshöhle in der Ontogenese und deshalb wohl auch bei den Vorfahren der Bilaterien erscheint, so ist es doch zweifelhaft, ob in der Tat die definitive Leibeshöhle der Nematelminthen eine solch primäre ist. — Bei den Plathelminthen existiert im ausgebildeten Zustande gewöhnlich keine solche Höhle, vielmehr findet sich eine ansehnliche Gewebsmasse, aus Muskel- und Bindegewebszellen bestehend (sog. Parenchym), zwischen Ecto- und Entoderm. Das Entstehen dieser Gewebsmasse bei den Turbellarien aber deutet auf Beziehungen zu den bei den höheren gegliederten Bilaterien zwischen Ectoderm und Entoderm sich entwickelnden Gewebsmassen hin, welche sich in innigem Zusammenhang mit der sog. sekundären Leibeshöhle bilden. Hieraus wäre event. zu schließen, daß die Vorläufer der Plathelminthen schon vorübergehend eine sekundäre

Leibeshöhle besaßen, was denn auch die Leibeshöhle der Nematelminthen eher auf eine sekundäre zurückführbar erscheinen ließe, um so mehr, als die Ontogenese der Leibeshöhle der ihnen verwandten Acanthocephalen an die der sekundären lebhaft erinnert. Wir werden später nochmals auf dies Problem zurückkommen müssen.

Die Bildung einer solchen sekundären Leibeshöhle tritt am ausgeprägtesten bei denjenigen Bilaterien hervor, welche durch die sog. Gliederung oder Segmentation ihres Körpers eine bedeutend höhere Ausbildungsstufe erreichen als die seither besprochenen. Es dürfte daher angezeigt erscheinen, zunächst diese Komplizierung des Körperbaues etwas näher zu betrachten. — Im allgemeinen spricht sich die Gliederung oder Metamerie in einer paarweisen Wiederholung homonom (homodynamer) Organe oder Organteile hintereinander in der Längsrichtung des Körpers aus. Ursprünglich kann dieser Bau allein durch eine solche Wiederholung einzelner Organe angedeutet sein, ohne sich auch in der Bildung entsprechender Körperabschnitte auszusprechen. Schon bei gewissen Turbellarien, namentlich aber den verwandten Nemertinen, tritt dergleichen hervor.

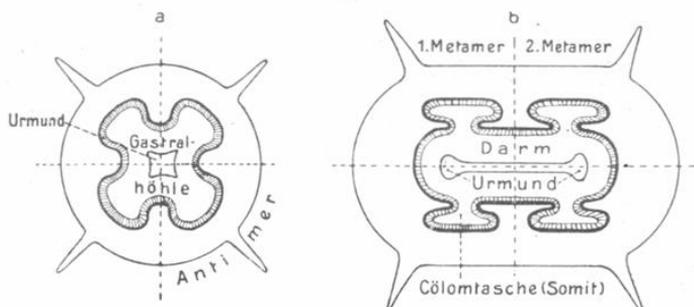
Bei höherer Entwicklung der Metamerie wiederholen sich gleichzeitig ein großer Teil der Organe oder Organabschnitte; sowohl äußere Anhänge (Bewegungsorgane, Atemorgane), als innere Teile (Abschnitte und Anhänge des Darmes, Excretionsorgane, Geschlechtsorgane, Abschnitte des Nervensystems, Sinnesorgane, Abschnitte der Muskulatur und so fort) treten in Mehrzahl auf, so daß die Gesamtorganisation aufs deutlichste der Metamerie unterliegt. Auch der Gesamtkörper wird dann, wie es besonders deutlich bei den Anneliden, Arthropoden und Wirbeltieren sich zeigt, aus mehr oder weniger zahlreichen, hintereinandergereihten Abschnitten (Metameren) aufgebaut, deren Organisation in gewissem Grade an die der nicht segmentierten verwandten Bilaterien erinnert. Dies hat früher die Ansicht hervorgerufen, daß die typische Metamerie durch einen ungeschlechtlichen Vermehrungsvorgang, eine Art Kolonie- oder Stockbildung ursprünglich unsegmentierter Vorfahren entstanden sei, eine Ansicht, welche durch die sehr allmählichen Übergänge zu Formen, bei welchen die Wiederholung nur auf wenige Organe beschränkt ist, widerlegt erscheint.

Durch jede Wiederholung eines Organs, welches bei der Ursprungsform nur in der Einzahl vorkommt, ist eigentlich schon eine Hinneigung zur Verdoppelung des Individuums gegeben. Je nach der Wichtigkeit und Bedeutung, die wir diesem Organ für das Individuum zuschreiben, prägt sich diese Hinneigung zur Verdoppelung schärfer oder schwächer aus. Verdoppelung eines wenig bedeutsamen Tentakels oder Sinnesorgans wird das Bild der Einheitlichkeit des Individuums wenig stören, wogegen wir bei Verdoppelung des Darmapparats uns schwer der Vorstellung zweier, teilweise zur Einheit verbundener Individuen erwehren können. Ein Wirbeltier mit zwei Köpfen wird uns in große Verlegenheit setzen, speziell wenn wir uns den Menschen in dieser Verfassung vorstellen, dessen morphologische Individualität wir besonders geneigt sind, mit seiner psychischen zu identifizieren. Hieraus geht aber hervor, daß keine scharfe Grenze zwischen einfacher Vermehrung von Organen und Individualitätsvermehrung zu ziehen ist. Was die Metamerie angeht, so spricht für die oben vorgetragene Auffassung hauptsächlich der Umstand, daß sich nichts dafür anführen läßt, daß die Metamerie etwa durch Herabsinken von dem früheren Zustand einer Kolonie, mit

vollständiger ausgebildeten, durch ungeschlechtliche Fortpflanzung hervorgegangenen Individuen, auf den eines einheitlich gewordenen Individuums mit unvollständigeren Metameren entstanden sei. Im Gegenteil spricht alles dafür, daß die metameren Bilaterien durch successive gesteigerte Wiederholung eines größeren Komplexes von Organen allmählich erst die an Individualität erinnernde Ausbildung ihrer Metameren erlangten. Bei der Cestodenkette, die häufig mit den metameren Bilaterien verglichen wird, liegt übrigens die Proglottidenentstehung wohl ebenso wie die Metamerenbildung bei den letzteren. Auch hier ist der Ausgangszustand, aller Wahrscheinlichkeit nach, nicht ein ungeschlechtlicher Vermehrungsakt, sondern die Wiederholung eines Organs, nämlich des komplizierten Geschlechtsapparates, ohne gleichzeitige äußere Sonderung einzelner Körperabschnitte. Erst später trat dazu die Befähigung der reifen Glieder des Hinterendes, sich abzulösen; womit die Möglichkeit gegeben war, viel größere Mengen solcher Geschlechtsapparate und Glieder zu bilden. Die Berechtigung, diese durch Ablösung selbständig werdenden Glieder mit einem einfachen Bandwurmindividuum von unvollständiger Ausbildung, d. h. mit mangelndem Vorderende (Scolex) zu vergleichen, ist nun nicht zu bestreiten, wohl aber ihre Auffassung als eine besondere, vom Scolex hervorgebrachte Geschlechtseneration; es sind vielmehr Teile, welche einem einfachen Bandwurm, d. h. einem mit einfachen Geschlechtsapparat ausgerüsteten Scolex entsprechen.

Die Wiederholung der Organe, welche zur Metamerie führt, darf mit Recht jener verglichen werden welche bei den Cölenteraten den radiären Bau bedingt.

Fig. 4.



a Schema einer vierstrahligen einfachen Cölenteratenform, Ansicht auf den Urmund. b Entsprechende Form in einer Querachse ausgewachsen, zur Erläuterung der Beziehung zwischen Radiärbau und Metamerie. O. B.

Wenn wir uns erinnern, daß die Hauptachse der Bilaterien senkrecht zu der der Cölenteraten sich entfaltetete, so bedingt dies, daß Organwiederholungen, welche bei den Cölenteraten radiär, im Umkreis der Hauptachse auftreten, bei den Bilaterien zu beiden Seiten der neuen Hauptachse in regelmäßiger Folge hintereinander geordnet sein müssen (s. Fig. 4). Jedes sog. Metamer der gegliederten Bilaterien entspricht also einem Paar Antimeren der Cölenteraten.

Wenn die Metamerie die gesamte Organisation ergreift, so gilt dies namentlich auch für einen Teil des Körpers, den wir hier eingehender betrachten müssen, nämlich die schon erwähnte sekundäre Leibeshöhle oder das sog. Cölom. Das Cölom zeigt bei den typischen metameren Bilaterien selbst eine Gliederung, indem es durch Querscheidewände (Dissepimente), die sich zwischen dem Darm und der Körperwand ausspannen, in einzelne, den Metameren entsprechende Kammern

gesondert ist. Ontogenetisch entsteht das Cölom innerhalb einer embryonalen Gewebsmasse, die hauptsächlich vom ursprünglichen Entoderm ausgeht und sich zwischen Ecto- und Entoderm einlagert, weshalb sie als *Mesoderm* bezeichnet wird. Am häufigsten erfolgt die Cölobildung derart, daß dies embryonale Mesoderm, von vorn beginnend, sich in paare Anteile (sog. Somiten) für die späteren Segmente sondert, in welchen dann durch Auseinanderweichen der Zellen die Cölohmöhlen der Einzelsegmente angelegt werden. Viele Morphologen sind der Meinung, daß dieser oder ein ähnlicher Entwicklungsgang der Cölohmöhle der primitive sei. Trotz seiner ontogenetischen Häufigkeit, erachten wir ihn jedoch nicht für den ursprünglichen. Bei gewissen Bilaterien entwickeln sich nämlich die Somitenpaare in anderer Weise, d. h. durch Bildung einer rechts- und linkseitigen taschenförmigen Ausstülpung des Urdarms in jedem Segmente (s. Fig. 4b). Diese paarigen Ausstülpungen oder Cölomtaschen schnüren sich schließlich vom Urdarm völlig ab und stellen die Somiten dar, welche also in diesem Fall von Anfang an eine Höhle enthalten, einen Teil der Gastralhöhle des Urdarms. In ihrer weiteren Entwicklung verhalten sich die, auf die eine oder andere Weise entstandenen Somiten gleich, d. h. sie liegen anfänglich mehr ventral oder seitlich, umwachsen hierauf dorsal und ventral den Darm, bis ihre Wände zur Bildung des späteren dorsalen und ventralen Mesenteriums, die sich zwischen Darm und Körperwand ausspannen, zusammenstoßen. Die äußere Wand jedes Somites legt sich dem Ectoderm innen an, die innere dem Entoderm des Darmes außen. So verdrängt die sich entwickelnde Cölohmöhle die frühere Furchungshöhle oder primäre Leibeshöhle und setzt sich gewissermaßen an ihre Stelle.

Wie gesagt, erachten wir die Entstehung der Somiten durch Ausstülpung des Urdarmes und damit die des sog. Mesoderms, welches in ihrer Gesamtheit besteht, für die primäre. Hierzu veranlaßt uns, trotz des selteneren Auftretens dieses Modus, der Umstand, daß die Cölohmöhle bei dieser Entstehung nicht als eine Neubildung, sondern als ein Abkömmling der ursprünglichen Gastralhöhle erscheint, was den Vorgang begreiflicher macht; und daß ferner, wenn dies der ursprüngliche Bildungsvorgang ist, die als taschenförmige Ausstülpungen des Urdarms auftretenden Somiten von den Einrichtungen der Cöloenteraten abgeleitet werden können. Sie erscheinen dann etwa als Homologa der Taschen der Gastralhöhle bei den Anthozoen die bei den Bilaterien entsprechend bilateral angeordnet sind, wie wir für die bei den Cöloenteraten radiären Organe überhaupt fanden. Ist diese Ansicht begründet, so folgt aus ihr natürlich, daß das sog. Mesoderm der cölomaten Bilaterien, wenigstens ursprünglich, von rein entodermaler Entstehung gewesen sein muß. Der Umstand, daß die Anlage der Somiten jeder Seite häufig eine gemeinschaftliche ist und die Abschnürung in Einzelsomiten erst später erfolgt, kann dann nur als eine Modifikation angesehen werden, sei es von ursprünglicherer oder sekundärer Natur.

Wie wir später sehen werden, sind die Geschlechtsorgane der Cöloenteraten gewöhnlich Wucherungen an den Wänden der Gastralaschen oder -kanäle. Wenn dies bei den Urformen jener cölomaten Bilaterien ebenso war, so läßt sich viel-

leicht auch ein Grund angeben für die Abtrennung der Cölomtaschen vom Urdarm als Somiten. Bei den Cöloenteraten entleeren die Geschlechtsorgane ihre Produkte in der Regel in die Gastralaschen, sie gelangen daher durch die Gastralhöhle und den Urmund nach außen. Ein solcher Zustand kann gewiß nicht als sehr vorteilhaft angesehen werden, wenigstens dann nicht, wenn die Gastralhöhle sich zu einer wirklich verdauenden, mit Secretion verdauender Säfte, entwickelte. In diesem Fall mußte eine Abtrennung der Taschen, welche die Geschlechtsprodukte aufnahmen, vom Centralteil der Gastralhöhle, der als Darm verblieb, vorteilhaft werden, weshalb hierin vielleicht das bedingende Moment für die Abtrennung gesucht werden darf. — Schon öfter wurde versucht, die erste Entstehung der Somiten von den Geschlechtsorganen (Gonaden) herzuleiten (Gonocöltheorie); der eben geschilderte Weg scheint uns dagegen der wahrscheinlichere.

Bei den gegliederten Würmern und Arthropoden liegt das vorderste Somitenpaar dicht hinter dem Mund. In dem davor befindlichen zapfenartigen vordersten Körperende tritt kein Somitenpaar auf. Erst später wachsen Zellen des ersten Somitenpaares in dies sog. *Prostomium* (Kopfzapfen, Acon) hinein und bilden Muskulatur und Bindegewebe. Die Frage, ob das Prostomium stets ohne besondere Mesodermanlage (Somitenpaar) war, ist schwer zu beantworten; um so mehr, als bei den Hirudineen eine besondere paarige Mesodermanlage für diesen Kopfteil vorkommt und bei Bryozoen, Brachiopoden, Chätognathen, Echinodermen, Pterobranchiern, Enteropneusten und Acraniern ein vorderstes Somitenpaar in einen wohl entsprechenden Kopfteil eingeht. Auffallend ist ferner, daß in der Entwicklung der Nemertinen und Turbellarien das Mesoderm in zwei Paar gesonderten Anlagen auftritt, von welchen bei den Nemertinen das vorderste Paar für den vor dem Mund gelegenen Kopfteil, das hintere für den gesamten übrigen Körper (Rumpf) bestimmt ist. Diese Verhältnisse machen es doch erwägenswert, ob nicht das Prostomium der Anneliden und Arthropoden ursprünglich ein besonderes Mesodermtaschenpaar besessen hat und daher anfänglich dem Rumpfteile gleichwertig war, dessen ursprüngliches Taschenpaar sich späterhin zu den Rumpfsomiten vermehrte. Bei der Reduktion des Taschenpaares des Prostomiums wäre dessen sekundäre Leibeshöhle wohl mit der primären zusammengefloßen. Die Möglichkeit einer solchen Anschauung vorausgesetzt, würden uns die ursprünglichen Bilaterien als zweigliedrige Tiere mit zwei Cölomtaschenpaaren (Somiten) erscheinen, von welchen das erste, wie der gesamte Kopfabschnitt, bald rudimentär wurde, während das hintere mit dem Rumpfabschnitt stark auswuchs. Die Anknüpfung solcher Formen an cöloenteratenartige Vorfahren hätte keine große Schwierigkeit. Bei der Beobachtung der einzelnen Organsysteme soll später erwoogen werden, ob auch der fertige Bau der ursprünglichen Bilaterien etwaige Anzeichen erkennen läßt, welche für eine solche Auffassung sprechen.

Jene Gonocöltheorie, welche die sekundäre Leibeshöhle von dem inneren Hohlraum säckchenartiger Geschlechtsorgane abzuleiten sucht, steht eigentlich der oben vorgetragenen Ansicht prinzipiell nicht gegenüber. Denn auch die letztere bringt ja die Abtrennung der zur sekundären Leibeshöhle werdenden Gastralaschen in innige Beziehung mit

ihrer Funktion als Räume, in welche die Geschlechtsprodukte entleert werden. Gleichzeitig berücksichtigt sie aber die für eine Reihe von Bilaterien sichere Tatsache, daß die Anlagen des Cöloms, der Somiten des sog. Mesoderms, als Ausstülpungen der Urdarmwand auftreten. Abgesehen davon, daß letztere Bildungsweise des Mesoderms eine Anknüpfung an den Cölenteratenbau gestattet und daher ein gewisses Recht hat, als die primitive angesehen zu werden, läßt sich letzteres auch deshalb annehmen, weil sowohl die solide Anlage des Mesoderms, als auch sein Hervorgehen aus einer oder wenigen Zellen, die sich aus dem Verband des Entoderms, bzw. auf der Grenze von Ento- und Ectoderm, ablösen, sich wohl von seiner Entstehung durch Ausstülpungen des Urdarmes durch Vereinfachung des Vorganges und frühzeitigere Absonderung ableiten lassen, umgekehrt dagegen die Ableitung der Ausstülpungen aus einer ursprünglich soliden Zellenanlage, einer Ansammlung von Propagationszellen etwa zwischen Ecto- und Entoderm, kaum möglich erscheint. Dazu gesellt sich die gewiß recht schwierige Vorstellung, daß ein ursprünglich nur als Geschlechtsapparat funktionierendes Organ, indem es sich zur sekundären Leibeshöhle eines Segments erweiterte, in seiner größten Ausdehnung ganz andere Funktionen erlangte, sich an der Excretion und vor allem an der Muskelbildung innigst beteiligte, indem es zum mindesten einen ansehnlichen Teil der Körper- und Darmmuskulatur lieferte. Besonders der letztere Umstand dürfte für eine ursprünglich nur als Geschlechtsorgan funktionierende Anlage der Somiten wenig wahrscheinlich sein. Dazu gesellt sich, daß von den Somiten der gegliederten Tiere doch stets nur ein relativ kleiner Teil zum Aufbau der Geschlechtsorgane verwendet wird (wenn die Gonaden nicht überhaupt schon vor den Somiten angelegt werden), der größere Teil anderweitig verwertet wird; und daß vielfach nur wenige Somiten Geschlechtsprodukte bilden, bzw. die Geschlechtsorgane auch ohne jede Beziehung zur Segmentation sind (Arthropoda, Vertebrata mit Ausnahme der Acrania). Auch hieraus dürfte eher zu folgern sein, daß schon vom Anfang an nur ein kleinerer Anteil der Somiten zur Produktion von Geschlechtszellen in Beziehung stand, der größere dagegen eine andere Funktion besaß, die späterhin weiter ausgebildet wurde. Schon bei den Cölenteraten finden wir, daß das Entoderm der Gastralhöhle und ihrer Taschen starke Muskulatur hervorzubringen vermag (z. B. an den Septen der Anthozoa und weiterhin), so daß wir bei eventueller Ablösung solcher Taschen als Anlagen der sekundären Leibeshöhle uns von vornherein ihre wesentliche Beteiligung an der Bewegung, als Muskelfasern hervorbringende Teile, wohl vorstellen können. Ich erachte daher die oben vorgetragene Ableitung der Somiten für die wahrscheinlichere und bin geneigter, die Verhältnisse der Geschlechtsorgane bei den Plathelminthen und speziell den Nemertinen nicht den ersten Anlagen einer sekundären Leibeshöhle entsprechend zu betrachten, sondern eher umgekehrt als durch Rückbildung einer solchen entstanden.

Oben wurde hervorgehoben, daß die äußere Wand der hohlen Somiten (sog. Somatopleura) sich an das Ectoderm anlegt, die innere (sog. Splanchnopleura) an das Entoderm des Darms. Hier bilden sie ein das Cölom auskleidendes Epithel (Peritonealepithel, Cöllothel), ferner jedoch Bindegewebe nebst Muskulatur und tragen zum Aufbau noch vieler besonderer Organe bei. Indem durch die Ausbreitung der Cölomanlagen die primäre Leibeshöhle verdrängt wird, können deren Mesenchymzellen, die ja häufig vom Ectoderm herkommen, sich dem sog. Mesoderm zugesellen; vielleicht mag hierin ein Grund dafür liegen, daß in der Ontogenie dem Mesoderm zum Teil auch ectodermale Zellen zugeführt werden.

Die Verdrängung der primären Leibeshöhle durch das Cölom gibt uns jedoch noch Aufschluß über die wahrscheinliche Entstehung eines Organsystems, welches nur bei einem Teil der Würmer vorkommt, aber den meisten cölomaten Bilaterien eigen ist, des *Blutgefäßsystems* nämlich. Bei der Verdrängung der pri-

mären Leibeshöhle durch das Cölom konnten sich Reste der ersteren erhalten, als ein von Anfang an zusammenhängendes Gefäßwerk, ein Blutgefäßsystem einfachster Art. Da die ontogenetische Entstehung der Bluträume dieser Voraussetzung vielfach völlig entspricht, so halte ich sie für recht wahrscheinlich. Vom Mesodermgewebe aus wurden die ursprünglich nur als Lücken sich darstellenden Gefäßräume mit Wandungen bindegewebiger bis muskulöser Natur versehen. — Für diese Ableitung des Blutgefäßsystems spricht vor allem, daß es so von Anfang an als ein in sich geschlossenes, zusammenhängendes Lücken- oder Kanalsystem auftritt und von einem präexistierenden Hohlraum seinen Ursprung nimmt; die verbreitete Ansicht, daß das Blutgefäßsystem aus Lücken oder Aushöhlungen, die im bindegewebigen Mesoderm zerstreut auftraten, hervorgegangen sei, ist unwahrscheinlicher, da es sich dabei einmal um wirkliche Neubildungen handeln würde und weiterhin um ein Organsystem, welches erst in dem Maße allmählich funktionsfähig wurde, als sich die ursprünglich fehlenden Zusammenhänge der Bluträume herstellten. Für die ersterwähnte Ableitung spricht ferner die Erfahrung, daß sich auch aus der sekundären Leibeshöhle unter Umständen ein sekundäres Blutgefäßsystem neben dem eigentlichen hervorbilden kann (Hirudineen). Immerhin erscheint die Entstehung eines Blutgefäßsystems aus der primären Leibeshöhle nicht unbedingt an die Ausbildung einer sekundären gebunden. Es könnte sich auch bei Bilaterien hervorgebildet haben, die keine solche besaßen, durch starke Entwicklung eines Mesenchyms, welches die primäre Leibeshöhle zu einem Kanalsystem einengte, ähnlich wie dies mit der Cölohmöhle der Hirudineen geschah. Es fragt sich nur, ob solche Formen existieren?

Dies führt uns wieder zu dem Problem der Leibeshöhle bei den sog. ungegliederten Würmern zurück.

Im Gegensatz zu der eben erörterten Ansicht über die wahrscheinliche Herleitung des Blutgefäßsystems, die auch als *Blastocöltheorie* bezeichnet wurde, steht eine zweite, welche sich zwar in dem eigentlichen Kardinalpunkt von der ersten kaum prinzipiell unterscheidet, jedoch von anderen Anschauungen über den wahrscheinlichen Bau der Vorfahren der blutgefäßführenden Metazoen ausgeht, und deshalb auch das Blutgefäßsystem etwas anders entstehen läßt. Es ist dies die sog. *Hämocöltheorie*. Nach ihr sind die segmentierten Metazoen aus plattwurmähnlichen Vorfahren entsprungen, die gar keine primäre Leibeshöhle besaßen, sondern ein Mesenchym, welches den ganzen Raum zwischen Ecto- und Entoderm erfüllte; insbesondere wurden dabei nemertinenartige Formen als Vorläufer der Anneliden ins Auge gefaßt. Die Blutgefäße aber seien derart entstanden, daß durch Zurückziehung der Urdarmwand Lückenräume zwischen Mesenchym und Entoderm aufgetreten seien, die sich mit ernährenden Blutflüssigkeit füllten.

Man erkennt, daß diese Lehre prinzipiell eigentlich mit der ersteren übereinstimmt, da sie die Blutgefäße gleichfalls als Räume auffaßt, die der Furchungshöhle (primären Leibeshöhle) entsprechen. Sie unterscheidet sich jedoch insofern, als sie die Existenz einer primären Leibeshöhle bei den Vorfahren der segmentierten Metazoen leugnet, und daher auch das Blutgefäßsystem nicht von ihr abzuleiten vermag. Die zweifellos primäre Leibeshöhle vieler Larven (insbesondere der Anneliden) gilt der Hämocöltheorie nicht als Beweis einer ehemaligen Existenz einer solchen bei den Ahnen der Bilaterien; im Gegenteil faßt sie alle diese Larven als später erworbene auf, welche also kein phylogenetisches Vorfahrenstadium darstellen. Ebenso gelten ihr auch jene Rundwürmer (speziell die Rotatorien, aber wohl auch die

Nematoden), welche anscheinend und nach der gewöhnlichen Ansicht eine primäre Leibeshöhle besitzen, für geschlechtsreif gewordene Larvenformen, also für Formen, welche den abweichenden Larvenbau im fertigen, geschlechtsreifen Zustand bewahrten, und die daher ebenfalls keine phylogenetische Bedeutung besäßen. Immerhin müßte die Hämocöltheorie doch wohl die sog. primäre Leibeshöhle der erwähnten Larven und der ungegliederten Rundwürmer als den Bluträumen der gegliederten Metazoen entsprechend auffassen; was wieder die prinzipielle Übereinstimmung der beiden Lehren erweise.

Ob die gegliederten Metazoen aus leibeshöhlenlosen Vorfahren hervorgingen, wie sie die Plattwürmer darstellen, ist ein Problem, das, wie schon erwähnt, äußerst schwierig mit unseren heutigen Kenntnissen zu lösen ist. Jedenfalls läßt sich demgegenüber die Möglichkeit, daß sie aus Formen mit primärer Leibeshöhle entstanden, d. h. mit einem zwischen Ecto- und Entoderm gelegenen Hohlraum, der nur von einer mäßigen Menge von Mesenchymzellen durchsetzt war, mit ebenso großem Recht vertreten. Wenn wir eine so beschaffene primäre Leibeshöhle bei vielen Larven der verschiedensten Stämme (gewisse Plathelminthen, Anneliden, Mollusken, Echinodermen usw.) auftreten sehen, so spricht dies schon für die Wahrscheinlichkeit, daß diese Einrichtung nicht ein besonderer, erst von den Larven erworbener Charakter ist, sondern ein phylogenetisch begründeter, d. h. einer, der bei den Vorfahren bestanden hat. Selbst wenn wir zugeben, daß jene Larvenformen erst nachträglich entstanden seien, daß ihre Vorfahren sich direkt entwickelten, so spricht doch die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ihr gemeinsamer Grundcharakter ein solcher ist, der sich bei ihrem frühzeitigeren Austritt aus dem Ei erhielt, weil er eben schon in der phylogenetisch-ontogenetischen Entwicklung bestand; nicht aber ein solcher, den diese Larven erst in Anpassung an die schwimmende Lebensweise erwarben. Dazu kommt, daß die Auffassung der Nematelminthen, als auf der Larvenstufe stehen gebliebener Formen, doch sehr wenig begründet erscheint, wie weiter unten noch dargelegt werden soll.

Auf Grund dieser Erwägungen halten wir vorerst die Meinung, daß den Vorfahren der blutgefäßführenden, höher organisierten Metazoen eine primäre Leibeshöhle zukam, für wahrscheinlicher, ja sind eher geneigt, die Leibeshöhlenlosigkeit der Plathelminthen, ähnlich wie die der Hirudineen, auf eine nachträgliche Ausfüllung der Höhle zurückzuführen; wir halten es sogar nicht für unmöglich, daß den Vorfahren dieser niederen Würmer einmal ein Cölom zukam. Die bedenklichste Schwäche dieser, mit der sog. Gonocöltheorie eng verknüpften Hämocöltheorie liegt jedoch darin, daß sie über das Blutgefäßsystem der Nemertinen keinen genügenden Aufschluß zu geben weiß, gerade jener Formen, auf die sie sich für die Ableitung der Verhältnisse der gegliederten Würmer hauptsächlich stützt und die daher der Lehre nach eigentlich kein Blutgefäßsystem besitzen dürften. Wir sind überzeugt, daß das Blutgefäßsystem der Nemertinen ebenso ein Leibeshöhlenrest ist wie das der übrigen Würmer, und wenn nicht der Rest einer ehemaligen primären Leibeshöhle, dann der einer früher bestandenen sekundären, darn also vergleichbar dem sekundären Blutgefäßsystem der Hirudineen, was um so weniger ausgeschlossen erscheint, als in der Ontogenie dieser Abteilung Anzeichen der früheren Existenz einer sekundären Leibeshöhle aufzutreten scheinen.

Zunächst wollen wir einen Blick auf gewisse cölomate Bilaterien werfen, die eine Art Metamerie, jedoch eine solche von sehr geringer Ausbildung, zeigen.

Eine Anzahl äußerlich recht verschiedener Bilateriengruppen nämlich: die *Brachiopoden*, die ihnen wohl nahe verwandten *Bryozoen*, die äußerlich ganz different erscheinenden *Chätognathen*, die *Enteropneusten*, sowie die ihnen verwandten, nur in wenigen Formen vertretenen *Pterobranchier* und schließlich die in ihrer Jugend rein bilateralen, später jedoch sich radiär umgestaltenden *Echinodermen* besitzen ein Cölom, welches durch quere Scheidewände in drei (vielleicht zum Teil auch nur zwei) Räume zerlegt erscheint, was also einer sehr geringen

Segmentzahl entsprechen würde. Wahrscheinlich dürfte diese Eigentümlichkeit der genannten Formen auf eine alte Vorfahrengruppe hinweisen, welche nur wenige Segmente besaß, aber möglicherweise durch Reduktion schon vereinfacht worden war. Nun tritt in der Ontogenie der ungegliederten Würmer (Plat- wie Nematelminthen), andererseits aber auch der ebenfalls ungegliederten Mollusken, eine embryonale paarige Mesodermanlage auf, welche mit der der segmentierten Cölomaten die größte Ähnlichkeit besitzt, ja bei den Turbellarien sogar eine Sondierung in zwei Paar hintereinander gelegene, somitenartige Partien erfährt. Diese Eigentümlichkeit läßt erwägen, ob die letzterwähnten Gruppen nicht ursprünglich auch ein cölomatisches Mesoderm besaßen, wie es für die Mollusken auch aus vergleichend-anatomischen Gründen fast zweifellos erscheint, und ob daher die anscheinend primäre Leibeshöhle der ungegliederten Würmer nicht doch auf ein ursprüngliches Cölom hinweist. Da auch bei cölomatischen segmentierten Bilaterien (speziell Arthropoden) ein Wiederezusammenfluß der beiden ursprünglich gesonderten Leibeshöhlen vorzukommen scheint, so ließe sich erwägen, ob nicht etwas dieser Art auch bei jenen ungegliederten Würmern eingetreten sei. Ferner drängt sich die Erwägung auf, ob nicht jene jetzt, scheinbar ungegliederten Würmer und Mollusken vielleicht ihren Ausgangspunkt von ähnlichen weniggegliederten Urformen genommen haben, wie sie als Vorfahren der oben aufgezählten Gruppen anzunehmen sind. Einzelnes in der Organisation jener Würmer und der Mollusken ließe sich wohl in dieser Richtung aufführen und soll später hervorgehoben werden. Hier möge es genügen, auf die Schwierigkeiten und Unsicherheiten hinzuweisen, welche in dieser Hinsicht und insbesondere bei der Beurteilung der Leibeshöhle der ungegliederten Rundwürmer noch bestehen.

Die von uns im Gegensatz zu den Radiaten (Cölenteraten) als Bilaterien bezeichneten Metazoen wurden in neuerer Zeit auch häufig als Coelomata zusammengefaßt. Der maßgebende Gesichtspunkt ist dabei, daß ihnen sämtlich ein Cölom, eine sekundäre Leibeshöhle, wenigstens ursprünglich eigen gewesen sei. In den Fällen, wo eine solche Höhle nicht vorzukommen scheint und auch zugegeben wird, daß die bestehende Leibeshöhle eine primäre ist (Nematelminthen), oder wo eine Leibeshöhle überhaupt fehlt (Plathelminthen), sucht man dann den Rest des angenommenen Cöloms in den Höhlen der Gonaden, die jedoch zuweilen überhaupt nicht existieren, oder deren Herleitung von einer ursprünglichen Cölomhöhle doch sehr unsicher ist. Wie aus unseren Darlegungen hervorgeht, halten auch wir es für wahrscheinlich, daß das Mesoderm sämtlicher Bilaterien aus ursprünglichen Cölomtaschen hervorging, daß sie daher sämtlich ursprünglich cölomatisch waren. Dagegen erachten wir es für recht unsicher, daß die Gonadenhöhle aller Bilaterien stets einem ursprünglichen Cölomhöhlenteil entspricht, da die Aushöhlung einer ursprünglich soliden Gonade auch leicht selbständig auftreten konnte. Hieraus folgt, daß die Erhaltung von Cölomräumen bei den Plathelminthen doch recht unsicher erscheint. Aus diesem Grund und auch deshalb, weil unter Coelomata früher gerade die Würmer mit typischer sekundärer Leibeshöhle verstanden wurden, scheint uns die Bezeichnung Bilateria sachgemäßer, wenn auch nicht ganz typisch, da ja Andeutungen von Bilateralität schon bei den Cölenteraten auftreten und die Echinodermen eine so tiefgehende Umformung ihrer ursprünglichen Bilateralität erfuhren.

Die besondere und recht verschiedenartige Ausgestaltung in den verschiedenen aufgezählten Gruppen der weniggliedrigen Formen sowie der Mollusken, welche

Abteilungen fast alle etwa auf dem in unserer Schilderung zuletzt erwähnten Stadium verbleiben, kann hier nicht näher erörtert werden. Nur die ganz eigenartige Richtung, welche die Körperentwicklung im Stamm der *Echinodermen* einschlug, muß in Kürze besprochen werden. Wie schon hervorgehoben, sind die Jugendformen oder Larven aller Echinodermen streng bilateral gebaut, mit drei Paar Somiten vergleichbaren Cölomsäcken, von welchen der mittlere der linken Seite eine ganz eigenartige Weiterentwicklung einschlägt, indem er zu einem besonderen Gefäßapparat, dem sog. Ambulacralf Gefäßsystem wird, das mit eigentümlichen Bewegungsorganen in Beziehung tritt. Späterhin bildet sich dieser typisch bilaterale und segmentierte Bau der Jugendformen in besonderer Weise zu einem radiärsymmetrischen um, welchem die Fünffzahl zugrunde liegt, im Gegensatz zu dem der Cölenteraten. Dieses schwer verständliche und bis jetzt auch noch ungenügend erforschte Hervorgehen eines radiärsymmetrischen Baus aus dem bilateralen dürfte jedoch wahrscheinlich, wie schon für die Radiärsymmetrie der Cölenteraten dargelegt wurde, in ursächlichem Zusammenhang mit einer feststehenden Lebensweise gestanden haben, zu welcher die bilateralen Vorfahren der Echinodermen übergingen. Diese Annahme ist um so möglicher, als die älteste Echinodermenklasse (die *Pelmatozoa*) fast ausschließlich noch diese Lebensweise zeigt. Wir dürfen es deshalb als wahrscheinlich erachten, daß die übrigen freilebenden Echinodermenklassen den Strahlenbau jenen ursprünglich festgehefteten Vorfahren verdanken. Daß sie ihn nicht wieder verloren haben, hängt einerseits damit zusammen, daß er den Gesamtbau schon zu intensiv beherrschte, um völlig rückgängig gemacht zu werden, andererseits jedoch auch mit der relativ geringen Beweglichkeit dieser Tiere. Dennoch wurde er bei den freibeweglichen Echinodermen zum Teil wieder sekundär bilateral modifiziert, wie die irregulären Seeigel und zahlreiche Holothurien zeigen.

Bevor wir auf die typische Metamerie der höheren Bilaterien etwas genauer eingehen, wäre zunächst das Problem kurz zu erörtern, welche Vorteile wohl die Veranlassung zu der allmählich immer reicher sich ausbildenden Metamerie gegeben haben dürften. Vielleicht liegen ihre ersten Anfänge so weit zurück, wie die Entstehung der radiären Symmetrie der Cölenteraten, denn auch bei diesen kann in der Ontogenie schon eine vorübergehende bilaterale Anordnung der Antimeren auftreten, ja es kann sich auch im ausgebildeten Zustand durch besondere Anordnung gewisser Organe eine bilaterale Bildung mit der radiärsymmetrischen kombinieren (*Octocorallia*).—Immerhin muß jedoch die scharfe Ausprägung der Metamerie in den Gruppen der Anneliden, Arthropoden und Wirbeltiere besonderen, damit verknüpften Vorteilen ihre höhere und reichere Entfaltung verdanken. Eine genügende Beantwortung hat dies Problem noch nicht gefunden. Man hat darauf hingewiesen, daß der metamere Bau, der eine reiche Wiederholung vieler und wichtiger Organe im Körper bedingt, einen Vorteil bei Verlusten von Körperpartien biete, indem ja hierbei stets ein Teil jener metameren Organe erhalten bliebe. Obleich dies gewiß nicht außer acht zu lassen ist, so scheint doch, daß die typische Metamerie der cölomatichen Bilaterien hauptsächlich mit vorteilhafteren

Bewegungsverhältnissen, welche mit dem metameren Bau sich ausbilden konnten, näher zusammenhängt. Besonders die Wirbeltiere, deren Metamerie sich ursprünglich vorwiegend in der Muskulatur ausprägte, scheinen für diese Auffassung zu sprechen.

Die Entwicklung der reichen Metamerie bei Anneliden, Arthropoden und Vertebraten blieb nicht ohne Einfluß auf die gesamte Körpergestalt. Bei Anneliden und Arthropoden sind die Metameren meist auch äußerlich durch ringförmige Körpereinschnürungen deutlich kenntlich, was die Gesamtgestalt wesentlich bestimmt. Bei den Vertebraten fehlt dagegen jede äußere derartige Auszeichnung der Segmente; die Metamerie spricht sich nur im inneren Bau, vor allem in der Muskulatur, dem von dieser bedingten Skelet, dem Nervensystem und sonstigen Organen aus.

Bei den Anneliden sind die Segmente meist alle nahezu gleich gebaut, es herrscht eine *homonome* Gliederung. Dennoch finden sich auch Formen, bei welchen sie in verschiedenen Körperregionen erheblich differieren, so daß eine *heteronome* Gliederung des Gesamtkörpers in zwei oder mehr Regionen hervortritt. Diese bei den Gliederwürmern wenig verbreitete Heteronomie und die damit zusammenhängende Regionenbildung des Gesamtkörpers beherrscht dagegen die Organisation der Arthropoden fast stets in hohem Maße. Die Segmente werden nicht nur in den einzelnen Regionen verschieden, sondern sie vereinigen sich auch innerhalb dieser inniger, so daß letztere sich schärfer von einander absetzen. Die Bildung solcher Körperregionen wird von besonderen physiologischen Leistungen bedingt, welche sich auf sie lokalisieren. — Die vorderste oder Kopfreion trägt den Mund und daher auch die zur Nahrungsaufnahme dienenden Mundwerkzeuge oder Kiefergebilde; andererseits ist sie aber auch der Sitz der hauptsächlichsten Sinnesorgane, der Fühler und Augen, sowie des Cerebralganglienpaares. — Die mittlere, oder Brustregion, fungiert als Sitz der Hauptbewegungswerkzeuge. — Die hintere Region, der Hinterleib oder das Abdomen, wirkt teils bei der Bewegung mit, teils ist sie der Sitz der wichtigsten Eingeweide; sie verhält sich also etwas verschieden, wie denn überhaupt die Regionenbildung bei den Arthropoden vielen Modifikationen unterliegt.

Unter ähnlichen Bedingungen hat sich eine analoge Regionenbildung der Vertebraten allmählich und selbständig herausgebildet. Auch hier führte die Lokalisierung des Mundes und der Hauptsinnesorgane am Vorderende zur Differenzierung einer Kopfreion, welche sich durch die stetige ansehnliche Vergrößerung des in ihr liegenden Hirnteils des Centralnervensystems, andererseits aber auch durch die Lokalisation der Kiemenatmungsorgane der ursprünglichen Wirbeltiere auf die hintere Kopfreion noch schärfer abgrenzte. Bei den neogenen Vertebraten wird diese Abgrenzung durch die Sonderung einer Halsregion noch schärfer. Die mittlere und ansehnlichste Region, der *Rumpf*, ist auch bei den Vertebraten der Sitz der Bewegungsorgane, umschließt aber, im Gegensatz zu vielen Arthropoden, auch stets die Ernährungs- und Fortpflanzungsorgane. Die hinterste oder *Schwanzregion* dagegen, welche auf den After folgt, funktioniert bei den ursprüng-

lichen wasserlebenden Wirbeltieren als das Hauptbewegungsorgan und erhält sich in dieser Bedeutung auch bei den höheren, wenn auch nur als Hilfsorgan bei der Bewegung, nicht mehr als eigentlich bewegender Apparat.

Bei der eben kurz erwähnten Regionenbildung der höheren Bilaterien wurde schon mehrfach auf die *Bewegungsorgane* als bedingende Momente hingewiesen. Die Bildung besonderer Bewegungsorgane hat natürlich überhaupt großen Einfluß auf die äußere Körperform und soll deshalb, aber auch ihrer selbständigen Bedeutung wegen, kurz betrachtet werden. Den ursprünglichsten Metazoen, Cölenteraten und Plathelminthen, fehlen besondere Bewegungsorgane völlig, der Körper bewegt sich als Ganzes, höchstens daß sich in die Bewegung eingreifende Haftorgane, Saugnapfe und dergleichen (Plathelminthen) vorfinden, oder daß die abgeplattete Ventralfläche als Kriechfläche (Turbellaria zum Teil) eine gewisse Rolle bei der Bewegung spielt.

Ganz eigenartige Bewegungseinrichtungen herrschen in dem großen Phylum der *Mollusken*. Obgleich hier bei den einfachsten und ursprünglichsten Formen, ähnlich wie bei manchen Plattwürmern, anscheinend die ganze Ventralfläche zu einer vom übrigen Körper etwas abgesetzten muskulösen Kriechfläche, dem sog. Fuß, entwickelt ist, scheint doch die ontogenetische Bildung dieses Fußes, namentlich bei den Gastropoden, darauf hinzuweisen, daß er seinen Ursprung nicht der ganzen Bauchfläche verdankt, sondern anfänglich als ein besonderes, aus einem mittleren Teil der Ventralfläche hervorstühendes Organ entsteht, das sich erst später häufig so ausdehnen kann, daß es fast über die ganze Bauchseite ausgebreitet ist. Bei den, im übrigen recht umgebildeten Muscheln (Lamellibranchiata, ebenso den Scaphopoden s. Fig. 35, 36, 50) erhält sich der Fuß häufig in dieser ursprünglicheren Form, als ein zum Kriechen dienendes muskulöses Anhangsorgan der mittleren Bauchregion. Bei den Schnecken (Gastropoden s. Fig. 29) wird er dagegen viel ansehnlicher, dehnt sich über den größten Teil der Bauchfläche aus und erhält eine umfangreiche abgeplattete Kriechfläche, auch nicht selten seitliche lappenartige Anhänge (Epipodien und Parapodien), kann sich jedoch bei Formen, die zum Schwimmen übergegangen sind (Heteropoda), eigentümlich umgestalten, indem sich sein vorderer Teil zu einer vertikalen Schwimmlappe entwickelt. — Bei den gleichfalls schwimmenden *Pteropoden* wurde der Fuß in anderer Weise zu einem Schwimmorgan umgebildet. Während sich der eigentliche Fuß stark rückbildete, wuchsen die oben erwähnten Parapodiallappen zu zwei flügelartigen Flossengebilden aus, welche durch ihr Schlagen das Schwimmen ermöglichen.

Noch eigentümlicher endlich verhalten sich die *Cephalopoden*, deren Ontogenie jedoch nur für die Dibranchiaten bekannt ist. Die sich flügelartig entwickelnden Epipodiallappen bilden durch Zusammenkrümmen nach der Ventralseite ein vorn und hinten offenes, trichterartiges Gebilde, den sog. Trichter, der bei *Nautilus* (Tetrabranchiata) noch ohne Verwachsung der beiden Lappen, geschlitzt offen ist (s. Fig. 31), bei den Dibranchiaten dagegen durch Verwachsung der beiden Lappen ein trichterförmiges Rohr wurde (Fig. 32). Dieses Organ dient den Cephalopoden auch zum Schwimmen, indem das Wasser der Mantelhöhle durch den Trichter mit

Gewalt ausgespritzt wird, wobei sich der Tierkörper durch den Rückstoß fortbewegt. Der eigentliche Fuß der Cephalopoden dagegen wird in den um den Mund entspringenden 8 oder 10 großen, bei Nautilus dagegen viel zahlreicheren, jedoch kleineren Tentakeln (s. Fig. 31 und 34) gesucht, hauptsächlich wegen ihrer Innervierung durch dieselben Centralteile des Nervensystems, welche sonst den Fuß versorgen. Es müßte demnach hier eine eigentümliche Verschiebung des Fußes an den Kopf, bzw. auch des Mundes nach hinten auf die Fußfläche, eingetreten sein.

Unter den Nemathelminthen treten bei vereinzelt Rotatorien zum erstenmal extremitätenartige seitliche Körperanhänge als bewegliche Ausstülpungen der Körperwand in verschiedener Form auf (s. Fig. 23). Dazu gesellt sich aber fast regelmäßig auch ein unpaarer ventraler Anhang, der in mancher Hinsicht an die einfachste Fußbildung der Mollusken erinnert.

Daß die Extremitäten, welche bei den marinen Anneliden (Polychäten) in so großer Zahl auftreten, möglicherweise an die eben erwähnten einfacheren Bildungen rotatorienartiger Vorfahren anknüpfen, ist wohl möglich. Von diesen Fußstummeln oder Parapodien der Polychäten trägt jedes Segment ein Paar. Es sind seitliche, kürzere oder mäßig lange, gelappte, borstentragende Gebilde, die, von Muskeln bewegt, bei den schwimmenden Formen als Ruderorgane dienen und verschiedene weitere Anhänge (Cirren, Kiemen) tragen können. Ihre zuweilen verschiedenartige Ausbildung an den verschiedenen Segmenten bewirkt hauptsächlich die Differenzierung der bei gewissen Polychäten unterscheidbaren Körperregionen.

Viel höhere Ausbildung erlangen dagegen die im allgemeinen ähnlichen Gliedmaßenbildungen der Arthropoden. Obgleich sie bei einzelnen Formen noch kurz und stummelartig sind, werden sie bei der Mehrzahl recht lang, wobei ihre Beweglichkeit durch ihre Gliederung in zahlreiche gegeneinander bewegliche Abschnitte viel größer und mannigfaltiger wird. Wie die Parapodien der Anneliden können sie sich an sämtlichen Segmenten hervorbilden, wenn sie auch häufig gewissen Segmenten oder selbst ganzen Regionen fehlen. Viel mehr als bei den Anneliden differenzieren sie sich an den verschiedenen Körperregionen zu besonderen physiologischen Leistungen. Das vorderste oder die beiden vordersten Extremitätenpaare werden häufig, unter Aufgabe ihrer Bewegungsfunktion, zu Trägern besonderer Sinnesorgane (Fühler, Antennen). Die hierauf folgenden, den Mund umstehenden Gliedmaßen der Kopfregion werden, unter Verkürzung und eigentümlicher morphologischer Umbildung, zu Kiefergebilden (Gnathiten), während sich am hinteren Kopfabschnitt oder dem Thorax die Bewegungsextremitäten als lange Anhänge finden. Die Segmente des Abdomens tragen ebenfalls häufig, wenn auch kleinere Bewegungsextremitäten, die jedoch zuweilen teilweise oder sämtlich weitere Funktionen erlangen können.

Im größten Gegensatz zu den Arthropoden stehen die Gliedmaßen der Wirbeltiere. Sie zeigen nie Beziehung zur Segmentation, sondern treten unabhängig von ihr in zwei Paaren auf, von welchen das vordere die vorderste, das hintere die hinterste Rumpfregeion einnimmt. Daß diese Extremitäten sich erst in der Reihe der Wirbeltiere entwickelten, scheint sicher. Wie wir schon oben sahen, bildet ja

der Schwanz das eigentliche Vorwärtsbewegungsorgan der ursprünglichen schwimmenden Formen. Die mögliche erste Entstehungsweise der Vertebratenextremitäten soll später bei ihrer Skelettbildung erwogen werden; hier sei nur bemerkt, daß die Gliedmaßen ursprünglich als einheitliche ruderartige Gebilde, zum Schwimmen eingerichtete sog. Flossen, auftreten. Der Übergang zum Landleben und zur Bewegung auf festem Untergrund bedingte eine ansehnliche Verlängerung der Extremitäten und ihre Gliederung in hebelartig gegeneinander bewegliche Abschnitte, wie es in analoger Weise auch bei den Arthropoden eintrat. Beide Extremitätenpaare differenzierten sich so in übereinstimmender Weise in Oberarm (Oberschenkel), Unterarm (Unterschenkel) und Hand (Fuß). Daß sich bei verschiedenen Vertebratengruppen die Extremitäten wieder teilweise bis völlig rückbilden, ist hinreichend bekannt.

Wenn wir in der Tierreihe im allgemeinen eine sich fortgesetzt steigende Entfaltung vom Einfacheren zum Komplizierteren finden, so darf doch nicht übersehen werden, daß in zahlreichen Gruppen auch ein rückläufiger Bildungsgang einsetzen konnte, eine Rückkehr zu einfacherer Organisation. Es ist keineswegs immer ganz leicht, derartig vereinfachte Formen als solche zu erkennen, weshalb sie auch häufig, manche vielleicht noch heute, irrtümlich als primitivere Ausgangsformen in das System eingeordnet wurden. Die Bedingungen für das Eintreten einer solchen Vereinfachung sind vor allem zweierlei. Einmal der Parasitismus, dessen Einfluß auf die Rückbildung der Ernährungsorgane, des Sinnes-, Bewegungs- und Muskelapparats sich häufig in ganz erstaunlicher Weise äußert. Die Beeinflussung durch Parasitismus ist jedoch meist leicht festzustellen und daher in ihren Wirkungen unschwer zu erkennen. Andererseits hat jedoch auch die Größe der Tiere einen erheblichen Einfluß. Eine beträchtliche Größe kann ohne relativ hohe Organisation nicht bestehen, was aus den allgemeinen Größenverhältnissen, die in den verschiedenen Gruppen erreicht werden, hervorgeht. Dagegen kann die Größenabnahme innerhalb einer gewissen Gruppe von einer Vereinfachung der Organisation begleitet sein, indem die Stoffwechselprozesse bei verringertem Körpervolumen auch durch die vereinfachte Organisation ausreichend vollzogen werden können. Beispiele einer solchen Vereinfachung finden sich in verschiedenen Tiergruppen, so z. B. bei den Arthropoden, wo sowohl bei Krebsen als Tracheaten Atmungs- und Blutgefäßsystem mit der Reduktion der Körpergröße ganz schwinden können. Auch weitere, zum Teil wenig ermittelte Bedingungen müssen Reduktionen einzelner Organe oder Organteile hier und dort hervorrufen, so z. B. des Afters in manchen Gruppen oder bei einzelnen Formen, ferner namentlich auffallende Rückbildung der früher bestandenen Segmentation in geringerem oder höherem Grad, der Bewegungswerkzeuge und noch vieler anderer Organe. Ja es dürfte kaum eine Gruppe geben, wo nicht einzelne solche Rückbildungen die typische Charakteristik der Gruppe erschweren. Ferner kommt auch die Beschränkung der Rückbildung auf das eine Geschlecht vor bei Kurzlebigkeit desselben (Männchen der Rotatorien) oder bei der Entwicklung der Weibchen zu Hermaphroditen (Nematoden, Cirripedien). Jedenfalls ist die Möglichkeit von Rückbildung und Vereinfachung stets im Auge zu behalten, da sie nicht

selten auftritt und auch zuweilen wohl da, wo die Ontogenie über die stattgefundene Reduktion nichts Sicheres mehr aussagt.

In neuerer Zeit hat man auch auf eine weitere Quelle nachträglicher Vereinfachung des tierischen Organismus hingewiesen und ihr zum Teil eine besondere Bedeutung für die Entstehung ganzer Gruppen einfacher Tiere erteilt. Gestützt auf gewisse Erfahrungen über gelegentliche Reife der Geschlechtsorgane vor endgültiger Entwicklung der übrigen Organe bei einzelnen Tierformen, hat man die Hypothese aufgestellt, daß in gewissen Fällen Larvenformen schon auf frühzeitiger Stufe ihrer Ausbildung geschlechtsreif werden konnten, und daß sie damit die, bei ihren Vorfahren folgenden späteren Stadien höherer morphologischer Ausbildung wieder allmählich oder event. auch plötzlich verloren hätten. Dieser, *Neotenie* benannte Vorgang führte also zu der Hypothese, daß gewisse Tiergruppen, die früher stets als ursprüngliche, vorfahrenähnliche anderer betrachtet wurden, so die Rotatorien unter den Würmern, die Copelaten unter den Tunicaten, geschlechtsreif gewordene Larvenformen wären, die phylogenetisch aus den höher organisierten Gruppen durch Vereinfachung hervorgegangen seien; die Rotatorien aus Annelidenlarven, die Copelaten aus Ascidienlarven. Diese etwas paradox erscheinende Lehre, die ja in einzelnen Fällen zutrifft, wie bei der gelegentlich geschlechtsreif werdenden Tritonlarve, die sich vom erwachsenen Tier durch sehr geringfügige Larvencharaktere unterscheidet, bedürfte doch für ihre Ausdehnung auf ganze Gruppen noch eigentlicher Beweise. Wenn sich etwa zeigen ließe, daß bei den, als neotenisches vereinfacht angesprochenen Formen gelegentlich ein Rückschlag auf die höher entwickelten Stammformen vorkommt, dann könnte dies als ein solcher Beweis gelten. Ebenso erforderte diese Lehre zunächst eine Erklärung des Larvenbaues, wobei zu berücksichtigen sein wird, daß die Larven, wenn sie auch zum Teil besondere Anpassungscharaktere ausbilden, die erst durch ihre eigentümlichen Lebensverhältnisse entstanden, doch im Grundbau ihres Körpers auf einem gewissen ontogenetischen Stadium stehen geblieben sind, und daß diesem Stadium und daher auch dem Bau der Larven stets eine gewisse phylogenetische Bedeutung zukommt.

2. Abschnitt.

Übersicht des Systems der Tiere mit Charakteristik der größeren Gruppen.

Im Interesse des leichteren Gebrauchs dieses Buches und wegen der immerhin noch recht erheblichen Verschiedenheiten in der Abgrenzung der systematischen Gruppen ist es angezeigt, an dieser Stelle eine Übersicht der systematischen Einteilung einzuschalten, welche wir in den folgenden Kapiteln zugrunde legen. Hierdurch werden Mißverständnisse verhütet und die Orientierung erleichtert. Wie leicht begreiflich, können in einer linearen Aneinanderreihung der Gruppen ihre verwandtschaftlichen Beziehungen nicht zu korrektem Ausdruck gebracht werden; dies ist nur möglich in der Form eines sich verzweigenden Stammbaums. Ebenso muß es stets in gewissem Grade dem Belieben, bzw. dem Takt des einzelnen anheimgegeben bleiben, wo er die Grenzlinien höherer Abteilungen ziehen, und auch welchen systematischen Rang er einzelnen Seitenzweigen des Stammbaumes beilegen will. Z. B. wäre es jedenfalls phylogenetisch durchaus korrekt, sämtliche vierfüßigen Wirbeltiere zu einer großen Abteilung der Tetrapoda zu vereinigen, da sie zweifellos gemeinsamen Ursprungs sind. Ebenso korrekt erscheint es aber auch, die Anamnia (Pisces und Amphibia) zu einer Gruppe zu vereinigen, im Gegensatz zu den Amniota; es hängt eben hier von dem Belieben ab, ob man die Grenzlinien tiefer oder höher zieht. Auch für die zweite Eventualität lassen sich viele Beispiele aufführen. So kann man die Gruppe der Pteropoden unter den Mollusken