

Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen.

Von

C. S E M P E R.

(Mit Taf. III bis V.)

I. Geschichtlich-kritisches.

Es gelten jetzt eben so allgemein die Ascidien als die Uebergangsglieder zwischen Wirbellosen und Wirbelthieren, wie man bis auf *Kowalevsky* und *Kupfer* zwischen ihnen eine durch keine Brücke zu verbindende Kluft annahm. Mit autokratischer Sicherheit sagt *Häckel* in seiner Schöpfungsgeschichte (4. Aufl. p. 466): „Unter allen uns bekannten wirbellosen Thieren besitzen die Mantelthiere *zweifelsohne die nächste Blutsverwandtschaft* mit den Wirbelthieren und sind als nächste Verwandte derjenigen Würmer zu betrachten, aus denen sich dieser letztere Stamm entwickelt hat“. Fraglich bleibt dabei nur, ob dieser hypothetische Wurmstamm der Wirbelthiere nach seiner Meinung auch in ausgebildeter Gestalt und Organisation den jetzt lebenden Ascidien geglichen habe. Weniger unbestimmt drückt sich schon *Gegenbaur* in seiner sogenannten vergleichenden Anatomie ¹⁾ (2. Aufl. p. 576) aus. Die Bedeutung seiner Auffassung macht es nöthig, hier den ganzen bezüglichen Satz wörtlich zu copiren. *Gegenbaur* sagt: „Durch die Lagerungsbeziehungen der Hauptorgansysteme werden verwandtschaftliche Beziehungen zu gewissen Stämmen der Wirbellosen gänzlich ausgeschlossen, vor Allem sind das Mol-

¹⁾ Sie ist nemlich nichts weiter, als ein vorwiegend anatomisches Lehrbuch der Zoologie mit theilweiser Auslassung des systematischen Theils.

lusken und Arthropoden. Dagegen finden sich unter den Würmern bereits Zustände vor, an welche die Wirbelthiere sich anknüpfen lassen. Bei den Tunicaten ist die Lagerung des Nervensystems zur Athmungshöhle und zum Darmkanal eine gleiche, sowie auch die erste Anlage des Nervencentrums mit jener der Wirbelthiere übereinkommt, und auch ein Axenskelett besteht wenigstens für einen Körperabschnitt im Larvenzustande (der Ascidien) in derselben Form, wie es bei allen Wirbelthieren anfänglich auftritt (*Chorda dorsalis*) und bei vielen persistirt.“

„Diesen übereinstimmenden Verhältnissen stellt sich als bedeutendste Eigenthümlichkeit der Wirbelthiere die Gliederung des Körpers gegenüber, durch die jedoch eine Ableitung niederster Wirbelthierformen von *den Ascidien verwandten* Organismen keineswegs ausgeschlossen wird, da der gegliederte Körper einen ungegliederten Zustand als nothwendig voraussetzt. So geht auch bei allen Wirbelthieren der durch die Urwirbelbildung sich äussernden Gliederung ein Entwicklungsstadium voraus, in welchem eine ungetheilte Leibanlage besteht, die mit jener durch *Kowalevsky* für Ascidien nachgewiesenen Form bedeutungsvolle Uebereinstimmung zeigt. In dem ungegliederten Organismus der Ascidien lässt sich zum gegliederten Körper der Wirbelthiere dasselbe Verhältniss erkennen, wie es zwischen andern ungegliederten Würmern (z. B. den Plattwürmern) zu andern gegliederten Organismen (Annulaten und Arthropoden) besteht. Während diese jedoch sich nur in geringerem Grade von den Stammformen entfernen, sondert sich der Wirbelthierorganismus durch bedeutende, alle Organsysteme betreffende Differenzirungen von seinen den Würmern zugerechneten Stammformen, so dass wir nur durch die Vergleichung seiner niedersten Zustände die bestehenden Anschlüsse gewahr werden.“

Wir können hieraus mit Sicherheit entnehmen, dass nach *Gegenbaur* die Stammform, durch welche die jetzt lebenden Wirbelthiere und Wirbellosen hypothetisch zu verbinden wären, keinesfalls gegliederte Würmer hätten sein können, und mit Wahrscheinlichkeit, dass er sie sich als Ascidien-ähnlich denkt. Nothwendige, auch in dem letzten Satz deutlich ausgesprochene Consequenz dieser Anschauung ist die Annahme, dass nur während des ungegliederten Zustandes des Wirbelthierembryos diejenigen Characterere vorhanden seien, welche die Verwandtschaft zwischen ihnen und den Wirbellosen (d. h. den Ascidien) erkennen lassen.

Man hat bisher bei der Vergleichung der ersten Embryonalstadien der Wirbelthiere und Ascidien vorzugsweise Gewicht gelegt auf die gleiche Bildung des Nervensystems und die gleiche Lagerung der Chorda zwischen diesem und dem Darmrohr. Die Berechtigung zu solchem Vergleich wird freilich von Einigen (*Mecznikoff* und *v. Baer*) bestritten; es

wird behauptet, die Chorda der Ascidienlarven sei keine solche und es wird nachzuweisen versucht, dass das Nervenrohr derselben nicht auf dem Rücken — wie bei den Wirbelthieren — sondern auf dem Bauche liege. Dass die Chorda der Ascidienlarven in ihrer Structur nicht unwesentlich von derjenigen der Wirbelthierembryonen abweicht, lässt sich allerdings nicht bestreiten; indessen stimmen sie beide in ihrem ersten Entstehen doch so sehr überein, dass man den Vergleich mit einigem Grunde aufrecht erhalten kann, trotzdem sie in ihrer weiteren Umbildung weit auseinander gehen. Die zweite Behauptung dagegen, dass das Nervenrohr (und später das Ganglion) der Ascidien auf dem Bauche liege, also nicht dem Rückenmark der Wirbelthiere zu vergleichen sei, beweist gar nichts, da Bauch und Rücken überhaupt gar keine morphologischen Begriffe sind. Es kann also auch die alte Vergleichung nach wie vor festgehalten werden. *Kowalevsky* zieht aber noch einen dritten Punkt heran, um die Uebereinstimmung in der Entwicklung der Wirbelthiere und Ascidien zu beweisen; er weist auf die grosse Aehnlichkeit in der Bildungsweise des Kiemensackes der letzteren und der ersteren — speciell der Fische — hin.

Während die beiden ersten Punkte — Aehnlichkeit der Bildung des Nervenrohrs und der Lagerung der Chorda — sich dem *Gegenbaur*'schen Satze fügen, dass nur durch die Vergleichung des niedersten (ungegliederten) Zustandes des Wirbelthierembryo's die bestehenden Anschlüsse zu erkennen wären, tritt ihm der dritte schroff entgegen; denn es bildet sich bei den Wirbelthieren die Kiemenhöhle mit ihren Kiemen später, als die Urwirbel und die Mehrzahl der aus diesen hervorgehenden Glieder. Dahin gehört, ausser den Muskelsegmenten, den sie trennenden Septen bindegewebiger Natur und den Spinalganglien, vor Allem die von Anfang an gegliederte Anlage des Drüsentheils der Urniere. Um also die Aehnlichkeit in der Entstehung des Kiemensackes der Ascidien und Fische mit *Kowalevsky* oder die Uebereinstimmung ihrer Lagerung zum Nervensystem und zum Darmcanal mit *Gegenbaur* (vergl. Anat. 2. Aufl. p. 576) als Beweismittel für die nahe Stammesverwandtschaft der Ascidien und Wirbelthiere gelten lassen zu müssen, sollte vorher der Widerspruch beseitigt worden sein, welcher darin liegt, dass bei der einen Thiergruppe der Kiemensack direct in der ungegliederten Larve entsteht, bei der andern dagegen erst dann, wenn der ganze Thierkörper seine „bedeutendste Eigenthümlichkeit“ (*Gegenbaur*) nemlich die Gliederung seiner wesentlichsten formbestimmenden Theile erfahren hat. Die Beseitigung dieses Widerspruchs könnte in doppelter Weise geschehen. Es wäre einmal denkbar, dass auch bei den Ascidienlarven eine nur schwach angedeutete Gliederung in übereinstimmender Weise wie bei den Wirbelthieren vor Bildung des Kie-

mensacks aufträte, um rasch wieder zu verschwinden; oder es wäre möglich, dass es wirbellose Thiere gäbe, welche mit den Wirbelthieren und Ascidien zusammen die gleiche Bildungsweise des Nervensystems und der Chorda im ursprünglich ungegliederten Stadium aufwiesen, zugleich aber auch im ausgebildeten gegliederten Zustande Glieder und Lagerungsbeziehungen derselben zeigten, welche denen des Urwirbelzustandes der Wirbelthiere direct zu vergleichen wären. Im ersteren Falle würden die Ascidien nach wie vor die *nächsten* Blutsverwandten (*Haeckel*) der Wirbelthiere bleiben, im letzteren würden sie diesen Vorrang einer andern Thiergruppe abtreten müssen.

Sicher festgestellte Thatsachen, welche zur Annahme der ersten Alternative zwingen, liegen nicht vor. Zwar hat *Kupfer* ¹⁾ bei *Ascidia mentula* in regelmässigen Abständen vom Rückenmark entspringende Spinalnerven beschrieben; indessen würden sich diese im Verlauf der weiteren Entwicklung zu Grunde gehenden Nerven nur dann mit den Spinalnerven der Wirbelthiere vergleichen lassen, wenn nachgewiesen wäre, dass sie den Typus derselben trügen, also aus 2 Wurzeln entsprängen, was aber nicht der Fall ist, und wenn zweitens zu erweisen wäre, dass sie aus Ursegmenten der Larve gerade so entstünden, wie die Spinalganglien der Wirbelthiere aus ihren Urwirbeln. Von ursprünglich im Schwanz der Ascidienlarven zur Ausbildung der einzelnen Glieder auftretenden Ursegmenten (= Urwirbeln) hat aber bis jetzt kein Beobachter das Mindeste mitgetheilt. Diese einzige, ausserdem immer noch der Bestätigung harrende Beobachtung von drei in gleichen Abständen aufeinanderfolgenden Nervenpaaren am Schwanz der Larve von *Ascidia mentula* kann ich daher, selbst wenn sie bestätigt werden sollte, unter keinen Umständen als Beweis für eine zeitweilige Gliederung ihres Körpers ansehen. Noch weniger könnte ich es mir gefallen lassen, wenn man die Redensart des Haeckelismus „Fälschung der Ontogenie“ anwenden wollte; denn das hiesse eben nur im Interesse einer vorgefassten Meinung allerlei Kunstgriffe anwenden, deren Beweiskraft für jene zu beweisende Ansicht selbst noch durchaus problematisch wären.

Es gilt mir also, im Sinne wahrer Naturforschung, nach den vorliegenden Beobachtungen für ausgemacht, dass im Entwicklungsgange der Ascidien niemals ein gegliederter Larvenzustand eintritt, welcher als Ausgangspunct für die Fortbildung zu einem Wirbelthier angesehen werden könnte.

¹⁾ *Kupfer*, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. *Schultze's Archiv* 1872. Bd. 8. p. 392. Fig. 9.

Es bleibt somit nur noch die zweite Frage zu untersuchen: gibt es Thiere, welche einerseits in der ersten ungegliederten Larvenform die gleiche Entwicklung des Nervensystems und die gleiche Lagerung einer Chorda aufweisen, wie sie den Wirbelthieren und Ascidien gemeinsam zukommen? und welche andererseits durch Ausbildung von Ursegmenten und deren typischen Gliedern sich enger an den Urwirbelzustand der Wirbelthiere anschliessen, als es die Ascidien thun? Ich glaube diese Fragen, namentlich die letztere, auf's Entschiedenste bejahen zu müssen.

Diese bejahende Antwort wird motivirt durch den von mir jetzt gleich zu liefernden Nachweis von echten Segmentalorganen bei Hai-fischen. Ehe ich jedoch die Begründung durch Beobachtungen zu geben unternehme, muss ich abermals einige Aeusserungen von *Gegenbaur* kritisiren, da es scheinen könnte, als habe dieser Zoologe bereits vor langer Zeit die wirklichen Segmentalorgane der Wirbelthiere gekannt. Ich adoptire dabei einstweilen den unpassenden Ausdruck Segmentalorgane, da er sich allmählig in der Zoologie für die bei vielen Wirbellosen vorkommenden und meist ähnlich gebauten Drüsen eingebürgert hat, als deren wesentlichste Eigentümlichkeiten ein in die Leibeshöhle sehender Wimpertrichter, ein drüsiger Abschnitt und ein nach aussen oder in die Cloake sich öffnender Ausführungsgang zu betrachten sind.

Gegenbaur sagt (vergl. Anat. 2. Aufl. p. 864) wörtlich Folgendes: „Die Einrichtung des primitiven Harn- und Geschlechtsapparates der Wirbelthiere ergibt einige Anhaltspunkte zur Vergleichung mit den in niederen Abtheilungen, vorzüglich bei Würmern, bestehenden Verhältnissen. Als einfachstes Schema können wir für erstere jederseits einen Canal annehmen (den Urnierengang), der an seiner Wandung excretorische Röhren sprossen lässt. Die Beziehung dieses Urnierenganges zu den Keimblättern ist noch unsicher, doch weisen die meisten Angaben darauf hin, dass er nicht aus dem das primitive Integument herstellenden äusseren Keimblatt, dem Hornblatt, hervorgeht. Wenn er auch nicht aus diesem sich bildet, so nimmt er anfänglich dicht unter ihm liegend eine oberflächliche Lage ein, die an die Lage der Excretionsorgane mancher Würmer (Nematoden) erinnert, und von der aus die Wanderung in die Leibeshöhle allmählig vor sich geht. Der Canal öffnet sich vorne bei einem Theile (manchen Amphibien) in beiden Geschlechtern in die Leibeshöhle.

1) Die abgekürzte Darstellung in dem 1873 erschienenen „Grundriss der vergleichenden Anatomie“ braucht hier nicht berücksichtigt zu werden, da sie im Wesentlichen übereinstimmt mit derjenigen im „Grundriss“.

Bei erster Betrachtung erscheint es sehr zweifelhaft, ob eine solche, einmal thatsächliche vordere Oeffnung des Urnierenganges als primärer oder secundärer Zustand zu beurtheilen sei, zumal sie nur bei Einigen erkannt ist, allein eine von *M. Schultze*¹⁾ angeführte Beobachtung vom Vorkommen wimpernder, rinnenartiger Organe bei jungen Cyclostomen, an derselben Stelle, wo bei den Amphibien der vordere Knäuel der Urniere liegt, deutet auf eine am Vorderende des Urnierenganges in sehr frühen Zuständen bestehende Complication, die auf offene Mündungen bezogen werden kann. Genauere Prüfungen müssen den Nachweis liefern, ob jene Vermuthung richtig ist. Sollte sie sich rechtfertigen, so wäre eine bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Schleifencanälen der Würmer gefunden, und wir hätten hier wie dort mit inneren Mündungen beginnende Canäle, welche an ihrer Wandung einen excretorischen Apparat tragen, und neben anderen, vielleicht auf Regulirung einer Wassereinfuhr etc. gerichteten Functionen, auch solche zu den Generationsorganen besitzen, indem sie Ausführwege der Geschlechtsprodukte herstellen. Als bedeutendste Verschiedenheit ergibt sich ihr Verhalten zum Gesamtorganismus. Im gegliederten Körper der Würmer wiederholen sie sich für die einzelnen Metameren, während sie im Organismus der Wirbelthiere jederseits einheitlich bleiben, und der hier bestehenden Metamerenbildung nur durch Längsstreckung und durch Wiederholung der seitlichen excretorischen Schläuche (die die Masse der Urnieren zusammensetzen) angepasst sind.“

Namentlich aus dem Schlusssatz geht hervor, dass nur die Urnierengänge gemeint sind und den Segmentalorganen der Würmer verglichen werden, nicht aber besondere nur etwa mit ihnen secundär in Verbindung tretende Organe, welche in segmentweiser Wiederholung als wirkliche Segmentalorgane zu bezeichnen wären. Auch das Heranziehen der *Schultze'schen* Beobachtung von wimpernden, rinnenartigen Organen bei jungen Cyclostomen beweist, da sie dem vorderen Knäuel der Urniere bei Amphibien verglichen werden, nicht, dass *Gegenbaur* wirkliche Segmentalorgane gemeint und gekannt habe, obgleich sie, wie nachher gezeigt werden wird, mit einigem Grunde den echten Segmentalorganen der Haie, nicht aber dem Trichterende des Urnierenganges zu vergleichen sind.

Andere Autoren, als *Gegenbaur*, haben meines Wissens nirgends auf die Möglichkeit des Vorkommens von Segmentalorganen bei Wirbelthieren hingewiesen; ebenso wenig liegen von irgend einer Seite Beobachtungen vor, welche sich (mit Ausnahme der von *Schultze* bei Cyclo-

1) Entwicklungsgeschichte der Petromyron Planeri 1856 p. 30.

stomen gemachten) auf die jetzt zu beschreibenden Segmentalorgane der Haiische mit einiger Sicherheit beziehen liessen.

Nichts desto weniger kommen solche sowohl bei Embryonen wie bei erwachsenen Haien beiderlei Geschlechts vor, bei manchen sogar in solcher Grösse, dass es unbegreiflich bleibt, wie sich diese Organe bisher gänzlich den Nachforschungen der Zoologen entziehen konnten. Da es sich hier nur um die Feststellung ihrer einfachsten Beziehungen handelt, so verschiebe ich die Schilderung ihres Verhaltens bei erwachsenen Thieren bis auf später.

II. Die Segmentalorgane der Haiembryonen.

1. *Acanthias vulgaris*.

Bei dem erwachsenen Dornhai von der Nordsee kommen, wie ich an lebenden wie in Spiritus ziemlich gut conservirten trächtigen Individuen habe feststellen können, vom After an bis zur Genitalfalte etwa stecknadelknopfgrosse mit deutlichen Oeffnungen versehene Trichter vor, welche sich links und rechts vom Mesenterium in jedem einzelnen Segment wiederholen. Sie sind ungleichmässig ausgebildet, d. h. die der einen Seite gehen etwas am Mesenterium hinauf, die der andern finden sich fast an der Insertionslinie des Mesenteriums; auch stehen sie sich nicht vollständig gegenüber, sondern die der einen Seite gehen gewöhnlich etwas weiter nach vorn oder hinten, als die der andern. Von jedem Trichter aus geht ein mit einfachem wimperndem Cylinderepithel ausgekleideter Canal schräg nach hinten, kreuzt hier den am Innenrande der Niere liegenden Eileiter und den feineren dicht neben diesem befindlichen Harnleiter. Sein Verhalten zu der Urniere war an den bisher darauf untersuchten erwachsenen Exemplaren nicht festzustellen; die Untersuchung von Embryonen lieferte hierüber jedoch vollen Aufschluss. Die Eileiter stehen bekanntlich mit der Niere in keiner Verbindung; sie münden in der Cloake neben der grossen Papille, welche an ihrer Spitze die Oeffnung des einfachen durch die Vereinigung der zwei eigentlichen Nierengänge entstandenen Harnleiters trägt.

In genau derselben Anordnung und Ausdehnung kommen diese Organe beim erwachsenen männlichen Dornhai vor und sie gehen, wie beim Weibchen, bis zur Genitalfalte hinauf. An dem Hinterrande der letzteren sind noch einige Trichter wahrzunehmen, weiter hinauf aber nicht mehr; dagegen kann man hier im Mesorchium verlaufend einzelne

Canäle wahrnehmen, welche nach ihrer Structur, Richtung und Aufeinanderfolge mit den dahinter liegenden und in Trichter übergehenden ziemlich übereinstimmen, und daher wohl aus solchen Trichtercanälen hervorgegangen sind. Dieselben nicht bis an ihr Ende zu verfolgenden Canäle finden sich im Mesoarium. Es ist wahrscheinlich, dass das hier bei *Acanthias* nur an der Genitaldrüse selbst sich findende epigonale Organ diesen Canälen seinen Ursprung dankt. Ursprünglich glaubte ich, wie aus meiner vorläufigen Mittheilung im medicinischen Centralblatt zu ersehen ist, aus gewissen gleich zu schildernden Befunden an Embryonen schliessen zu dürfen, dass der Samenleiter beim Männchen durch die Verschmelzung der sich umwandelnden Trichter entstände; dies ist aber entschieden unrichtig. Ob derselbe, wie *Gegenbaur*¹⁾ will, aus dem ursprünglichen Urnierengang hervorgeht, also dem Eileiter homolog ist, bleibt vorläufig noch unentschieden und zugleich auch ziemlich unwahrscheinlich; in Bezug auf diesen Punct verweise ich auf eine zweite die Geschlechtsverhältnisse der Plagiostomen behandelnde Arbeit, welche demnächst erscheinen wird.

Ich schildere zunächst die Verhältnisse, wie sie bei den 2 jüngsten von mir untersuchten Embryonen erkannt wurden. Ich hatte dieselben im vergangenen Jahre in Chromsäure und absolutem Alkohol erhärtet, um sie zur Untersuchung der Eierstocksbildung sowie der Entstehung der Hautzähne verwenden zu können; sie waren so günstig erhärtet, dass ich im Stande war, ganz vollständige Reihen von Frontalschnitten herzustellen. Sie waren (erhärtet) 27—28 mm. lang; wegen der geringen Grössenunterschiede waren sie ziemlich gleich weit ausgebildet. Daher wurde nur der eine in Frontalschnitte, der andre dagegen in Longitudinalschnitte zerlegt. Aufbewahrt wurden die Schnitte nach Färbung in Carmin oder Hämatoxylin in Canadabalsam; die Zeichnungen wurden mit der Camera genau nach den Belegstücken gemacht, doch habe ich das Epithel, auf dessen einzelne Elemente es bei dieser Untersuchung nicht sonderlich ankommt, etwas schematisch gehalten, um das Verständniss der Bilder zu erleichtern. Alles nicht streng zur Sache Gehörige — z. B. die Muskelblätter, Chordazellen, Chordascheiden, Blutzellen etc. — habe ich als unnützen Ballast gänzlich weggelassen.

¹⁾ *Gegenbaur*, *Vergl. Anat.* 2. Aufl. p. 872 „Von der Urniere ist wohl noch ein kleiner Theil in den Nebenhoden aufgegangen, ihr ursprünglicher Ausführungsgang bildet das Vas deferens“ und p. 867 „Die Ureteren . . . treten mit einem gemeinsamen Gang, bei *Selachiern* und *Ganoiden* in Verbindung mit dem Ausführungsgang der männlichen Geschlechtsorgane zur hinteren Wand der Cloake“, p. 875 „Das Oviduct ist daher hier dem Samenleiter analog“ etc. etc.

Das in Frontalschnitte zerlegte weibliche Exemplar war 27 mm. lang; die Schnitte wurden von vorne anfangend numerirt. Der erste zeigte keine Spur der Urniere, der zweite dagegen ein Bild, welches dem im dritten ziemlich ähnlich war. Dieser dritte Schnitt (Fig. 1) zeigt in der Mitte oben die Chorda (ch), dicht darunter genau in der Mittellinie einen sehr eigenthümlichen Zellenstrang (hyp.) den ich den hypochordalen Zellenstrang nenne, und unter diesem die Aorta (a), links und rechts davon die beiden Cardinalvenen (v. c.). Die Leibeshöhle, in welcher der Darm (tr.) mit seinem Mesenterium (m) dorsal genau in der Mitte angeheftet ist, lässt einen mittleren und zwei seitliche fast canalartige Räume erkennen, welche dadurch entstehen, dass von der Bauchwand her eine dicke Lamelle nach oben hin vortritt. Da, wo sie übergehen in die eigentliche Leibeshöhle, biegt das Peritonealepithel fast rechtwinklig um; rechts geht dasselbe continuirlich in das Epithel der Nebenhöhle über, berührt aber das Epithel des hier schon als Canal erkennbaren quer durchschnittenen Urnierenganges (u). Dieser letztere zeigt jedoch eine gegen die Leibeshöhle zu gerichtete feine Spalte. Links ist der Urnierengang noch nicht geschlossen; sein Epithel, im Grunde stark verlängert, geht in das der eigentlichen Leibeshöhle und ihrer Nebenhöhle über, sein Lumen öffnet sich mit ziemlich bedeutender Verengung (tu) in die Nebenhöhle. Der Schnitt No. 2 zeigte ungefähr das gleiche, nur umgekehrte Bild; links war nur eine Spur von der Urnierenrinne zu erkennen, rechts war dieselbe deutlich. Vom Schnitte 4 an (Fig. 2) blieb — abgesehen von seiner Verbindung mit dem Drüsentheil der Urniere — der Urnierengang bis an's Ende völlig gegen das Peritonealepithel hin geschlossen, obgleich sein Epithel das letztere überall, wie in Schnitt 3 und 4 berührte.

Es lässt sich hiernach mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, dass der Urnierengang, wie bei den Knochenfischen und Amphibien, zuerst als eine Rinne durch Faltung des Peritonealepithels angelegt wird, die durch fast vollständigen Verschluss zu einem Canale wird; die weit vorne dicht hinter dem Herzbeutel liegenden Oeffnungen (Fig. 1 tu) sind die Reste der ursprünglich ganz offenen Rinne und sie gehen durch allmähliges Auswachsen und Verwachsen in die einfache in der Mittellinie vor und unter der Leber liegende Tubenöffnung des ausgebildeten Thieres über. Das ist zwar nur Hypothese; indessen wird sie sehr wahrscheinlich gemacht durch das allerdings bisher nur von mir bei einem weiblichen erwachsenen Exemplar von *Narcine brasiliensis* beobachtete Vorkommen von zwei weit von einander getrennten Tuben der Eileiter; sie liegen hier genau an der Stelle, wo sie beim Embryo von *Acanthias* (und *Scyllium* s. unten) vorkommen. Natürlich gehört zur völlig sicheren Feststellung

34 SEMPER: Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere u. Wirbellosen.

dieses Punktes die direkte Beobachtung; für die hier zu behandelnde Frage nach der Entstehung und Umwandlung der eigentlichen Segmentalorgane ist er jedoch von keinem weiteren Belang.

Der Schnitt No. 4 zeigt (Fig. 2) die ganz geschlossenen Urnierengänge (u) ohne jegliche Spur der Urniere selbst; die Nebenhöhlen der Leibeshöhle sind verschwunden und nach innen von dem Wulst, welchen die Urnierengänge in dieselbe hinein vortreiben, ist eine ganz flache Falte zu bemerken, welche ziemlich rasch sich schärfer absetzt und — wie ich vorgreifend bemerken muss — übergeht in die schon im 12. Schnitt deutlich erkennbare Genitalfalte (g). Der 5. bis 8. Schnitt (Fig. 3) zeigen noch ganz dasselbe Bild; auf dem 9. dagegen tritt plötzlich eine Einsenkung vom Peritonealepithel auf (Fig. 9 s. tr.), welche zwischen der jetzt deutlich abgesetzten Genitalfalte und dem Urnierengange nach oben gegen die Cardinalvene zu und nach aussen über den Urnierengang hinweg (Fig. 4 s. g.) sich einsenkt. Der 10. Schnitt ist dem 9. ganz ähnlich. Der 11. dagegen (Fig. 5) zeigt wiederum dasselbe Verhalten wie die früheren Schnitte, d. h. es ist weder eine Spur des Drüsentheils der Urniere noch der eben aufgetretenen Einsenkung zu erkennen. Der nun folgende Schnitt 12 zeigt (Fig. 6) wieder ein anderes Bild; von einer Einsenkung zwischen Urnierengang und Genitalfalte ist nichts zu sehen, statt dessen aber gehen von jenem aus links ein mehrfach, rechts nur einmal gewundener Schlauch (s. gl.) nach oben seitlich an den Cardinalvenen vorbei.

Es geht aus diesen Schnitten mit vollständiger Sicherheit hervor, dass die Einsenkung zwischen Urnierengang und Genitalfalte im 9. und 10. Schnitt ohne alle Verbindung mit jenem sich gebildet haben muss, dass also, wenn eine solche später vorhanden ist, sie durch Verwachsen mit den vom Urnierengang aus sich abzweigenden Canälen der Urniere entstanden sein muss.

Diese Verwachsung scheint schon in den nächsten Schnitten eingetreten zu sein. Die Schnitte 12 und 13 zeigen genau (Fig. 6) dasselbe Bild wie Schnitt 11 (Fig. 5); es ist an ihnen keine Spur der Einsenkungen zu erkennen, wohl aber gewundene Schläuche, welche gegen den Urnierengang herantreten. In Schnitt 14 (Fig. 7) tritt links wieder eine einfache Einsenkung (s. tr.) auf, rechts dagegen hat diese sich bereits in einen mehrfach gewundenen Canal (s. gl.) fortgesetzt. Nun wechseln Bilder, wie ich sie in Fig. 6 und 7 mitgetheilt habe, mit einander ab; in dem etwas schräg geführten Schnitt 24 (Fig. 8) endlich ist links sowohl ein vom Urnierengang (u) aus nach innen und oben, von der Einsenkung (s. tr.) aber von innen nach aussen gehender Canal (s. g.) zu bemerken;

der letztere, der somit jenen kreuzt, geht an eine blasenförmige Auftreibung, welche die erste Anlage eines Malpighischen Körperchens zu sein scheint. Ueber beiden und hier dicht an die Chorda herantretend liegt ein Abschnitt eines Canales, dessen Lumen dem des vom Urnierengang entspringenden gleichkommt. Rechts ist keine Spur der Einsenkung zu bemerken, statt dessen aber stark gewundene Schläuche, von denen sich einer direkt an den Urnierengang ansetzt.

Es setzt sich hiernach die Urniere der *Acanthias* zusammen aus 2 ursprünglich getrennten Anlagen — wenn wir absehen von der dritten in sie hineinwachsenden Anlage der Gefässschlinge des Malpighischen Körperchens — die eine entsteht durch Sprossung aus dem hohlen Urnierengange, die andere durch eine Einsenkung des Peritonealepithels an einer durch die Genitalfalte und den Urnierengang scharf lokalisirten Stelle.

Die durch den zweiten 28 mm. langen weiblichen Embryo geführten Horizontalschnitte zeigten nun, was übrigens auch schon durch Combination der ganz lückenlosen ersten Schnittreihe zu folgern war, dass sowohl die trichterförmigen Einsenkungen, wie die Ursprünge der gewundenen Canäle vom Urnierengange sich im ganzen Verlaufe der Leibeshöhle jedem einzelnen Urwirbelsegment entsprechend wiederholen. Ich werde daher von nun an die segmentweise auftretenden ganzen Organe mit Ausnahme des Urnierenganges als Segmentalorgane, ihre in die Leibeshöhle sehenden Mündungen als Segmentaltrichter, die zum Malpighischen Körperchen (?) gehenden Kanäle als Segmentalgänge bezeichnen. Der durch die Vereinigung dieser letzteren mit den vom Urnierengang sprossenden Canälen gebildete Abschnitt stark gewundener Canäle wird von nun an als Drüsen-theil oder als Segmentaldrüse bezeichnet werden, da es nicht unwahrscheinlich ist, dass er zum grössten Theil noch aus einer dritten gesondert auftretenden Anlage entsteht. Zur Aufklärung dieses Punktes genügten die mir vorliegenden Embryonen nicht; für die hier zu behandelnde Frage ist er auch von untergeordneter Bedeutung, da es nur galt, die gesonderte Entstehung der einzelnen Theile der Urniere aus mindestens zwei ganz verschiedenen Anlagen nachzuweisen.

Ein dritter ebenfalls weiblicher 9 ctm. langer Embryo wurde wie der erste in Frontalschnitte zerlegt. Abgebildet wurden nur einige Schnitte vom hintersten Körperende, da sie genügen, um die Uebereinstimmung mit den eben geschilderten Stadien sowie die eingetretene Umwandlung des Urnierenganges und der Urniere zu erweisen. In Fig. 9 ist der erste Schnitt vor dem After abgebildet; in der Mitte ist die durch 6 Lappen stark eingeschnürte Cloake, links und rechts davon der Leibeshöhlencanal

(c. a), welcher bekanntlich bei allen Haien in dem doppelten Abdominalporus neben dem After ausmündet; in der Mitte über der Cloake sieht man 4 cylindrische Canäle nach oben steigen, die äusseren (u, u) auch ein wenig auswärts. Diese letzteren sind die Urnierengänge, die mittleren die noch weiter nach hinten zu einem gemeinsamen Canal verschmelzenden Harnleiter oder secundären Urnierengänge (s. u.). Im nächstfolgenden Schnitt (Fig. 10) biegen die Harnleiter (s. u) plötzlich stark nach aussen, die Urnierengänge haben ihre ursprüngliche Richtung beibehalten. In diesen beiden Schnitten, sowie in dem nächstfolgenden sind die Caudalvene (v. c.) und die beiden Urnieren (s. gl.) nur angedeutet. In Fig. 11, dem auf Fig. 10 direkt folgenden 3. Schnitt vor dem After hat sich von dem Harnleiter (s. u) ein neuer Canal als innerer Harnleiter (s. u¹) abgezweigt, der mit jenem die gleiche Richtung verfolgt; er tritt im darauffolgenden Schnitt (Taf. IV Fig. 13) hart an die Urniere heran und verbindet sich mit dieser durch einige feinere Canäle (Fig. 18), welche direkt übergehen in die stark gewundenen Schläuche der Urniere. In diesem Schnitt ist auch links die erste Spur eines Segmentalganges zu erkennen; derselbe zieht zwischen dem inneren Harnleiter und der immer noch ungetheilten Vene ziemlich weit nach oben hinauf (Fig. 13 u. 18 s. g.); sein Segmentaltrichter war nicht getroffen worden. Von nun an gibt der innere Harnleiter ziemlich zahlreiche Canäle an die Urniere ab, während der äussere erst nach weiteren 6 Schnitten (Fig. 14) abermals einen Canal abtreten lässt: nach abermaligen 3 Schnitten hat sich links der innere Harnleiter bereits ganz in die Canäle der Urniere aufgelöst, rechts ist derselbe noch vorhanden, aber schon im Begriffe zu verschwinden; von da an erhält man auf Durchschnitten immer nur den einfachen quer getroffenen äusseren Harnleiter, von dem in jedem Körpersegment nur je ein Verbindungsgang zu der Urniere abgeht. Die bis dahin einfache Vene hat sich in die zwei Cardinalvenen gespalten; der Urnierengang verläuft beständig in der Urnierengangfalte, ohne sich je zu verzweigen bis an die vorne noch unverschmolzen bestehenden Tuben hin. Entsprechend den einzelnen Körpersegmenten finden sich zwischen Urnierengangfalte und dem Darmmesenterium die mitunter, aber nicht immer paarweise (Fig. 12 s. tr.) getroffenen Segmentaltrichter mit ihren Segmentalgängen; in dem abgebildeten Schnitt sind diese letzteren bis zu einer Blase zu verfolgen, welche vielleicht die Anlage des Malpighischen Körpers ist, da sich erstens von aussen her ein eigenthümlicher Wulst in sie einstülpt, der kaum etwas anders als der sich bildende Glomerulus sein kann und da sie zweitens so ziemlich an der Stelle liegt, wo sich bei dem noch weiter entwickelten Embryo das schon deutlich als solches erkennbare Malpighische Körperchen findet. Die Zahl

der letzteren ist, entsprechend derjenigen der Segmentaltrichter, durch die der Körpersegmente bestimmt; in jedem Gliede findet sich beim Embryo nur ein einziges Malpighisches Körperchen. Segmentalgänge wie Segmentaltrichter haben, namentlich die letzteren (Fig. 19 Taf. IV), deutliches Wimperepithel; an den erhärteten Exemplaren liess sich leider nicht mehr feststellen, ob die deutlich sichtbaren Haare büschelweise oder einzeln auf den Cylinderezellen des Epithels sassen. Wimperepithel in der Niere von Haien und Rochen hat schon *Leydig*¹⁾ beobachtet; nur ist aus seinen Angaben nicht zu entnehmen, an welcher Stelle der Urniere er dasselbe gesehen hat. Eine genauere Untersuchung wird nachzuweisen haben, ob, wie ich vermüthe, die Wimperung nur in den aus dem ursprünglich graden einfachen Segmentalgang und Segmentaltrichter hervorgehenden Canälen vorkommt.

Ein männlicher fast ausgewachsener Embryo von 24 Cm. Länge zeigt (Fig. 20) in seinem hinteren Theile die Segmentaltrichter und Segmentalgänge noch in unveränderter Lagerung und Gestalt; ihre Trichteröffnungen sind schon mit der Lupe deutlich zu bemerken. Weiter nach vorne zu sind die Oeffnungen nicht mehr gleich deutlich, die Trichter selbst werden allmählig kleiner und die 3 vordersten mit der Lupe noch deutlich bemerkbaren nicht weit hinter dem Hoden liegenden zeigen nur noch die Segmentalgänge, aber keine Trichter mehr. Ein an dieser Stelle gemachter Flächenschnitt, welcher möglichst oberflächlich geführt doch einen grossen Theil der Niere mitgenommen hatte, zeigt dagegen (Fig. 16 schematisirt), dass die Segmentalgänge (Fig. 16 s. g.) in der Nähe der Genitalfalten sich stark nach vorne biegen und hier in ziemlich lange mit kleinen Aussackungen und oft nach hinten gerichteten Blindsäcken versehene Canäle (Fig. 16 s. tr.) übergehen. Sie liegen nun nicht mehr quer wie die Segmentaltrichter, aus denen sie hervorgegangen sind, sondern sagittal; das vordere Ende des einen tritt hier sehr dicht an das hintere Ende des andern heran; von diesem wächst jenem öfters ein kleiner Blindsack entgegen. Ihre Richtung, ihre Umbildung und ihre Lage an der Stelle, in deren nächster Nähe sich der Hoden befindet, machen es sehr wahrscheinlich, dass aus ihnen das bei *Acanthias* allerdings sehr rudimentäre epigonale Organ entsteht. Derselbe Flächenschnitt scheint auch anzudeuten, dass vielleicht der Urnierengang (Fig. 16. u.) seine ursprüngliche Verbindung mit der Urniere nicht aufgegeben und durch die

1) *Leydig*, Rochen und Haie p. 116, 110, 103 etc.

Verbindung des Hodens mit dem vorderen Theile der Urniere zugleich zum Samenleiter geworden ist. Dann wäre der Samenleiter dem Eileiter homolog, wie *Gegenbaur*, freilich ohne Begründung, annimmt. Indessen scheint es mir nach Befunden an den Geschlechtsorganen der erwachsenen Rochen und Haie, über welche ich später berichten werde, wahrscheinlicher, dass bei den Männchen der primitive Urnierengang im Bereiche der Niere ganz verschwindet und dass der vereinigte Harn-Samenleiter derselben dem secundären Urnierengang der Weibchen zu vergleichen sei.

An dem hier geschilderten männlichen Embryo waren Hode und Nebenhode schon so weit ausgebildet, dass über ihre Entstehungsweise keine Auskunft mehr zu erhalten war. Sehr auffällig war mir ein Strang (Fig. 16 s. u.), welcher genau an der Stelle liegt, wo beim Weibchen der Eileiter (primäre Urnierengang) der einen Seite sich an der Leber vorbei am Mesenterium herunterbiegt, um sich mit dem der andern Seite zu vereinigen; er war bis dicht an die vordere Fläche der Niere zu verfolgen, doch gelang es nicht, festzustellen, ob er in der That eine über die Niere hinaus sich erstreckende Verlängerung des Urnierenganges ist, wie ich vermuthete. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob eine solche Verlängerung, die ursprünglich wohl beiden Geschlechtern zukommt, auch beim Männchen, wie beim Weibchen, bestehen bleibt und ob dann, wie bei diesem, die beiden verlängerten Urnierengänge sich ebenfalls in der Mittellinie vereinigen. Diese Vermuthung ist nicht unberechtigt; denn bei einem fast ausgewachsenen Männchen von *Stegostoma tigrinum* habe ich mit völliger Sicherheit constatiren können, dass die über die Niere hinaus verlängerten Urnierengänge sich vor der Leber am Mesenterium vereinigen und hier auch, wie beim Weibchen, eine allerdings sehr kleine Oeffnung besitzen; wegen der Kleinheit des Organes liess sich leider nicht feststellen, ob die beiden Gänge hohl geblieben oder obliterirt waren. Auch bei *Rhinobatus granulosus* habe ich eine Vereinigung der beiden Urnierengänge an der Leber beobachtet; ob ein Loch vorkommt, war nicht mehr festzustellen.

Noch ein anderer Punkt ist hier endlich scharf hervorzubeben. Die Segmentalgänge verbinden sich in beiden Geschlechtern mit Segmentaldrüsenschlingen, welche durch die aus ihnen austretenden Canäle mit einem dem nächst hinteren Körpersegment angehörenden Theil des (primären oder secundären) Urnierenganges verbunden sind. Es gehören also die primären später durch Verwachsung sich vereinigenden Anlagen der Urniere zwei benachbarten Körpersegmenten an; ein Verhältniss, welches später noch verwerthet werden wird.

Einschalten will ich an diesem Ort einige, nicht streng zur Sache gehörige, Bemerkungen über Embryonalanlagen von *Acanthias*, deren weitere Umbildungsstadien noch zu erforschen sind.

Oben schon wurde kurz angedeutet, dass zwischen der Chorda und der Aorta ein sehr feiner Zellenstrang verläuft; seine Zellen sind sehr klein (Fig. 1 hyp.). Er scheint fast so lang zu sein, wie die Chorda selbst; ich werde ihn den hypochordalen Strang nennen. Ueber seine erste Entstehung geben die *Kowalevsky'schen*¹⁾ Bilder in der jüngst erschienenen Arbeit über Haifiscentwicklung keinen Aufschluss; er scheint denselben gänzlich übersehen zu haben. Nur von *Leydig*²⁾ ist er gesehen worden, aber er verlegt ihn mitten in die Chorda hinein, obgleich er, wie gut gelungene Querschnitte lehren, sogar ausserhalb der Chordascheide zwischen dieser und der Aorta liegt. *Leydig* vergleicht diesen Zellenstrang mit dem von *Joh. Müller*³⁾ beim Karpfen, Myxinoiden und Petromyzonten beschriebenen faserigen Faden, der jedoch zweifellos ein anderes Gebilde sein muss, als dieser hypochordale Zellenstrang vom *Acanthias*, da der letztere nicht der Chorda angehört. Bei ausgewachsenen Embryonen fehlt er vollständig; an den kleinsten mir vorliegenden Embryonen war er schon deutlich von der Chorda und den Urwirbeln etc. abgesetzt, so dass ich nichts über seine Entstehung angeben kann. Bei den kleinsten Embryonen von 2 Ctm. Länge vom Katzenhai fehlt dieser hypochordale Strang völlig; ebenso habe ich ihn bei grösseren Embryonen anderer Plagiostomen vermisst. Es wäre jedoch möglich, dass er hier sehr frühzeitig verschwände; wie denn gleichfalls die *Acanthias* und *Centrina* diejenigen Haie zu sein scheinen, bei welchen vorzugsweise die Segmentalorgane in beiden Geschlechtern zeitlebens bestehen bleiben. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass dieser hypochordale Strang noch einmal eine wesentliche Rolle in der Vergleichung der Wirbelthiere und Wirbellosen spielen dürfte.

An den ersten 14 Schnitten, auf denen die Durchnitte des vorderen Endes des Urnierenganges und der Urniere zu sehen sind, bemerkt man über den Cardinalvenen oder nach innen zwischen ihnen und der Aorta zwei stellenweise anschwellende und dünner werdende Zellstränge (Fig.

1) *Kowalevsky's* Arbeit kann ich leider nicht citiren, überhaupt auch nicht verwerthen, da sie russisch geschrieben ist; selbst die Tafelerklärung bleibt mir ganz unverständlich.

2) Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. 1852. p. 101. Taf. IV. Fig. 10.

3) Myxinoiden 1. Thl. p. 140.

3—7 x.), welche in einer allerdings unerkannten Beziehung zur Urniere selbst zu stehen scheinen. Weiterhin sind sie nicht mehr zu bemerken, vielleicht weil sie hier schon mit den übrigen Anlagen der Urniere verbunden sind. Beim Katzenhai finden sich dieselben Zellstränge, nur sehr viel weiter nach hinten reichend, sie gehen hier nemlich bis weit über die Mitte der Genitalfalten nach hinten. Bei älteren Embryonen habe ich keine Spur dieser Zellgruppen mehr gefunden. Sie liegen ungefähr an einer Stelle, wo auch die von *Oellacher* aufgefundenen sogenannten intermediären Zellgruppen bei der Forelle vorkommen; da aber die weiteren Schicksale auch dieser letzteren völlig unbekannt sind, so ist einstweilen kaum eine Vermuthung über die Bedeutung der hier kurz erwähnten Theile zu äussern. Endlich findet sich sowohl bei *Acanthias* wie beim Katzenhai ein etwas vor dem hinteren Ende der Niere beginnender central über der Caudalvene und zwischen den beiden Urnieren liegender scharf umschriebener Zellenstrang (Fig. 12—14 y), welcher wohl kaum in irgend eine Beziehung zu der Urniere zu bringen ist; derselbe geht bei *Acanthias* nur wenig weit, bei *Scyllium* dagegen bis über das hintere Ende der Genitalfalten nach vorn hinaus. Auch über die weiteren Schicksale dieses Zellenstranges wage ich keine Vermuthung aufzustellen.

2. *Scyllium canicula*.

Herr Dr. *Richters* in Hamburg hatte die grosse Güte, mir 4 aus dem Aquarium des dortigen zoologischen Gartens bezogene Embryonen so vorzubereiten, dass ich dieselben gleich nach Empfang in Schnitte zerlegen konnte. Drei derselben waren Weibchen; diese waren 22—24 mm. lang; das 4. längste Individuum von 60 mm. war ein Männchen.

Die Untersuchung derselben ergab durchaus mit den beim *Acanthias* gemachten Befunden übereinstimmende Resultate.

Der eine der drei weiblichen Embryonen von 24 mm. Länge war am Wenigsten entwickelt. In Fig. 21 und 22 habe ich zwei auf einander folgende Schnitte, etwa aus der Mitte des Körpers, abgebildet. Man ersieht aus ihnen, dass auch hier zwischen der stark vorragenden Urnierenfalte und der Genitalfalte (Fig. 22) in dem einen Schnitt eine trichterförmige Einsenkung (s. tr.) zu einer rundlichen Blase vorhanden ist, welche in dem andern fehlt. Andererseits erkennt man aus Fig. 21 u. 23 dass sowohl der vom Urnierengang abtretende Canal als der Segmentalgang schon angefangen haben, Schlingen zu bilden; ob sich diese bereits mit einander vereinigt hatten, liess sich nicht entscheiden. Doch ist dies

wahrscheinlich. Die bei *Acanthias* mit aufgewulsteten und etwas ausgeschweiften Rändern versehenen Wimpertrichter sind hier nur einfache Einsenkungen des Peritonealepithels. Der Verlauf der Segmentalgänge ist hier, entsprechend den Muskelabschnitten, fast senkrecht auf die Sagittalebene; erst später tritt die Neigung derselben nach hinten ein.

Bei dem zweiten nur 22 mm. langen Embryo war die Richtung der Segmentalgänge eine viel mehr sagittale, als bei jenem ersten; ihre Trichter schienen schon in Rückbildung begriffen zu sein, denn an bedeutend weniger Stellen waren sie noch mit ihren Oeffnungen zu erkennen. Deutlich zu zählen waren nur 23 Segmentaltrichter, während der vorhergehende deren mindestens 32 hatte. Der dritte auch fast 24 mm. lange weibliche Embryo hatte nur 26 Segmentaltrichter, und gleichfalls einen bedeutend mehr sagittalen Verlauf der Segmentalgänge, als die des ersten Exemplars.

An dem 60 mm. langen männlichen Embryo waren nur noch wenige Spuren der Segmentaltrichter zu erkennen; statt dessen lagen zwischen dem Urnierengang (Fig. 24 u) und dem hier einfachen in der Mitte liegenden Hoden (t) zwei Canäle, welche nichts anderes, als die Segmentalgänge (s. g) sein können, fast immer senkrecht getroffen wurden und nur selten mit einer neben dem unpaaren Mesorchium mündenden Oeffnung (dem Segmentaltrichter) in Verbindung standen. Da sie nun genau an der Stelle liegen, wo am ausgebildeten Thier das epigonale Organ zu finden ist, so liegt die Annahme nahe, sich dieses letztere auch hier, wie bei *Acanthias*, als aus der Verschmelzung der zu Canälen umgewandelten Segmentaltrichter entstanden zu denken. Aber auch hier muss, wie bei *Acanthias*, darauf hingewiesen werden, dass der strenge Nachweis für solche Umbildung noch nicht geliefert ist. Für den hier festzuhaltenden Zweck ist dies indessen gleichgültig; denn es galt zunächst nur zu constatiren, dass auch bei den Scylliden die Segmentaltrichter als embryonale Organe genau in derselben Weise, wie bei *Acanthias* vorkommen, obgleich sie, wie es scheint, schon bei ausgewachsenen Embryonen verschwunden zu sein pflegen. An ausgewachsenen Thieren habe ich keine Spur derselben, auch nicht beim Weibchen, wahrgenommen; doch muss ich bemerken, dass der Erhaltungszustand der untersuchten Exemplare zu schlecht war, um vollständige Versicherung gegen eine Täuschung zu geben.

Sehr auffallend ist das Vorhandensein eines einfachen Hodens und eines doppelten Eierstocks. Dass der erstere (Fig. 24 t) ein solcher war, folgt aus der Lagerung der Samencanälchen, die radiär auf ein im Centrum des Ganzen gelegenes Lumen zustrebten, und die gleichzeitige Anwesen-

heit eines Darmes; nach Müller¹⁾ und Stannius²⁾ sollen aber bei den Scylliden gerade 2 Hoden vorkommen. Umgekehrt wird von ihnen nur ein an der einen Seite liegender Eierstock angegeben; an den drei von mir untersuchten weiblichen Embryonen waren aber 2 Genitalfalten deutlich zu erkennen. Allerdings lässt sich bei diesen streng genommen noch nicht von einem Eierstock sprechen, da noch keine Spur von entwickelten Eiern oder in Bildung begriffenen Follikeln zu sehen war; es wäre also sehr wohl möglich, dass die beiden von mir sogenannten Genitalfalten dem von Müller entdeckten epigonalen Organ entsprächen. Diese verschiedenen fraglichen Punkte zur Entscheidung zu bringen, wird mir hoffentlich bald Gelegenheit werden; für die zunächst liegende Frage nach dem Vorhandensein und der Bedeutung der Segmentaltrichter sind sie jedoch von keinem Belang.

Nachgewiesen ist also, dass hier, wie beim Dornhai, Segmentalorgane auftreten, welche an der Bildung der Urniere in derselben Weise theilnehmen, wie bei jenem; wahrscheinlich gemacht ist — jedoch nicht erwiesen — dass sie vergleichsweise frühe in beiden Geschlechtern verschwinden oder umgebildet werden.

3. Kurze Notizen über andere Fische.

Bei einem 17 Ctm. langen Embryo von *Centrina* mit noch ziemlich grossem Dottersack waren die Segmentaltrichter deutlich erkennbar, jedoch nur, wie es scheint, in der Region der Niere, welche zwischen After und der hinteren Insertionsstelle des Mesenteriums liegt.

Bei einem Embryo von *Mustelus vulgaris* war keine Spur der Segmentalorgane zu entdecken; ebenso wenig bei einem 27 Ctm. langen weiblichen Embryo einer unbestimmten *Carcharias*art und bei etwa 2 Fuss langen Individuen von *Mustelus laevis* und *vulgaris*. Alle diese negativen Befunde mögen vielleicht ihren Grund in dem ziemlich schlechten Erhaltungszustand der untersuchten Thiere haben; denn ich konnte auch an 2 schlecht erhaltenen weiblichen jungen Individuen vom Dornhai keine Spur der Organe finden. Das Epithel ist eben sehr vergänglich; ist dieses macerirt, so ist der Segmentaltrichter in der Regel gar nicht mehr zu erkennen.

1) Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoïden. Abhandl. der Berliner Academie 1843. p.127.

2) Siebold und Stannius, Vergleichende Anatomie, 2. Aufl. 1854. Bd. II. p. 275, 276.

Auch bei Rochen, Embryonen wie erwachsenen Thieren von *Narcine brasiliensis*, *Torpedo ocellata* und *Raja batis* habe ich mich bisher vergeblich bemüht, die Segmentalorgane aufzufinden; der ziemlich gute Erhaltungszustand eines Embryo von *Raja batis* von 3 Ctm. Länge lässt mich vermuthen, dass sie bei den Rochen ungemein frühe verschwinden.

Da *Centrina* und *Acanthias*, welche die Segmentalorgane am längsten behalten, einen Stachel in ihrer Rückenflosse besitzen, so vermuthete ich, dass sie auch vielleicht bei dem erwachsenen weiblichen *Cestracion* noch anzutreffen seien; die Untersuchung eines ziemlich gut erhaltenen Exemplars hat indessen kein bestimmtes positives oder negatives Resultat ergeben.

Unter den Dipnoi habe ich ein erwachsenes Männchen von *Protopterus* untersucht, das vortrefflich erhalten war; es war keine Spur der Segmentalgänge zu erkennen.

Von *Ganoiden* konnte ich ebenfalls nur erwachsene oder doch ziemlich grosse Thiere untersuchen. Ein 45 Cm. langer Stör (*A. sturio*) liess nichts von Segmentaltrichtern erkennen; freilich war das Exemplar auch zu schlecht erhalten, um mit Sicherheit ihre Abwesenheit behaupten zu können. Ein gut erhaltenes ausgewachsenes Weibchen von *Amia calva* zeigte keine Spur derselben, ebenso wenig ein *Polypterus bichir*. Bei den Ganoiden scheinen also die Segmentalorgane, wenn sie überhaupt bei den Embryonen vorkommen, nie so lange zu persistiren, wie bei dem Dornhai und *Centrina*.

4. Die Bedeutung der Segmentalorgane für die Wirbelthiere.

Bisher nahm man bekanntlich an, dass sich die Urniere der Wirbelthiere aus zwei ursprünglich gesonderten Anlagen zusammensetze, dem Urnierengang mit seinen seitlichen Sprossen und dem Malpighi'schen Körperchen oder Drüsentheil der Urniere. Diese letzteren entstehen, wie allgemein bekannt, ursprünglich ohne Zusammenhang unter einander paarweise in jedem Körpersegment¹⁾. In dem segmentalen Auftreten stimmt nun der bei den Haien neu hinzutretende Theil, nemlich der Segmentaltrichter und der Segmentalgang, überein; und da auch die Lagerung beider Theile zu den benachbarten Organen die gleiche ist, so liegt die Annahme nahe, die bei Hühnchen und anderen Wirbelthieren beobachtete

¹⁾ *Bornhaupt*, Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Riga 1867. Taf. II, Fig. 10, 11.

gegliederte Anlage des Drüsentheils der Urniere mit den Segmentalgängen der Haie zu vergleichen. Es spricht indessen gegen diese Parallelisirung einstweilen die wohl verschiedene Entstehung: jene entsteht im Innern der Seitenplatten, diese dagegen durch Einstülpung des Peritonealepithels. Auch muss als Argument dagegen hervorgehoben werden, dass es scheint, als ob bei den Haien noch ein dritter Zellenkörper (s. oben u. Tafel III, Fig. 4, 5, x) an der Ausbildung der Urniere Theil nimmt. Sollte sich diese Vermuthung bestätigen, so wäre derselbe mit den Drüsentheilsanlagen in der Urniere des Hühnchens zu vergleichen, die Segmentalgänge aber bildeten dann eine den höheren Wirbelthieren wohl gar nicht oder nur spurenweise zukommende Anlage. Genauere Untersuchungen bei Ganoïden und Amphibien hätten dann zu zeigen, ob hier der Segmentalgang oder ein ihm homologes Glied an der Ausbildung der Urniere Theil nimmt oder nicht. Ich hebe diese Thiere ganz besonders hervor, weil bei ihnen auch im Larvenstadium äussere Kiemen vorkommen, wie bei den Haien und weil ich in diesem Character eine auf einen wirbellosen Stammvater derselben hindeutende Eigenthümlichkeit sehe, welche erwarten lässt, dass bei ihnen noch am ehesten andere gleichfalls auf die Wirbellosen hinweisende Organe in typischer Ausbildung zu finden sein werden.

Nach noch einer anderen Richtung hin scheint es mir wesentlich, bei den ferneren Untersuchungen über die Umbildung der Urniere der Wirbelthiere, die Segmentaltrichter der Haie oder ihnen homologe Theile im Auge zu behalten. Bis jetzt entbehrt man doch eigentlich noch des Verständnisses der Entwicklung der Genitalanlagen und ihrer Beziehungen zu der (vergänglichen oder bleibenden) Urniere. Durch die Entdeckung der Segmentalorgane der Haie eröffnet sich nun eine Aussicht, dasselbe zu gewinnen. Bei den Haien war es eben sehr wahrscheinlich gemacht, dass die vasa efferentia und der Nebenhoden aus den Segmentalgängen entstünden; hier scheint die Verbindung mit der Urniere durch die Segmentalgänge nicht mehr zu verschwinden. Angenommen, es entwickelte sich bei den Amphibien der Nebenhoden gleichfalls aus den Segmentalorganen oder ihnen entsprechenden Gliedern, so wären die vasa efferentia testis offenbar die hier bestehen bleibenden Segmentalgänge. Bei allen mit besonderem vas efferens versehenen Wirbelthieren ist zu erwarten, dass es sich, wie bei Haien, aus einer ursprünglich mit der Urniere in Verbindung stehenden Segmentalanlage herausbildet. Hier knüpft sich denn auch die Frage an, ob die Drüenschläuche des Hodens direct aus den Segmentalgängen hervorgehen oder sich erst secundär mit ihnen in Verbindung setzen. Noch eine andere Aussicht eröffnet sich. Das von *Joh. Müller* bei Haien aufgefundene epigonale Organ der Weibchen und Männchen liegt genau

an der Stelle, wo bei ihnen die Segmentaltrichter stehen; da liegt die Vermuthung sehr nahe, dass dasselbe aus einer eigenthümlichen Veränderung und Verwachsung der ursprünglich an derselben Stelle vorhandenen Segmentaltrichter entstanden sei. Für diese Annahme spricht die Thatsache, dass bei den Acanthias, welche ihre Segmentaltrichter zeitlebens behalten, fast jegliche Spur eines epigonalen Organes fehlt. Diese Andeutungen mögen hier genügen, da sie nur gemacht wurden, um Aussichtspuncte für etwa sich hier anknüpfende Untersuchungen aufzustellen.

III. Die allgemeine Bedeutung der Segmentalorgane der Haie.

In dem vorhergehenden Capitel wurde der Nachweis geliefert, dass bei Haien eigenthümliche segmentweise in der Leibeshöhle sich wiederholende Organe vorkämen, welche bis dahin, das allgemeine Resultat anticipirend, mit dem Namen der Segmentalorgane belegt wurden, ohne dass die Berechtigung dazu nachgewiesen worden wäre. In dem nun begonnenen will ich versuchen, einmal den Beweis ihrer Identität in Bau, Lagerung und Entstehung mit den Segmentalorganen der Gliederwürmer zu liefern, und zweitens die von andern Gesichtspuncten aus gegen diese Homologisirung aufzuführenden Argumente zu widerlegen.

A. Die Identität der Segmentalorgane der Haie und Anneliden in Bau, Lagerung und Entstehung.

Identität im Bau. Bei den Segmentalorganen der Anneliden unterscheidet man, wenn sie typisch ausgebildet sind, 3 Abschnitte: den frei in die Leibeshöhle sich öffnenden Wimpertrichter mit seinem Wimpergang, den drüsigen Theil und den mitunter muskulösen contractilen Ausführungsapparat, der bald nur (*Lumbricus*) gefäßartig, bald auch (Blutigel) eine dicke contractile Blase sein kann. Jener wimpernde Segmentaltrichter fehlt nicht selten z. B. bei *Hirudo*; gänzlich unbekannt ist, ob er dann einfach obliterirt, oder im Embryo gar nicht angelegt wird oder sich — was nicht unwahrscheinlich — in andere Organe umwandelt. Wo er aber vorkommt, lässt er sich ohne Weiteres dem Segmentaltrichter der Haie vergleichen. Der Drüsenthail fehlt bei Anneliden nie; ebenso wenig bei Wirbelthieren, denn die Urniere findet sich bei allen Wirbelthieren und ihrem drüsigen Theile d. h. den mit den Malpighi'schen Körperchen verbundenen und mannigfach verschlungenen Canälen lässt sich

z. B. der gewundene von Gefässen umspinnene Knäuel bei *Hirudo* ohne Weiteres gleichstellen. Die Verschiedenheit im histologischen Bau — hier Einstülpung der Gefässschlingen in ein erweitertes Harncanälchen, dort Umspinnung der letzteren durch jene — beweist gar nichts gegen die Homologisirung; denn auch bei Anneliden identificirt man Schleifenanäle mit und ohne Wimpertrichter, mit und ohne Gefässe, blos weil sie segmentweise in identischer Lagerungsbeziehung zu den übrigen Organen auftreten. Auch der dritte Theil endlich, der Ausführungsgang fehlt hier nicht, denn aus dem Drüsenknäuel tritt segmentweise ein Canal hervor, welcher das etwa auszuscheidende Secret fortzuführen vermag. Der einzige Unterschied des Baues besteht darin, dass diese segmentalen Ausführungsgänge bei den Anneliden isolirt von einander in jedem Segment ausmünden, bei den Haien dagegen sich mit dem der Länge nach verlaufenden Urnierengang verbinden.

Diese 3 hier miteinander verglichenen Theile der Segmentalorgane der Würmer und Haie habe ich in den schematischen Figuren 5—8 der Taf. V mit Farben in der Weise bezeichnet, dass die beiden im Bau (und auch in Lagerung und Entstehung) einander entsprechenden Theile, nemlich 1tens Segmentaltrichter und Segmentalgang und 2tens Drüsentheil des Segmentalorgans in beiden Thiergruppen mit gleicher brauner Farbe angegeben wurden; während der Urnierengang der Wirbelthiere schwarz, die contractile Blase der Würmer dagegen weiss sind, um durch die Farbe schon zu bezeichnen, dass diese beiden Theile morphologisch nicht identisch seien.

Identität in der Lagerung. Die Segmentalorgane der Anneliden gehören, wenn sie typisch ausgebildet sind, also alle 3 Abschnitte erkennen lassen, 2 verschiedenen benachbarten Segmenten an; und zwar liegt der Wimpertrichter immer in dem vordern, der Drüsentheil und Ausführungsgang im dahinter liegenden Segmente. Fast genau so verhalten sich die Segmentalorgane der Haie (s. Taf. V Fig. 5 und 7). Der Wimpertrichter (s. tr.) schiebt seinen Segmentalgang parallel dem Septum (s. p.), welches die beiden Muskelfelder, d. h. die Segmente des Körpers theilt, nach hinten; aber der aus dem Drüsenknäuel (s. gl.) heraustretende Ausführungsgang (u) verbindet sich mit dem (primären oder secundären) Urnierengang nicht in demselben, sondern in dem nächstfolgenden hinteren Segment. Da nun bei Wirbelthieren die Scheidewände der Muskelfelder meist sehr schräg nach hinten verlaufen, so tritt hier eine sehr starke Kreuzung der Segmentaltrichtergänge und der Ausführungsgänge ein, wie sie bei Anneliden nicht stattfindet; aber hier wie dort gehören sie 2 benachbarten Segmenten an.

Hierin sehe ich den schärfsten Beweis für die Gleichheit in der Lagerung dieser Organe. Der zweite allein noch mögliche Gesichtspunct, zu untersuchen, ob beide Organe auf der Bauchseite oder Rückenseite oder auf verschiedenen Seiten lägen, darf hier nicht aufgestellt werden, da er mit der weitergreifenden und nachher zu discutirenden Frage zusammenhängt, ob denn Bauchseite und Rückenseite bei allen Thieren so ohne Weiteres zu identificiren seien, wie das von verschiedenen Seiten her versucht worden ist. Hier genügt es zunächst vollkommen, auch in den schematischen Abbildungen die allgemeine Uebereinstimmung in der segmentalen Lagerung der Organe bei Anneliden und Haien gezeigt zu haben.

Identität in Entstehung (und Umbildung?). Von dem speciellen Nachweis einer identischen Entstehungsweise der Segmentalorgane bei Haien und Würmern kann natürlich vorläufig nicht die Rede sein; aber in allgemeiner Art lässt er sich wohl führen. Drüsenthcil und Segmentaltrichter entstehen aus dem mittleren Keimblatt bei den Haien, wie bei den Blutigeln nach *Leuckart* ¹⁾, den Meeresanneliden ²⁾ nach *Kowalevsky*; der Wimpertrichter bildet sich bei den Haien durch Einstülpung des Peritonealepithels, bei den Anneliden nach *Kowalevsky* ³⁾ vom Epithel der Septa, wahrscheinlich auch durch Einstülpung desselben. Der Drüsenthcil entsteht gesondert vom Ausführungsgang in beiden Thiergruppen; hier wie dort verwächst er erst secundär mit letzterem. Der einzige Unterschied in der Bildungsweise des ganzen Organes besteht darin, dass bei Blutigeln ⁴⁾ der Ausführungsgang durch Einstülpung von der Epidermis her entsteht, bei Haien durch eine später sich fast ganz schliessende der Länge nach verlaufende und die einzelnen Segmente kreuzende Urnierengangfurche. Auf diesen Punct komme ich weiter unten zurück.

Ob auch eine Identität in der Umbildung der Segmentalorgane bei beiden Thiergruppen vorkomme, lässt sich zunächst ohne erneute in ganz bestimmter Richtung angestellte Untersuchungen nicht entscheiden. Dagegen kann ich nicht umhin, hier schon auf eine merkwürdige Parallele

1) *Leuckart*, Parasiten I. p. 704.

2) *Kowalevsky*, Embryologische Studien an Würmern und Insekten. Taf. VII Fig. 21.

3) Leider sind dessen Beobachtungen in dieser Beziehung ziemlich unverständlich; sie verlangen unbedingt erneuerte Prüfung.

4) *Leuckart*, Parasiten I. p. 703—704.

hinzuweisen, die zwischen den männlichen Organen der Haie und gewisser Blutigel stattzufinden scheint. Angenommen nemlich, die durch oben mitgetheilte Beobachtungen sehr wahrscheinlich gemachte (aber allerdings nicht streng bewiesene) Annahme sei richtig, dass nemlich aus einer Verschmelzung der Segmentalgänge die vasa efferentia entstünden, so würde sich die Frage aufdrängen, ob nicht auch bei den echten Blutigeln der vereinigte Samenleiter hervorgegangen sei aus der Verschmelzung der hier bekanntlich fehlenden Wimpertrichter. In beiden Fällen lägen die Hoden nach einwärts von den zum vas efferens und Nebenhoden verschmelzenden Segmentaltrichtern, diese aber zwischen Hoden und dem Drüsentheil der Urniere. Doch muss hier bemerkt werden, dass es auch Hirudineen mit Wimpertrichtern der Segmentalorgane gibt (*Nephelis*, *Clepsine*), obgleich die Hoden nach dem gewöhnlichen Typus gebaut sind; immerhin verlangen die Genitalorgane und die Schleifencanäle der Hirudineen eine erneute vergleichende Untersuchung nach dem hier angedeuteten Gesichtspunct.

Man würde endlich noch erwarten können, die Segmentaltrichter auch bei erwachsenen Ganoiden zu finden, da ja bei diesen ein Samenleiter fehlt und das Sperma wie die Eier durch den Urnierengang fortgeleitet werden soll. Das setzt indessen voraus, dass sich bei ihnen Segmentaltrichter auch im Embryo ausbilden; darüber ist aber nichts bekannt.

Der Homologisirung der Segmentalorgane der Haie und Anneliden steht hiernach nichts mehr im Wege, denn die Uebereinstimmung in Bau, Lagerung und Entstehung derselben ist eine weit grössere, als sie z. B. zwischen den Organen der verschiedenen sogenannten Würmer stattfindet.

B. Schwierigkeiten der hier vertretenen Anschauung.

Eine neue Auffassung kann von verschiedenen Gesichtspuncten her bestritten werden. Zugegeben einmal, dass die hervorgehobene Aehnlichkeit in Bau, Lagerung und Entstehung die Gleichstellung an und für sich rechtfertige, so könnten doch noch andere Argumente directer oder indirecter Art gegen sie vorgebracht werden, welche unter Umständen sogar die Fehlerhaftigkeit der gemachten Homologisirung erweisen möchten. Zu einer völligen Sicherstellung der bis dahin gewonnenen Resultate gehört somit noch der Nachweis, dass keine der etwa dagegen vorzubringenden Argumente unwiderleglich oder mit ihr unvereinbar sind.

Die *direct gegen obige Anschauung anzuführenden Gründe* sind zwei. Es ist oben von mir hervorgehoben worden, dass der ausführende Abschnitt der Urniere der Haie und der Schleifencanäle der Anneliden morphologisch ungleich sind. Man könnte vielleicht geneigt sein, hierin einen Grund gegen die Gleichstellung auch der andern Abschnitte zu erkennen. Wenn man aber bedenkt, dass die Verbindung des Drüsentheils mit dem Ausführungsgang in beiden Fällen eine secundär durch Verwachsung entstandene ist, so leuchtet ohne Weiteres die Kraftlosigkeit dieses Argumentes ein. Wollte man es doch gelten lassen, so würde man genöthigt sein, auch die Hoden bei den Wirbelthieren nicht zu identificiren, da sie sich mit Ausführungsgängen vereinigen, welche sich in den einzelnen Ordnungen morphologisch gar nicht miteinander vergleichen lassen. Dazu kommt ferner, dass auch bei Rotatorien und Plattwürmern die zwei der Länge nach verlaufenden Ausführungsgänge sich dort regelmässig, hier bisweilen mit dem Enddarm oder der Cloake verbinden.

Ein zweiter scheinbar *direct* gegen die hier vertretene Auffassung sprechender Grund könnte darin gesehen werden, dass man auch bei Anneliden von einer Urniere im Gegensatz zur bleibenden Niere spricht. Bekanntlich treten nach *Leuckart* 3 Paar Drüenschläuche im ungegliederten Embryo des Blutigels auf, welche sich ihrem Bau nach mit den bleibenden Segmentalorganen vergleichen lassen, aber doch nur die rasch verschwindenden Vorläufer derselben sind. Wenn man nun aber Urniere der Würmer und Urniere der Wirbelthiere identificiren wollte, um diese Gleichstellung als Argument gegen die von mir versuchte der bleibenden Niere der Würmer mit der Urniere der Wirbelthiere zu benutzen, so würde man den Nachweis zu liefern haben, dass wie die Urniere der Wirbelthiere so auch die der Anneliden aus dem Mesoderm entstünde, die gleichen Lagebeziehungen aufwiese und die gleiche Umbildung erführe. Nichts von alle dem aber wäre möglich; denn selbst schon die einzigen hierüber vorliegenden Beobachtungen von *Leuckart* geben Aufschluss darüber, dass ein morphologischer Vergleich zwischen der Urniere der Blutigel und derjenigen der Wirbelthiere unmöglich ist. Physiologisch mag man sie immerhin gleichstellen — obgleich sich auch dagegen Mancherlei vorbringen liesse — aber ihre physiologische Gleichwerthigkeit bewiese absolut nichts für ihren morphologischen Werth.

Die *indirecten Argumente* gegen eine bestimmte Auffassung sind den aus ihr gezogenen Folgerungen zu entnehmen; wenn diese zu Ungereimtheiten führen, so ist damit zugleich auch ihre Grundlage als falsch erkannt. Angenommen, es sei die Homologisirung der Segmentalorgane der Anneliden und Wirbelthiere richtig, so würde daraus eine sehr nahe

Verwandschaft der beiden Gruppen zu folgern sein. Diese aber setzte voraus, dass auch in den übrigen Organen und in ihren gegenseitigen Lagerungsbeziehungen keine Differenzen beständen, welche geradezu gegen ihre Verwandschaft stritten.

Zunächst ist hervorzuheben, dass in beiden Thiergruppen deutliche Beziehungen der Segmentalorgane zu den Geschlechtstheilen ausgedrückt sind; in wie weit einzelne Theile jener sich mit diesen enger verbinden mögen, etwa z. B. bei so manchen Oligochaeten, lässt sich ohne erneute Untersuchungen nicht entscheiden. Unter allen Umständen aber sind die hier kurz angedeuteten Beziehungen so charakteristisch, dass sie auch ohne die Möglichkeit einer vollständigen morphologischen Aufklärung hierüber zu Gunsten der Identificirung der Segmentalorgane bei Wirbelthieren und Wirbellosen in's Feld geführt werden können.

Wichtiger sind die rein morphologischen Lagerungsverhältnisse. Da könnte es nun scheinen, als sei in der That eine Vergleichung z. B. eines Durchschnitts von einem Wirbelthier und einem Ringelwurm ganz unmöglich. Stellt man diesen in die gewöhnliche Lage, also die Ganglienkeette (im Durchschnitt) nach unten gerichtet, so ist der Gegensatz in der Lagerung der Organe bei diesen Thieren und den Wirbelthieren vollständig. Dorsal läge bei den Wirbelthieren die Chorda unter dem Rückenmark, sie fehlte bei den Würmern; in der Aorta der ersteren fände die Blutströmung von vorne nach hinten statt und es flösse in ihr arterielles Blut, während bei den Anneliden rein venöses Blut in entgegengesetzter Richtung strömte; umgekehrt läge unter dem Darm hier bei den Würmern ein arterielles Blut führendes Gefäss mit der Stromrichtung von vorn nach hinten, bei den Fischen das Herz mit rein venösem von hinten nach vorn strömendem Blut. Unter diesem Bauchgefäss fänden sich bei Wirbelthieren keine besonders wichtigen Glieder; bei den Würmern käme aber die Ganglienkeette und vorher über ihm und von einer auch jene umhüllenden bindegewebigen Scheide umschlossen ein Strang, welcher nach den vorliegenden Untersuchungen von *Claparède* entschieden kein Nervenstrang ist. Ihrer Lagerung in der Leibeshöhle nach stimmen Geschlechtsorgane und Segmentalorgane auch so in beiden Gruppen überein, freilich nicht in Bezug auf ihre Ausmündung: bei den Würmern tritt ihr Ausführgang in das Seitenfeld, bei den Wirbelthieren verläuft er in der Leibeshöhle nach hinten. Die Musculatur stimmt überein; aber dies liegt darin, dass sie bei beiden Thiergruppen sowohl in der dorsalen wie in der ventralen Mittellinie ursprünglich unterbrochen und erst später mit einander verwachsen ist. Wenn man aber nun den Durchschnitt eines Körpergliedes von einem Ringelwurm so dreht, dass

sein Bauchstrang nach oben zu liegen kommt (s. Taf. V. Fig. 8), so ist die Uebereinstimmung zwischen Wurm und Wirbelthier eine fast ganz vollständige. Ganz wie bei den Wirbelthieren folgt nun dicht unter der Haut das Centralnervensystem (Fig. 6 und 8 u), unter diesem der von *Leydig* entdeckte, schon von *Kowalevsky*¹⁾ der chorda dorsalis verglichene Faserstrang (ch); wie bei den Wirbelthieren sind beide Theile von einer gemeinsamen bindegewebigen Scheide umgeben (Fig. 6 und 8 ch. s.); dieser Scheide legt sich nach unten das sogenannte Bauchgefäß, welches meistens nicht contractil ist, an, mit arteriellem von vorn nach hinten gerichtetem Blutstrom (a), darauf folgt der Darm (tr) und unter diesem das sogenannte Rückengefäß (v), welches wie das Herz der Fische und aller Wirbelthierembryonen venöses Blut enthält mit der Stromesrichtung von hinten nach vorn; es ist ausnahmslos contractil. Bei vielen Kiemenwürmern, welche nur am Kopfe echte Kiemen tragen (z. B. *Terebella*), entspricht den Kiemen sogar ein stark erweiterter vorderer Abschnitt desselben, der nach seiner Lagerung und seiner Beziehung zu den Athmungsorganen genau dem Herzen der Fische entspricht. Die äusseren Kiemen dieser *Terebell* lassen sich dann ohne Weiteres den äusseren Kiemen der *Plagiostomen*, *Ganoiden* und *Amphibienlarven* vergleichen; es sind diese Organe der Wirbelthiere mitvererbte Eigenthümlichkeiten der Wurmuform. Wiederholte Untersuchungen des Vorderendes der *tubicolen Anneliden* werden hier vielleicht auch auf Spuren von Kiemenöffnungen führen, wie schon *Agassiz*²⁾ darauf aufmerksam macht, dass vielleicht die Wimpergruben mancher *Nemertinen* und die des *Polygordius* den Kiemenpalten von *Balanoglossus* entsprechen möchten. Unter dem venösen Gefäß findet sich bei den Würmern kein wesentliches Organ mehr, gerade wie bei den Wirbelthieren. Die Beziehungen der Musculatur und der Segmentalorgane sind dieselben geblieben; die früher ventrale Mittellinie ist nun zur dorsalen geworden und umgekehrt.

Die einzelnen hier nur kurz angedeuteten Punkte verlangen eine eingehendere Besprechung, da der gemachte Vergleich den herrschenden Anschauungen in wesentlichster Weise widerspricht.

Es wird durch meine Deutung zunächst das gegliederte Bauchmark der *Anneliden* mit dem Rückenmark und Gehirn der Wirbelthiere identi-

1) *Kowalevsky*, l. c. p. 20.

2) *A. Agassiz*, The history of *Balanoglossus* and *Tornaria*. *Memoirs of the American Academy of Arts Sciences* Vol. IX. 1873. p. 434, 435.

ficirt; während wohl Mancher¹⁾ an dem unbewiesenen Dogma festhält, es sei das obere Schlundganglion allein dem Gehirn der Vertebraten zu vergleichen. Gegen diese letztere Annahme spricht die von *Leuckart*²⁾ für den Blutigel festgestellte Thatsache, dass das obere Schlundganglion aus einer tieferen Anlage und nicht, wie das Bauchmark, aus dem Ectoderm hervorgeht. Die Ganglienkette der Würmer aber (und Arthropoden) entsteht genau wie bei Wirbelthieren durch eine Abschnürung vom Ectoderm her. Man könnte einwenden, für die Wirbelthiere sei die Bildung einer Rückenrinne, die Umbildung dieser zum Rückenmarksröhr massgebend, und erst in zweiter Linie die Entstehung aus dem Ectoderm. Diese früher scheinbar berechnigte Annahme wird widerlegt durch die Entstehung des Nervensystems der Forelle; nach den übereinstimmenden Angaben von *Kupfer*³⁾, *Götte*⁴⁾, *Schapringer*⁵⁾ und *Oellacher*⁶⁾ bildet sich dasselbe aus der soliden Zellenmasse des Axenstranges, der ursprünglich mit dem Ectoderm direct zusammenhängt und sich allmählig von ihm sondert; die ursprünglich vorhandene Rückenfurche verflacht sich und verschwindet schliesslich ganz. Genau ebenso verhalten sich *Lumbricus* und *Euaxes* nach *Kowalevsky* (s. Taf. V. Fig. 1—4): eine Rinne theilt den Primitivstreifen äusserlich in zwei symmetrische Hälften; sie geht aber bald wieder verloren und von dem im Keimstreifen sich verdickenden Ectoderm trennt sich allmählig das centrale Nervensystem ab. In den auf Taf. V. Fig. 1—4 mitgetheilten nur für meinen Zweck passend angemalten aber sonst getreuen Copien von Zeichnungen *Oellacher's* und *Kowalevsky's* tritt diese Uebereinstimmung ohne Weiteres hervor. Auch die scharfe segmentale Gliederung des Nervensystems bei Gliederwürmern beweist nichts gegen diese Auffassung; denn sie ist bei allen Wirbelthieren durch

1) *Gegenbaur* freilich sagt ausdrücklich, dass das Gehirn der Gliederthiere dem Gehirn der Wirbelthiere nicht morphologisch identisch sei; aber diese Anschauung ist einmal nicht ganz durchgedrungen, wie man aus dem wunderbaren Artikel von *Paasch* (Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 34, 1873 „Von den Sinnesorganen der Insekten im Allgemeinen etc.“) ersehen kann; andererseits beruht *Gegenbaur's* Zurückweisung der Homologisirung vom Gehirn der Gliederthiere und Wirbelthiere auf der falschen Ansicht, dass zwischen beiden Gruppen überhaupt gar keine morphologische Uebereinstimmung im Nervensysteme gefunden werden könne.

2) *Leuckart*, Parasiten I. p. 705.

3) *Kupfer*, Beobachtungen in der Entwicklung der Knochenfische. Arch. für microsk. Anat. 1868. Bd. 4.

4) *Götte*, Centralblatt für die medic. Wissensch. 1869. No. 26.

5) *Schapringer* in *Brüoke*, Vorlesungen über Physiologie 1873. Bd. II. p. 279.

6) *Oellacher*, Beiträge zur Entwicklung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Z. f. w. Z. 1873. p. 1—115. Taf. I—IV.

den segmentalen Ursprung der Spinalnerven festgehalten, und sogar bei Orthagoriscus und Triglaarten selbst im Rückenmark noch angedeutet. Meines Wissens fehlen histologische Untersuchungen vom Rückenmark dieser Fische; so dass es selbst möglich wäre, dass nicht bloß äußerlich die Trennung desselben in Ganglienknotten angedeutet, sondern auch histologisch wie bei Gliederwürmern festgehalten wäre.

In Bezug auf die Entstehungsweise sind also hiernach Bauchganglien- und Gliederwurm mit dem Rückenmark und Gehirn der Wirbelthiere zu identificiren. Es fragt sich nur, ob nicht Einwände gegen die morphologische Entwerthung des oberen Schlundganglions der Ringelwürmer als einzigen dem Centralnervensystem der Wirbelthiere etwa gleichzustellenden Organs vom Standpunkte der früheren Auffassung zu erheben sein würde.

Ich sehe hierbei ganz ab von dem wohl sicherlich, auch nach der älteren Auffassung misslungenen Versuch *Leydig's*, das obere Schlundganglion der Gliederthiere (Insecten etc.) mit dem Gehirn der Wirbelthiere selbst bis in feine Einzelheiten hinein zu vergleichen; denn zunächst habe ich nur die Beziehungen der Wirbelthiere zu den Anneliden zu untersuchen. Man könnte für die alte Auffassung einmal die Entstehungsweise, dann die histologische Structur und endlich die Verbindung mit andern typischen Theilen, namentlich den Sinnesorganen, in's Feld führen. Die erstere aber ist, wie schon hervorgehoben, nach *Leuckart* beim Blutigel durchaus verschieden von der des Gehirns der Wirbelthiere und von anderen Ringelwürmern ist nichts über die Bildungsweise des oberen Schlundganglions bekannt. Dass die Art der Verbindung zwischen Sinnesorganen und Centralnervensystem nicht für die Homologisirung der Theile des letzteren bei verschiedenen Thieren benutzt werden kann, geht aus der Thatsache hervor, dass selbst in sehr nahe verwandten Gruppen Ohren und Augen mit morphologisch nicht vergleichbaren Theilen des Nervensystems verbunden sein können; ich erinnere hier nur an die Gehörorgane der Krebse, welche bald im Schwanzgliede vom letzten Bauchganglion, bald in der Fühlerschuppe vom oberen Schlundganglion innervirt werden; selbst an demselben Thiere können physiologisch gleiche Sinnesorgane, nemlich Augen, an 2 ganz unvergleichbaren Körperstellen angebracht sein, wie z. B. bei *Euphausia* ¹⁾, welche ausser den Kopfaugen auch solche

¹⁾ Hier bemerke ich beiläufig, dass diese Entdeckung nicht von *Claus*, sondern zuerst von mir gemacht wurde, was *Gegenbaur* (vergl. Anat. 2. Aufl. p. 379) nicht zu wissen scheint. Meine kurze Beschreibung in meinem Reisebericht (Z. f. Z. 1862

am Bauche trägt. Was endlich drittens die histologische Structur betrifft, so besteht zunächst insofern ein Unterschied, als sich bei den Würmern kein Centralcanal entwickelt, aber dieser fehlt im oberen Schlundganglion gleichfalls; es ist ferner die Anordnung der Ganglienzellen und der Nervenfasern eine andere, als bei den meisten Wirbelthieren, aber bei den Petromyzonten liegen auch wiederum die Ganglienzellen ganz anders, als bei den übrigen Fischen. Auf diese histologischen Unterschiede ist also kein Gewicht zu legen; die innerhalb derselben Thiergruppe stattfindenden Unterschiede beweisen nur, dass die ursprünglich gleichartige Anlage sich nach sehr verschiedener Richtung hin umbilden kann.

Gegen die Annahme, es seien die Ringelwürmer die nächsten Verwandten der Wirbelthiere, liesse sich ferner die Chorda der letzteren in's Feld führen. Es lässt sich nicht läugnen, dass der Faserstrang, welcher aus 3 Theilen bestehend von *Leydig* beim Regenwurm entdeckt, später von *Claparède* genauer untersucht und auch bei Meeresanneliden gefunden wurde, in seiner Structur wesentlich von derjenigen der Wirbelthierchorda abweicht. Diese besteht aus eigenthümlich metamorphosirten Zellen mit doppelter Umhüllungsschicht; jener dagegen aus Fasern, welche von keiner besonderen Scheide umgeben sind. Man hat sich indessen längst daran gewöhnt, die Vergleichung zweier Theile nicht bloss nach ihrer Structur im ausgebildeten Zustande, sondern auch nach ihren Lagerungsbeziehungen zu andern Theilen und ganz besonders nach ihrem Entstehen durchzuführen. Thut man dies hier, so stellt sich das Resultat schon wesentlich anders. Der Faserstrang liegt (s. Taf. V. Fig. 8 ch) unterhalb des Centralnervenstranges — wie die Chorda der Wirbelthiere — und ist von der bindegewebigen Hülle, welche auch jenen einschliesst, mit umgeben, gerade so, wie bei Wirbelthieren die skelettbildende Schicht sich von den Urwirbeln her um das Rückenmark und die Chorda gleichzeitig herumlegt. In beiden Gruppen lagert sich unmittelbar dieser Chordaumbüllung in der Mittellinie ein Gefäss an, welches arterielles Blut vom Kopf zum Schwanz führt. Die Entwicklung des Faserstranges ist leider ganz unbekannt. Doch kann darauf hingewiesen werden — was ich in der schematischen Zeichnung Fig. 1 u. 2 auszudrücken mir erlaubte — dass nach *Kowalevsky's* Abbildungen unter der Anlage des Nervensystems, zwischen dieser und dem Darmdrüsenblatt Zellengruppen angedeutet sind, welche gerade an der

Bd. 11, p. 107) ist völlig ausreichend, um meinerseits verlangen zu können, dass mein Name hier genannt werde — wenn der Schreiber eines Lehrbuchs überhaupt einen Gewährsmann citiren wollte.

Stelle liegen, an welchen man die Entwicklungsstadien der Wurmchorda anzutreffen erwarten sollte; *Kowalevsky* macht im Text ausserdem selbst darauf aufmerksam. Genauere Untersuchungen in Bezug auf diesen Punkt können allerdings erst eine ganz bestimmte Antwort ermöglichen.

Selbst aber wenn die hier gebrauchte Bezeichnung des bekannten Faserstranges als Wurmchorda sich als unzutreffend erweisen sollte, so wäre damit meiner Ueberzeugung nach nicht im Entferntesten der Nachweis geliefert, dass nun die von mir vertretene Ansicht der nahen Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Gliederwürmer fallen zu lassen sei. Denn der Mangel einer Chorda bei den jetzt lebenden Anneliden würde nur beweisen, dass die ihnen und den Vertebraten gemeinschaftliche Stammform mit einer solchen — welche man allerdings aus den bekannten schon von *Gegenbaur* angedeuteten Gründen annehmen muss — ausgestorben oder nicht gefunden worden sei. Solche Lücken sind äusserst zahlreich. Trotzdem man z. B. bis jetzt noch keine Uebergangsglieder zwischen Schildkröten und den übrigen Reptilien gefunden hat, rechnet man sie doch zu ihnen und zwar gewiss mit Recht. Man legt dabei eben auf die Gesammtheit der Charactere den Nachdruck. Wollte man im Gegensatz hierzu die Anneliden bloss wegen des auch nur hypothetisch anzunehmenden Fehlens einer Chorda von den Wirbelthieren entfernen, diesen letzteren aber, wie bisher geschehen, auch den *Amphioxus* anreihen, weil er eine solche besitzt, so müsste man auch in consequenter Durchführung des Verfahrens sämtliche Ascidien mit einer Chorda zu den Wirbelthieren stellen, die ohne eine solche (*Molgula*) aber nicht. Man thut dies aber nicht in dem ganz richtigen Gefühle, dass die Gesammtheit der zusammenstimmenden Charactere doch eben mehr Gewicht hat, als ein einziger sporadisch auftretender: so wichtig dieser auch in der theilweise an ihn geknüpften weiteren Ausbildung einer anderen Thiergruppe werden mag. Auf diesen Punkt komme ich später zurück. Einstweilen mögen diese Bemerkungen genügen, um die Ansicht zu begründen: dass die fast alle Organe betreffende Uebereinstimmung im Bau eines Haifischembryo's und eines Gliederwurms weit gewichtigere Gründe für ihre nahe Stammesverwandtschaft liefert, als der Mangel einer Chorda gegen dieselbe. Würde sich aber die von *Kowalevsky* zuerst geäusserte, von mir aufgenommene Vermuthung bestätigen, dass der Faserstrang unter der Ganglienkeite der Anneliden wirklich eine ihrer Entstehung und Lagerung nach der Wirbelchorda zu vergleichende nur eigenthümlich metamorphosirte Wurmchorda sei, so würde damit auch das letzte Argument gegen meine Anschauung hinweggeräumt sein.

Ausser der chorda als Vorläufer des Skeletts kann noch die Lage und Bildungsweise des Kiemensackes der Wirbelthiere (resp. ihrer Embryonen) als ganz besonders typisch angesehen werden; und da den jetzt lebenden Ringelwürmern ein solcher zu fehlen scheint, so liesse sich hieraus ein zweites gegen die von mir behauptete Verwandtschaft dieser Thiergruppen anzuführende Argument ableiten. Aber auch dieses ist leicht zu widerlegen. Einmal tritt derselbe später auf, als die Urwirbel; bei der Forelle finden sich nach *Oellacher* am 26. Tage schon 6 wohl ausgebildete Urwirbel, während die erste Kiemenpalte erst am 29. Tage erscheint. Dann aber gibt es auch gegliederte Würmer, welche einen Kiemenkorb haben, der sich dem des Amphioxus, der Ascidien und der Wirbelthier-Embryonen vollständig anschliesst; es fehlen sogar die Knorpelstrahlen nicht, welche dem Amphioxus zukommen. Es sind dies die merkwürdigen *Balanoglossus*, welche *Gegenbaur* mit vollem Recht zu Repräsentanten einer besondern Thiergruppe der Enteropneusti erhoben hat. Es scheint mir ferner sehr wahrscheinlich, dass genauere Untersuchungen auch den *Polygordius* Schneider sowie vielleicht sogar die Nemertinen hier anreihen werden. Da nun der *Balanoglossus* ein ganz entschieden segmentirter Wurm ist, bei welchem vielleicht eine sorgfältige Untersuchung in den segmentweise sich wiederholenden Drüsenpaketen echte Segmentalorgane, denen der Blutigel vergleichbar, erkennen wird, so wäre das Fehlen des Kiemenkorbes bei den anderen Anneliden nur als eine Rückbildung, der *Balanoglossus* dagegen als diejenige Form aufzufassen, welche unter den jetzt lebenden Würmern — soweit wir wissen — der gemeinschaftlichen Stammform der eigentlichen Anneliden und Vertebraten am nächsten käme. Man kann wohl sagen, dass für die Vertebraten und Tunicaten die Bildung des Kiemenkorbes ganz besonders und fast ebenso charakteristisch sei, wie die Chorda; wollte man also diesen einen Character besonders betonen, so würde man wieder genöthigt sein, den *Balanoglossus* den Vertebraten anzureihen, den man aber wegen der Gesamtheit seiner Charactere wohl beständig zu den Würmern stellen wird, ganz abgesehen davon, dass ihm, wie es scheint, jede Spur einer chorda fehlt.

Die speciellen aus der veränderten Auffassung hervorgegangenen Folgerungen sind also weit davon entfernt, zu Absurditäten zu führen; keine einzige Schwierigkeit bleibt unwiderleglich oder ist grösser, als die mit jeder anderen Anschauung auch verbundene; die Unmöglichkeit, in allen einzelnen Fällen auf die sich ergebenden Fragen eine schlagende Antwort zu liefern, beruht eben in der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse. Aber diese ist der älteren Ansicht womöglich noch ungünstiger,

und nur die Macht der Gewohnheit hat eine Menge von willkürlichen jener Ansicht als Folge entsprungenen Annahmen zu Dogmen gestempelt, welche sich bisher hartnäckig einer ernstern Prüfung entzogen haben.

Das allgemeinste dieser Dogmen ist die Annahme von der Uebereinstimmung derjenigen Körperregionen der Wirbelthiere und Würmer, welche man bei ihnen Bauch und Rücken nennt. Durch die Erkennung der nahen Verwandtschaft dieser Thiere, in Folge der Entdeckung der Segmentalorgane der Haie, wird nun aber der Bauch der Anneliden (und somit auch der Arthropoden) dem Rücken der Wirbelthiere gleichgestellt. Es ist dies die alte, längst von der Schule zu den Todten gelegte Ansicht *Geoffroy St. Hilaire's*, welche *Gegenbaur* so gründlich abgethan wähnt, dass er den Hinweis auf dieselbe mit einem Ausrufungszeichen begleitet. Es ist nicht meine Aufgabe, hier die *Geoffroy'sche* Argumentation oder die entgegengesetzte seiner Gegner zu beleuchten; noch weniger kann ich an dieser Stelle eine ausführliche Kritik der Ansicht *v. Baer's* geben, welcher meint, durch den Nachweis, dass fast alle sich festsetzenden Thiere dies mit dem Rücken, aber nie mit dem Bauche thun, auch den Beweis liefern zu können, dass nun bei allen Thieren Bauch und Rücken morphologisch vergleichbare Theile seien. Einmal ist es nicht ganz richtig, dass es keine mit der Bauchseite festsetzenden Thiere gäbe: *Tridacna* sitzt mit dem Bauche regungslos fest, gewisse bohrende Seeigel leben mit ihrer Bauchseite nach unten in den von ihnen selbst gebohrten Höhlungen, die sie aber nie verlassen können, manche halbparasitische Schnecken (*Capulus*, *Coralliophila*, *Calyptrea* etc.) sitzen mit der Bauchseite an Korallen und Steinen und zwar mitunter so tief in diese eingesenkt, dass von einem Aufgeben ihres Wohnplatzes nicht die Rede sein kann. Auf diese Beispiele lege ich übrigens kein grosses Gewicht. Viel wichtiger ist schon die Thatsache, dass bei den Echinodermen Bauchseite und Rückenseite gar keine morphologisch brauchbaren Regionen sind; die Unmöglichkeit einer morphologischen Orientirung nach dem physiologischen Bauch und Rücken hat bei diesen Thieren bekanntlich zu der durch *J. Müller* gegebenen Unterscheidung eines Biviums und Triviums geführt. Weitaus das Wichtigste aber scheint mir persönlich dies zu sein: dass überhaupt von einer morphologischen Vergleichung zwischen den verschiedenen Thieren gar nicht mehr die Rede sein kann, wenn man nach physiologischen Begriffen die Orientirung ihres Körpers vornimmt und nach dieser nun auch die einzelnen Glieder desselben zu vergleichen versucht. Man kommt dann zu den schon oben mehrfach hervorgehobenen, allerdings bis jetzt allgemein und auch von mir noch bis vor Kurzem

getheilten, aber doch irrthümlichen Anschauung der Unmöglichkeit eines morphologischen Vergleichs der Gauglienkette der Gliederthiere und des Rückenmarks der Wirbelthiere, trotz der Identität ihrer Entstehung; man kommt dann zur Identificirung der Sinnesorgane, der Drüsen, der Bewegungsorgane etc., kurz, der physiologisch gleichwerthigen Organe, vorausgesetzt natürlich, dass man die physiologische Vergleichsmethode consequent anwendet. Nun ist aber längst nachgewiesen, dass aus einer morphologisch übereinstimmenden Anlage physiologisch sehr verschiedene Organe werden können; die analoge Einsenkung aus der Epidermis in die Cutis bildet hier Haare oder Federn, dort Drüsen oder selbst Theile von Sinnesorganen, für sie alle stellt man einen den gemeinsamen Character des gleichen Ursprungs andeutenden Begriff auf. So gut wie nun aus einem embryonalen Epidermisfollikel hier ein Haar, dort eine Drüse oder ein Sinnesorgan werden kann, ebensogut kann nach meiner Ueberzeugung die Schicht des Ectoderms, welche durch Einstülpung das centrale Nervensystem bei Wirbelthieren und Gliederthieren in principiell übereinstimmender Weise liefert, hier auf die Seite des physiologischen Bauches, dort auf die des Rückens zu liegen kommen. Die physiologische Bedeutung dieses Unterschiedes ist allerdings eine sehr grosse, und auf ihr beruht vielleicht, wie ich hoffentlich bald Gelegenheit haben werde, auseinanderzusetzen, der grosse Vorsprung, welchen in der weiteren Ausbildung die Wirbelthiere den Gliederthieren abgewonnen haben.

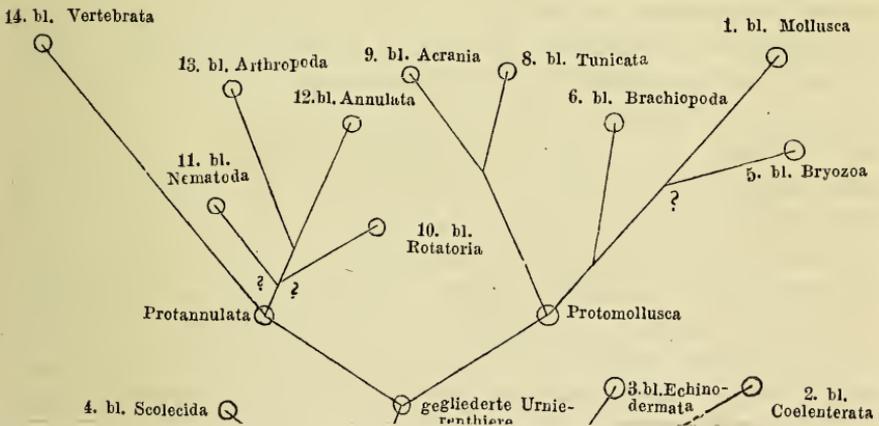
Unter keinen Umständen kann ich hiernach die bisherige Bezeichnung von Bauch und Rücken bei Wirbellosen und Wirbelthieren als ein stichhaltiges Argument gegen die Identificirung der Segmentalorgane der Haie und Anneliden und gegen die daraus direct entspringende Anschauung ansehen, dass nicht die Ascidien, wohl aber die Ringelwürmer die nächsten Verwandten derjenigen Urformen seien, aus denen einerseits die Annulaten und Arthropoden, andererseits die Vertebraten hervorgegangen sind ¹⁾.

¹⁾ Es wäre am Schluss dieses Capitels der Ort, auf die von *Haeckel* in seiner *Gastraca-Theorie* mitgetheilten Anschauungen und der Vergleichung dienenden schematischen Bilder einzugehen. Ich unterlasse dies jedoch, weil ich es für völlig überflüssig halte; eine gelungene Kritik seiner Ausichten würde er einfach ignoriren, oder damit zu schlagen versuchen, dass er Autoritäten für seine Meinung in's Feld führte oder eine eben so haltlose Hypothese aufstellte. Einer sorgfältigen Kritik seiner eigenen Gedanken oder einer vorurtheilslosen Würdigung der Argumente anders denkender Beobachter ist *Haeckel*, wie es scheint, nicht mehr fähig.

IV. Ein Aufbau im modernen Stile.

So wenig ich sonst geneigt wäre, den Folgerungen aus dem Obigen zu weit nachzugehen, und mich gleichfalls in der Aufstellung hypothetischer Stammbäume des Thierreichs zu versuchen, so will ich mich diesmal doch aus verschiedenen Gründen der herrschenden Mode anschliessen. Ich lege dem hier folgenden Stammbaum zum Theil die Urniere oder das Segmentalorgan zu Grunde, weil dieses abgesehen vom Darmcanal eines der weitestverbreiteten Organe ist, zum Theil gründe ich ihn auf die Ueberzeugung, dass der in allen Lehrbüchern als ein wesentlicher Schatten spukende Stamm der Würmer in der That gar keine Berechtigung zur Existenz hat. Ich gebe hier gleich den Stammbaum und schliesse daran einige Bemerkungen erst specielleren dann allgemeineren Inhalts.

Monophyletischer Stammbaum des Thierreichs, gegründet auf die Urnieren-theorie und die Gesamtheit der Organisation der Thiere.



Berichtigung.

Seite 59 sind in dem „Stammbaum“ die sämtlichen hinter den Ziffern stehenden Buchstaben „bl.“ in Cl. (Classe) abzuändern.

Ueber die Beziehungen der Protozoen zu den Metazoen ist man so ziemlich im klaren; ich habe jene daher im Schema weggelassen, da sie von der veränderten Auffassung nicht wesentlich berührt werden. Ebenso wenig will ich hier die Frage discutiren, ob man als Urform der Metazoen die Planula oder Gastrula anzusehen habe; ich meinerseits ziehe die Planula vor. Aus ihr sind nach meiner Anschauung zwei Hauptstämme entstanden: die Urmagenthiere und die Urnierenthiere.

Typisch für die Magenthiere ist die Gastraea, aus deren ursprünglich blindsackförmigem Magen einerseits das Canalsystem der Coelenteraten, andererseits das Ambulacralgefässsystem, und die Leibeshöhle der Echinodermen entstanden sind. Ueber das coelenterische System der Coelenteraten habe ich bereits mehrfach meine Meinung geäußert und ich befinde mich in Bezug auf dasselbe wesentlich in Einklang mit *Haeckel*; durchaus abweichend aber von der meinigen ist bekanntlich des Letzteren Ansicht über die Echinodermen, die er als stockbildende Gliederwürmer ansieht. Einen früher schon von mir hervorgehobenen Einwand¹⁾, der aber von *Haeckel* gänzlich unbeachtet gelassen worden ist, will ich wiederholen: es entsteht die Holothurie gar nicht aus 5 gesonderten Antimeren, wie seine Hypothese das verlangt. Es kommt Folgendes hinzu. Die primitive Anlage eines Anneliden setzt sich aus zwei seitlichen Hälften des Keimstreifens zusammen, die in den beiden Mittellinien, also in der Sagittalebene, miteinander verwachsen, während die primitive Anlage der radiären Theile eines Echinoderms sich seitlich verbindet durch Verwachsen einer dorsalen und einer ventralen Hälfte. Die Aehnlichkeit in der Knospung neuer Glieder bei Würmern und Echinodermen bedingt keine Identität des Vorganges. Hinzufügen will ich noch, dass nach *Mecznikow's*²⁾ Untersuchungen die Leibeshöhle der Echinodermen aus der Verwachsung der zwei wurstförmigen Körper *Müller's* hervorgeht; sollte sich dies Resultat bestätigen, so fehlte ihnen die eigentliche Leibeshöhle (Pleuroperitonealhöhle). Jedesfalls aber ist das hauptsächlich den Typus der Echinodermen bestimmende Glied, das Wassergefässsystem, hervorgegangen aus dem primitiven Darm der Larve. Eine Schwierigkeit bieten nur die Crinoiden, bei welchen ich dasselbe auf das Entschiedenste läugnen muss; ihre Larvenform erinnert auffällig an die Polypengestalt der Coelenteraten und scheint mir mindestens ebenso nahe Beziehungen zu diesen anzudeuten, wie in der Ausbildung der Skeletttheile namentlich

1) *Semper*, Holothurien p. 191, 192.

2) *Mecznikow*, Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Z. f. w. Z. 1874. Bd. 24.

der Cystideen und Blastoideen solche zu den Seeigeln gegeben zu sein scheinen. Dieser letztere Punct dürfte einer erneuten Untersuchung werth sein. Der Auffassung der nahen Stammverwandtschaft zwischen Ringelwürmern und Echinodermen günstig — aber nicht in *Haeckel's*chem Sinne — scheint eine Parallele zwischen gewissen Organen der Sipunculiden und Holothurien, die ich ¹⁾ zuerst aufgestellt habe. *Gegenbaur* ²⁾ hat sie dann später, freilich ohne mich zu nennen, reproducirt. Bei den echten Sipunculiden kommen Wimpertrichter vor, welche ich auch jetzt noch nach *Ray Lankester's* ³⁾ Mittheilung hierüber in Bezug auf Structur und Vorkommen besser kenne als irgend Einer; sie sind nicht hohl, führen in keine Gefässe und sind in keiner Weise mit den Segmentalorganen der Anneliden zu vergleichen. Bei einer andern Gruppe (*Thalassema*, *Bonellia*) finden sich 2 Schläuche am Enddarm mit Wimpertrichtern, die sich in die Leibeshöhle öffnen. Diese werden vielleicht umgewandelte Segmentalorgane sein, obgleich ausser ihnen auch ganz typische, bei *Thalassema* sogar bis zu 3 Paar vorhanden sind. Bei *Synapten* kommen ähnliche Wimpertrichter vor, wie bei *Phascalosoma*, in ähnlicher Verbreitung; auch hier stehen sie, wie ich auf's Entschiedenste wiederholen muss, mit keinen Gefässen oder Hohlräumen in Verbindung. Die Holothurien, welche wie die *Thalassemen*, derselben entbehren, zeigen, wie diese, am Enddarm zwei oder drei Blindsäcke, welche mit denen von *Bonellia* namentlich grosse Aehnlichkeit haben. Jetzt muss ich freilich erklären, dass ich in diesem Parallelismus doch nur eine Zufälligkeit sehen kann. Uebrigens würde, wenn er sich doch als Andeutung genealogischer Verwandtschaft erweisen sollte, damit die *Haeckel's*che Wurmtheorie der Echinodermen den stärksten Stoss erleiden; denn bei keiner andern Echinodermengruppe sind solche den Segmentalorganen der Würmer zu vergleichende Organe in typischer Ausbildung vorhanden, nicht einmal bei den Asteriden, obgleich diese die Stammformen sein sollen, aus welchen erst durch Reduction die Holothurien entstanden wären.

Der zweite Stamm ist der der ungegliederten Urnienthiere, als deren wesentlichste Eigenthümlichkeit ich die aus dem mittleren Keimblatt hervorgehenden Segmentalorgane ansehe, welche sowohl bei den ungegliederten wie bei gegliederten Thieren deutlich erkennbar erhalten geblieben sind. Den einfachsten ungegliederten Typus festgehalten haben

1) Holothurien p. 190.

2) Handbuch 2. Aufl. p. 261.

3) *Lankester*, Summary of Zoological Observations made at Naples et Ann. N. Hist. 4. Ser. 1873. Vol. 11. p. 89.

die Plattwürmer (Scoleciden), deren Larven mitunter¹⁾ auch den frei in die Leibeshöhle sich öffnenden Wimpertrichter des Segmentalorgans aufweisen; grösstentheils sind freilich diese Segmentalorgane in eigenthümlicher, für die ganze Classe typischer Weise umgebildet. Wegen der in vielen Organen auftretenden Gliederung und der Ausbildung eines Blutgefässsystems scheidet ich die Nemertinen als Rhynchelminthes aus und reihe sie den eigentlichen Anneliden an, eine Beziehung dieser letzteren zu den Bandwurmcolonien kann ich jedoch gegen *Gegenbaur* nicht erkennen. Die Ausbildung der Glieder der letzteren geht in ganz anderer Weise vor sich, wie die Segmentirung der Ursegmente im Keimstreifen z. B. des *Euaxes*; bei diesem ist das hinterste Glied immer das jüngste, bei den Bandwürmern aber ist es ausnahmslos das älteste.

Durch Gliederung des einfachen Urnierenthieres haben sich dann die gegliederten Urnierenthiere entwickelt. Hier finden sich aber gewaltige Lücken in unserer Kenntniss, die vorläufig nicht auszufüllen sind. Daraus nemlich, dass bei Wirbelthieren, Acranien, gewissen Tunicaten und wahrscheinlich auch den Anneliden sich ein Zellenstrang zu einer Chorda dorsalis ausbildet, ehe noch die Gliederung in Urwirbel oder Ursegmente eingetreten ist, kann man schliessen, dass auch die ungegliederte Urform der genannten Thiere, d. h. also das zum gegliederten Urnierenthier werdende Individuum eine Chorda gehabt habe. Ein solches kennen wir aber bis jetzt noch nicht. Als dem Typus der gegliederten Urnierenthiere am Nächsten kommend sehe ich den zu den Anneliden noch einstweilen zu stellenden *Balanoglossus* an; andererseits lässt dieser gewisse Beziehungen zu den Nemertinen sowohl wie zu den merkwürdigen *Polygordius* erkennen, die jedoch erst durch genauere auf bestimmte Punkte gerichtete Untersuchungen aufzuklären sind. Bezeichnend wären hiernach für die gegliederten Urnierenthiere erstlich die Urnierenanlage, zweitens die Ursegmente und drittens der Kiemenkorb, welcher bei *Balanoglossus* genau so wie beim *Amphioxus* gebildet ist.

Dieser Stamm hat sich dann wieder gespalten in die zwei Aeste der Protannulata und der Protomollusca. Mit jenem Namen bezeichne ich die hypothetisch anzunehmende Urform aller Thiere, bei welchen die Gliederung der Ursegmente unter theilweiser Veränderung derselben, ferner die segmentweise Wiederholung der Urnierenanlagen ziemlich scharf fest-

1) *Thiry*, Beiträge zur Kenntniss der *Cercaria macrocerca* Filippi. Z. f. w. Z. Bd. 10. Taf. XX. Fig. 4. p. 272. Dies Thier hat eine Leibeshöhle; trotzdem müssen — *Haeckel* sagt es ja, *Gastraea* p. 52 — die Plathelminthen zu seinen Acoelomi gehören! Die Hypothese verlangt das eben.

gehalten worden ist, während sich die Kiemenkorbanlage in der einen Gruppe der Wirbelthiere weiter ausgebildet, in der andern der Anneliden gänzlich (?) zurückgebildet hat. Mit diesen letzteren in innigster Beziehung stehen die Arthropoden, bei welchen vielleicht sogar in dem Tracheensystem ein eigenthümlich metamorphosirtes Homologon der bei den Anneliden und Vertebraten gleichfalls mehrfach umgewandelten Segmentalorgane (Urnieben) zu sehen sein dürfte. Ich begründe diese Vermuthung durch die Entstehungsweise der Tracheen bei der Biene nach *Kowalevsky*; auch sind die Lagerungsbeziehungen derselben zu den übrigen Organen wesentlich dieselben wie die der Segmentalorgane bei den Anneliden. Sorgfältige Untersuchungen über die Bildungsweise des drüsigen Theils der Tracheen werden abzuwarten sein, ehe sich hierüber ein bestimmterer Ausspruch thun lässt. Die Nematoden geben sich durch ihre Musculatur und die Seitenlinien als nahe Verwandte der Anneliden zu erkennen, sind aber durch die eigenthümliche Ausbildung des in den Seitenlinien befindlichen Canalsystems, durch die abgekürzte Entwicklung und das vollständige Aufgeben der Segmentirung und der Segmentalorgane doch recht scharf gesondert. Auch die Rotatorien bilden eine Gruppe für sich, von der es sogar sehr fraglich ist, ob sie überhaupt an diesen Ast der Protannulata anzuschliessen ist; ich habe sie fragweise hiehergestellt, weil ihre Segmentalorgane mehrfach paarig vorhandene in die Leibeshöhle sich öffnende Segmentaltrichter aufweisen.

Der andere Ast der Protomollusca hat dagegen fast gänzlich die primäre Gliederung in Ursegmente und Segmentalorgane aufgegeben, während der Kiemenkorb theils in typischer Ausbildung erhalten geblieben, theils nach anderer Richtung hin zu symmetrisch gestellten Kiemen umgewandelt worden ist. Ueber die nahe Verwandtschaft der eigentlichen Mollusken (Cephalopoden, Cephalophoren und Lamellibranchien) mit den Brachiopodeu besteht fast vollständige Uebereinstimmung; nur *Morse* ¹⁾ verfiel dem Satz, dass die Brachiopoden echte Würmer seien und er begründet ihn wesentlich auf die Wurmähnlichkeit ihrer Larvenformen und die Anwesenheit der Segmentalorgane in ganz typischer Gestalt. Dass die früher für Herzen gehaltenen, factisch aber als Ei oder Samenleiter fungirenden braunen Schläuche der *Lingula*, *Terebratula* etc. den Schleifenkanälen der Anneliden entsprechen, hat schon *Gegenbaur* anerkannt; gleichzeitig aber hat dieser Zoologe auch darauf hingewiesen, dass die Nieren der übrigen Mollusken genau nach dem Typus derselben Organe gebaut

¹⁾ *Morse*. On the Systematic Position of the Brachiopoda. Proceed Boston Soc. N. H. Vol. XV. 1863.

und gelagert sind. Ich kann dies nach eignen Untersuchungen durchaus bestätigen und füge nur hinzu, dass die Segmentaltrichter da, wo sie sich in den Herzbeutel öffnen, bei *Tridacna* in ausgezeichnetster Weise an die Flimmertrichter der Anneliden erinnern, mehr als bei irgend einer andern Muschel. ·Trotzdem hat *Gegenbaur*, und gewiss mit Recht, die Mollusken so wenig, wie die Brachiopoden zu den Würmern gestellt; denn wenn auch die Segmentalorgane in entschiedenster Weise auf eine beiden Gruppen zukommende Urform hinweisen, so ist andererseits ihre Organisation in ihrer Gesammtheit doch wiederum eine so abweichend nach verschiedener Richtung hin ausgebildete, dass diese Abweichung ihren Ausdruck im Systeme finden muss. Auf die Larvenähnlichkeit aber ist gar kein Gewicht zu legen; denn die gleiche Form findet sich auch bei echten Mollusken, den Planarien, Echinodermen und manchen Coelenteraten: es ist eben die bilaterale Planula (oder Gastrula, wenn man will). Im Hinblick auf den Mangel aller Gliederung bei den ausgebildeten Thieren könnte vielleicht sogar die Ansicht aufgestellt werden, dass diese Mollusken direct aus den ungegliederten Urnienthieren, wie die Scoleciden, hervorgegangen seien; indessen glaube ich doch in manchen Verhältnissen die Andeutung zu finden, dass die Mollusken aus ursprünglich gegliederten Thieren wieder zu ungegliederten geworden sind durch eine Art rück-schreitender Metamorphose. Diese Thatsachen sind kurz folgende. Unter den Cephalophoren ist die Gattung *Chiton* durch eine Larve ausgezeichnet, welche ungemein stark an die eines Ringelwurms erinnert; dazu kommt die Segmentirung des Rückens, die auch noch in den Schalen angedeutet ist und die Entwicklung der Randstacheln nach dem Typus der Annelidenborsten ¹⁾). Unter den Opisthobranchien wiederholen sich die Leberstämme, die zu den Rückenanhängen gehen, oft sehr regelmässig paarweise, auch in den Genitalien ²⁾ ist bei *Tergipes* eine gegliederte Ausbildung zu erkennen. *Pneumodermon* hat, wie mancher Ringelwurm, eine Larve mit mehreren (3) Wimperringen; bei *Dentalium* endlich ist die Zahl der Wimperringe bis auf 6 gestiegen. Unter den Brachiopoden haben wieder *Thecideum* und *Terebratulina* eine Larve, welche derjenigen eines Ringelwurms äusserst ähnlich ist. Die Borsten aller Brachiopoden entwickeln sich genau wie die der Anneliden. Völlig entscheidend sind freilich die hier erwähnten Punkte nicht und es bleibt immerhin möglich, dass weitere Untersuchungen diese Hindeutungen auf einen früheren ge-

¹⁾ *Reincke*, Beiträge zur Bildungsgeschichte der Stacheln etc. im Mantelrande der Chitonen. Z. f. w. Z. Bd. 18. 1868. p. 305.

²⁾ *Bronn*, Bd. 3. Taf. LV. Fig. 9 u. 10.

gliederten Urzustand der Mollusken als ganz unwesentlich und die wirklichen Beziehungen zu den Scoleciden verhüllend erweisen werden.

In wie weit die Bryozoen hier an ihrer richtigen Stelle untergebracht sind, müssen weitere Untersuchungen lehren. Neuerdings nennt man sie Würmer, aber es ist in der That schwer, irgend eine Uebereinstimmung zwischen ihnen und den andern zu den Würmern gestellten Thieren zu finden. Sie haben keine Spur eines Gefässsystems¹⁾, ihr Körper weist keine Andeutung einer Gliederung nach, jede Spur des Urnierensystems fehlt hier vollständig, von einer Seitenlinie ist nichts vorhanden; für diesen Vergleich ist nur etwa die Gestalt des Tentakelkranzes anzuführen, da sich bei der entschieden zu den Gephyreen gehörenden *Phoronis* ein ganz ähnlicher findet. Aber dieser Tentakelkranz lässt in vielen Fällen eine deutliche Theilung in 2 symmetrische Hälften erkennen, welche der durch Mund, Darm, After und Ganglion bestimmten Sagittalebene entsprechen, also eine linke und eine rechte sind; die Larven (*Cyphonautes*) mancher Bryozoen ähneln durch ihre Schalen, Wimpersegel und Darm sehr denen der Mollusken; bei der merkwürdigen *Rhabdopleura Allman*²⁾, welche wunderbar genug unbeachtet geblieben zu sein scheint, finden sich an jungen Thieren wie an den Knospen zwei ursprünglich ziemlich grosse, links und rechts den Körper umhüllende Schalen, welche allmählig zu einem Rudiment, das aber immer deutlich sichtbar bleibt, verkümmern. Ich sehe hierin Anhaltspuncte genug, um einstweilen diese Thiere in der Nähe der eigentlichen Mollusken als eine allerdings eigenthümlich abweichende und daher selbstständige Classe stehen zu lassen.

Fast genau dasselbe, was ich eben für die Bryozoen gesagt habe, müsste ich für die Tunicaten wiederholen. Die Aehnlichkeit ihrer Larven mit denen der Trematoden würde, selbst wenn sie mehr als eine äussere wäre, nur Beziehungen zu den ungliederten Scoleciden andeuten; die Ausbildung einer dorsalen und ventralen Schale bei *Chevruceilius* und die gefässartigen Verlängerungen der Leibeshöhle in den Mantel hinein deuten sehr entschieden zu den Brachiopoden hin; andererseits fehlen ihnen die Urnieren gänzlich und das Organ, welches man bei Ascidien Niere nennt, hat gewiss nichts mit den Segmentalorganen zu thun. In dieser Beziehung entfernen sich also die Tunicaten sehr von den eigentlichen Mollusken und Brachiopoden. Andererseits lässt aber ihr Kiemenkorb, wie ich mit *v. Beneden* und *v. Baer* annehme, deutliche Beziehungen zu den Lamellibranchien namentlich erkennen, noch inniger aber ist er durch diesen mit dem

1) Nichtsdestoweniger stellt *Haeckel* sie zu seinen Blutthieren *Gastrea* p. 52.

2) *Allman*, Journ. Microsc. Soc. New Ser. Ac. XXXIII. p. 57. Pl. VIII.

Amphioxus verwandt, den ich als Repräsentant der *Acrania Haeckel* gänzlich aus der Nähe der Wirbelthiere zu entfernen für nöthig halte.

Die Gründe, welche für die innige Verwandschaft der Ascidien und Amphioxus sprechen, hier noch einmal anzuführen, dürfte überflüssig sein; sie sind aller Welt bekannt. Dagegen muss ich auseinandersetzen, warum ich den Amphioxus für kein Wirbelthier und nicht einmal für ein den Anneliden nahe verwandtes Thier ansehen kann. Dass die Bildungsweise des Rückenmarksrohrs nicht ausschlaggebend ist, habe ich schon oben auseinandergesetzt; bei der Forelle entsteht es nicht, wie bei Amphioxus und den übrigen Wirbelthieren, sondern genau so wie bei Anneliden das sogenannte Bauchmark. Die erste Anlage der Chorda des Amphioxus stimmt mit der bei den übrigen Fischen überein, aber sie entwickelt sich, wie man aus *Kossmann's* hübscher Untersuchung¹⁾ weiss, in ganz eigenthümlicher Art für sich weiter. Da nun die Möglichkeit noch offen liegt, dass auch die oben erwähnte Wurmchorda ursprünglich identisch sei in Structur mit derjenigen der Wirbelthiere und Amphioxus, so ist einstweilen auf ihre Anwesenheit bei den Letzteren kein besonderes Gewicht zu legen und dies um so weniger, als man einen Zellenstrang der Ascidien als Chorda bezeichnet, der nur in seiner Lagerung zu den benachbarten Organen der ersten Larvenformen, nicht aber einmal in seiner primitivsten Structur mit derjenigen der Wirbelthierchorda übereinstimmt. Dies aber ist der einzige scheinbar schlagende Character. Alle andern in gleichem Sinne etwa zu benutzende Verhältnisse beweisen nichts. Die Eintheilung der Musculatur in segmentale Abschnitte kommt auch den Anneliden zu, da die Septa bei diesen (vor Allem bei *Polygordius*) durchaus den allerdings etwas anders gerichteten Zwischenmuskelbändern der Fische entsprechen; bei dem *Ammocoetes* ist sogar ihre Richtung ziemlich übereinstimmend wie bei den Würmern. Der von *Rathke* entdeckte neben dem Abdominalporus mündende Hautcanal ist gewiss so wenig, wie die Seitenlinie der Nematoden dem Segmentalorgan zu homologisiren. Der Kiemenkorb endlich ist bei Wirbelthieren und Amphioxus übereinstimmend, zugleich aber kommt er in ganz gleicher Ausbildung bei Ascidien und dem *Balanoglossus* vor; er beweist also nichts.

Ueberwältigend aber ist die Menge der gegen diese Verwandschaft sprechenden Charactere. Beim Amphioxus fehlt das Urnierensystem vollständig, für alle übrigen Wirbelthiere ist es im höchsten Grade charakteristisch; die Segmentirung des Körpers ist in keiner Weise in Skelett-

¹⁾ *Kossmann*, Bemerkungen über die sogenannte Chorda des Amphioxus. Würzburger Verhandlungen. Neue Folge. Bd. VI. 1874.

theilen angedeutet, fehlt aber selbst den Petromyzonten nicht ganz; Gehirn und Rückenmark sind gar nicht zu unterscheiden, bei allen übrigen Wirbelthieren aber äusserst scharf von einander abgesetzt; sämtliche Gefässstämme pulsiren, wie bei den Würmern und ihr Verlauf stimmt ebenfalls mehr mit dem der wirbellosen Thiere; die Sinnesorgane sind ganz anders wie bei Wirbelthieren; die Larve ist eine freischwimmende Gastrula, welche keinem andern Wirbelthiere mehr zukommt; der Bau der Geschlechtsorgane ist ebenfalls vollständig abweichend von dem der Wirbelthiere. Alle diese Verschiedenheiten würde ich für wenig massgebend halten, wenn die Entwicklungsweise von Kiemenkorb, Nervensystem und chorda der Wirbelthiere in der That so ganz besonders typisch für diese wäre, wie man bisher freilich annahm; nun man aber erfahren hat, dass alle diese sogenannten typischen Eigenthümlichkeiten mehr oder minder übereinstimmend auch zahlreichen wirbellosen Thieren zukommen, und das Wichtigste, die Bildung des Rückenmarkrohrs, nicht einmal bei allen Vertebraten in gleicher Weise vor sich geht: nun gewinnen jene Abweichungen den Werth, den man ihnen bisher nicht beilegte, den nemlich differentieller Character, welche freilich mit Vorsicht zur Erkennung der Verwandtschaft benutzt werden müssen. Da scheint mir denn, dass dem Amphioxus sicherlich eine Nachbarstellung zu den Ascidien zukommt, wie ich das in dem Stammbaum auch ausgedrückt habe. Ob aber weitere Erkenntniss namentlich in der Entwicklungsweise der Thiere nicht beide zusammen noch einmal anderswohin bringen wird, als wo sie jetzt im allgemeiuen System nach meiner Anschauung stehen, lässt sich wohl erwarten, aber doch nicht mit Sicherheit voraussagen.

Ueberhaupt will der hier gemachte Versuch durch einen nach Darwin'scher Methode aufgestellten Stammbaum die Verwandtschaftsbeziehungen auszudrücken, nicht die Ehre beanspruchen, der einzig mögliche zu sein, er bezweckt nur zu zeigen, dass auch noch andere, als Gastraea-hypothesen möglich sind, und dass eine dieser andern sich mindestens ebenso gut, nein besser mit den Thatsachen der Entwicklungsgeschichte in Einklang setzt, als jene *Haeckel'sche*. Durch die Aufstellung desselben glaubte ich nicht das eigentliche System des Thierreichs bezeichnet zu haben, noch wollte ich es — denn dieses ist, als Ausdruck des jedesmaligen Standes der Wissenschaft, wandelbar und entwicklungsfähig, wie das Wissen selbst —; meine Absicht war nur, durch ihn auch die allgemeinsten Beziehungen der neu entdeckten Organe der Haie anzudeuten und scharf zu bezeichnen, so wie sie sich grade mir in diesem Augenblicke als Folgerung ergeben, um so zu verhüten, dass die Entdeckung in gleichem Sinne von anderer Seite benutzt und dieser als Eigenthum zugeschrieben werde.

V. Rückblicke und Aussichten.

In dem hier mitgetheilten Stammbaum ist mit Entschiedenheit ein Schritt gethan, welcher einmal über kurz oder lang gethan werden musste: die Classe (oder Kreis) der Würmer ist völlig aufgelöst worden. Im Grunde genommen hat wohl kein Zoologe sie für eine den übrigen Classen durch die Gesamtheit und den Zusammenschluss ihrer Charactere als gleichberechtigt gegenüberzustellende angesehen. *Claus* sagt in seiner Zoologie (2. Auflage p. 252, 53): „Es ist allerdings nicht zu verkennen, dass die höheren Würmer mit segmentirtem Leibe ihrer Organisation und Entwicklung nach zu den Arthropoden in naher Beziehung stehen. . . . Dennoch aber erscheint es aus mehrfachen Gründen gerechtfertigt, beide Thiergruppen vorläufig als Typen zu sondern. . . . Angesichts dieser Verhältnisse und bei der bunten Mischung von Formen, die man als Würmer in einem gemeinsamen Typus zu vereinigen augenblicklich für das Wichtigste halten muss, wird man um so grösseren Werth auf ein durchgreifendes gemeinsames Merkmal zu legen haben, aber sich vergebens nach einem solchen umsehen. Denn weder der für zahlreiche Wurmclassen allerdings in hohem Grade charakteristische als sog. Wassergefässsystem auftretende Excretionsapparat, noch die Gestaltung des Hautmuskelschlauches kann als eine besondere und durchgreifende Einrichtung bezeichnet werden.“

Wenn aber Allerlei nicht zusammengehört, warum stellt man dies Allerlei dennoch zusammen? In *Claus'* Lehrbuch ist kein Wort zu finden, aus dem die innere Berechtigung der Vereinigung von Platyhelminthes, Nemathelminthes, Bryozoa, Rotatoria, Gephyrei, Annelides und Entero-pneusti hervorginge.

Auch *Gegenbaur* löst in seiner anatomischen Zoologie (sog. vergleichenden Anatomie) den Kreis der Würmer nicht auf, ja er bringt ausser den eben nach *Claus* aufgeführten Classen nun auch noch die Tunicaten mit in dieses Gewirre von Thierformen hinein. Aber auch ihm gelingt die Charakteristik des Kreises nicht, auch ihm entschlüpft das Geständniss, es enthalte derselbe (l. c. p. 156) „weniger in einen gemeinsamen Typus abgeschlossene und auseinander ableitbare Reihen von Organisationszuständen, als unter sich nur in geringerem Masse verbundene und zuweilen sogar vollständig isolirte Formen“. Dies Geständniss ist kostbar: *vollständig isolirte Formen* d. h. also unter sich durch gar keine Verwandtschaftsbeziehungen verbundene Thiere werden doch zusammengestellt, statt für sich den gleichwerthigen Gruppen gegenüber gestellt zu werden. Nach meiner Ueberzeugung wäre das bessere Mittel zur Förde-

rung einer tiefer eindringenden Erkenntniß des Zusammenhanges die zeitweilige Trennung bestimmt unterscheidbarer Kategorien, natürlich nur auf so lange, als diese Trennung durch den noch mangelnden Einblick in die Verwandtschaft gerechtfertigt wäre.

Bei *Gegenbaur* finden wir indessen einen Satz, welcher trotzdem diese Vereinigung heterogener Formen zum Typus der Würmer rechtfertigen soll. Er sagt (l. c. p. 156): „Keine Abtheilung führt leichter zur Einsicht in das Verhältniss der gegenwärtigen Entwicklungsperiode thierischer Organisation, als die der Würmer. Sie zeigt uns neben grossen und reichen durch enge Verwandtschaft verknüpften Formenreihen sehr viele fremdartige Einzelzustände als nicht weiter differenzirte Formen, die durch ferner fortgesetzte Differenzirung der ursprünglichen verwandten mit diesen nur undeutliche Verbindungen zeigen.“

Ich muss gestehen, dass ich mich vergebens plage, aus diesem Satz den logisch nothwendigen, von *Gegenbaur* ohne Zweifel beabsichtigten Schluss herauszuconstruiren. Neben den „grossen und reichen durch enge Verwandtschaft verknüpften Formenreihen“ finden sich „sehr viele Einzelzustände als nicht weiter differenzirte Formen“ — soll das wohl heissen: einzelne Thiere (oder Gruppen), welche in ihrem fremdartigen Einzelzustand als nicht weiter differenzirte d. h. also ihrem besonderen ursprünglichen Typus treugebliebene Formen anzusehen sind? Gleich darauf verbindet er mit ihnen wieder den Adjectivsatz, „die durch ferner fortgesetzte Differenzirung der ursprünglichen verwandten mit diesen nur undeutliche Beziehungen zeigen“. Bezieht sich diese „ferner fortgesetzte Differenzirung“ auf die nachfolgenden „ursprünglichen verwandten?“ ich muss dies annehmen, obgleich sprachlich die Beziehung auf ein Wort des vorhergehenden Satzes genommen wurde. Kurz, ich weiss nicht, ob ich den gewollten Sinn richtig treffe, indessen glaube ich es, wenn ich den ganzen Satz so umschreibe: „Sie zeigt uns neben grossen durch enge Verwandtschaft unter sich verknüpften Formenreihen sehr viele unter sich isolirte wenig hoch ausgebildete Formen, welche durch Differenzirung einer oder mehrerer verwandter noch einfacherer Urformen entstanden sind und nur noch undeutlich die ursprüngliche Verbindung mit diesen letzteren erkennen lassen“. Ist diese Uebersetzung richtig, so wollte *Gegenbaur* offenbar sagen: der Typus (Kreis) der Würmer ist deswegen für die Gewinnung der „Einsicht in das Verhältniss der gegenwärtigen Entwicklungsperiode thierischer Organisation“ so wichtig, weil in ihm alle diejenigen Thiere vereinigt werden, welche einerseits zu den andern in sich geschlossenen Kreisen (der Wirbelthiere, Mollusken, Gliederthiere, Echinodermen) in gewisser deutlich erkennbarer Beziehung stehen, ohne doch streng zu

ihnen zu gehören, und welche andererseits durch den vollständigen Mangel aller solcher Beziehungen auf allèrdings gänzlich unerkannte und vielleicht selbst unerkennbare Urformen hindeuten. Noch kürzer ausgedrückt: im Kreis der Würmer hat man diejenigen Formen zu suchen, aus welchen die verschiedenen in sich geschlossenen grossen Gruppen oder isolirte Einzelformen zu erklären sein werden.

So lange nun freilich der Versuch nicht gemacht werden konnte, diese Urformen zu construiren, so lange konnten für die Zusammenfassung ganz heterogener Thiergruppen in einen Typus gewisse Zweckmässigkeitsgründe angeführt werden. Ich meinestheils ziehe freilich in allen solchen Fällen vor, auch äusserlich die scheinbaren oder wirklichen Gegensätze möglichst schroff hervorzuheben, weil durch strenge Gliederung die Gefahr der verschwommenen Auffassung vermieden wird. Wenn man jetzt argumentirt, aus diesen und diesen Gründen gehöre dies oder das Thier zu den Würmern, so verständigt man sich doch nie, weil der Eine dabei mehr an diese, der Andere an jene Würmer denkt; und so gut, wie *Morse* die Brachiopoden zu ihnen stellen konnte, so gut könnte ich den Ausspruch jetzt rechtfertigen, auch die Haie seien Würmer. Scharfes Bezeichnen der Gegensätze verhindert wenigstens zum Theil die Möglichkeit solcher Unklarheiten; ich habe desswegen auch schon seit Jahren in meinen Vorlesungen den Kreis der Würmer in mehrere Kreise (Classen) aufgelöst, ohne mich dabei viel um die Frage zu kümmern, welcher Art denn nun die Urformen dieser Thiere gewesen sein, welche Verwandtschaftsbeziehungen zu andern noch etwa aufgedeckt werden möchten. †

Ganz anders aber liegt, wie mir scheint, die Sache jetzt. Durch die Entdeckung der Segmentalorgane bei Haien wird eine Vergleichung der Anneliden und Vertebraten ermöglicht, welche alle rein gegliederten Thiere miteinander in nächste verwandtschaftliche Beziehung setzt und sie den ungegliederten Formen als einer andern Entwicklungsreihe gegenüberstellt; es werden dadurch die einfachen ungegliederten Platyhelminthen beiden Reihen gegenüber ebenfalls in das rechte Licht gesetzt, nämlich zu Formen gestempelt, in welchen die der gemeinschaftlichen Urform am Nächsten kommenden Thiere zu erkennen sind. Dadurch aber, dass die Plattwürmer in diese verwandtschaftliche Beziehung theils zu den Mollusken etc. theils zu den höheren Gliedertieren gebracht werden, wird auch eine Auflösung des Typus der Würmer unbedingt nothwendig.

Eine weitere Frage ist freilich, wohin man denn nun die bisher ausser Ringelwürmern und Plattwürmern zu den Würmern gestellten Thiere zu bringen haben wird, und ob der Platz, den ich ihnen an verschiedenen Stellen des Stammbaumes angewiesen habe, in der That der richtige sei.

Hier ist allerdings noch Vieles sehr unklar. Redensarten wie die z. B. dass den Chaetognathen und Rundwürmern wahrscheinlich eine gemeinsame Ausgangsform zu Grunde läge, nützen nichts, so lange man diese nicht zu bezeichnen vermag. Nur sorgfältige Untersuchungen mit bestimmter Fragestellung können uns weiter führen. Dass aber die hier vorgetragene Anschauung, welche den Ausgangspunct der höheren Metazoen (unter Ausschluss der Echinodermen und Polypen) in einem der Amme von *Cercaria macrocerca* etwa ähnelnden Urnienthier mit Leibeshöhle und mit oder ohne Darm sieht, in dieser Richtung des Ausblicks auf weitere Untersuchungen nicht Unerhebliches zu leisten vermag, glaube ich hier zum Schlusse noch durch Formulirung der wichtigsten sich aus ihr als Folge ergebenden Fragen darlegen zu sollen.

Bei den Wirbelthieren wirft sich zunächst die Frage auf, wie weit sich die Spuren der Segmentalorgane werden verfolgen lassen und als fast ebenso wichtige, ob das gegliederte Rückenmark der Triglen und *Orthogoriscus* sich auch in Bezug auf die Vertheilung der Ganglienzellen und Nervenfasern mit der Ganglienkette der Anneliden wird vergleichen lassen.

Bei den Anneliden hätte man vor Allem die Entwicklung der sogenannten Wurmchorda zu untersuchen, zur Entscheidung der Frage, ob es in der That eine Chorda sei. Die Entstehung der Genitalien, namentlich der Ausführungsgänge, z. B. bei Regenwürmern und Blutigeln, die Bildungsweise des Gehirns, die Möglichkeit eines Vergleiches der letzteren mit den Spinalganglien der Vertebraten wären zu untersuchen. In Bezug auf diesen letzteren Punct will ich hier hervorheben, dass *Schneider* ¹⁾ schon von einem durch Commissuren des N. hypoglossus und trigeminus gebildeten Schlundring bei Wirbelthieren spricht. Die Möglichkeit, dass es tubicole Würmer gäbe mit einem nach Art desjenigen von *Balanoglossus* gebildeten Kiemenkorb wäre in's Auge zu fassen; in Verbindung damit wäre das Gefässsystem derselben im Auge zu behalten, um noch engere Anknüpfung an das Verhalten des venösen Herzens der Fische zu gewinnen, als so schon deutlich genug zu erkennen ist.

Im Anschluss hieran wären die Nematoden namentlich mit Rücksicht auf die Entwicklung ihres Seitenlinienanal-systems und auf etwa sich ergebende Anschlüsse an die ausführenden Abschnitte der Annelidensegmentalorgane zu untersuchen. Da diese letzteren Einstülpungen des Ectoderms sind und die Seitenlinie wohl auch demselben angehört, so sind Beziehungen zwischen beiden nicht unwahrscheinlich. Damit wäre aber

1) Tageblatt der 45. Vers. der Naturforscher zu Leipzig. 1872. p. 189.

natürlich nicht die Identität der Seitenlinien und der Segmentalorgane erwiesen. An eine solche kann ich noch aus einem andern Grunde nicht glauben. Einmal sind in Bezug auf ihren Entstehungsort die Urnieren der Mollusken und der Blutigel mit den Seitenlinien zu vergleichen, nicht aber mit der Urniere der Wirbelthiere oder der bleibenden Niere der Anneliden. Zweitens halte ich es nach allerdings ganz unabgeschlossenen Untersuchungen für nicht unmöglich, dass das Canalsystem, das man bei Fischen als Seitenlinien kennt, den Seitenlinien der Nematoden morphologisch vergleichbar sei: Verhältniss zu den Seitennerven, Entstehung aus dem Ectoderm und die Beziehung zu der Musculatur scheinen dies wohl zu gestatten, auch bei Haifischembryonen liegt dieser Seitencanal so, dass er einem bindegewebigen die dorsale von der ventralen Musculatur trennenden Raum angehört. Diesen Punet hoffe ich in nächster Zeit zum Abschluss zu bringen.

Der enge Anschluss der Gliederthiere an die Gliederwürmer rechtfertigt die Frage, ob nicht bei jenen auch Spuren der Segmentalorgane zu finden seien. *Gegenbaur* will ihnen die grüne Drüse der Astaciden, die Schalendrüse mancher andrer Crustaceen vergleichen (l. c. p. 444); den strengen Nachweis morphologischer Identität hat er nicht geliefert. Sehr viel wahrscheinlicher dünkt mir die Uebereinstimmung der Tracheen und der Segmentalorgane. Jene Organe der Crustaceen sind reine Hautdrüsen, wenigstens zum Theil; sie würden sich also auch nur, wenn überhaupt, den Ausführungsgängen der Segmentalorgane vergleichen lassen. Bei den Tracheen aber kommt zu dem durch Einstülpung von der Epidermis her sich bildenden Abschnitt (Stigmen und Haupttracheenstämme) noch der aus den Imaginalscheiben des mittleren Keimblattes sich bildende Theil; die Verbindung mit dem Fettkörper und die Entstehung von Tracheen aus diesem zeigt die Uebereinstimmung; dazu kommt endlich die gleiche Lagerung am Körper und die mitunter sehr regelmässige Wiederholung in den einzelnen Segmenten. Auch die Function spricht nicht dagegen; die Tracheen bilden ebenso gut ein Excretionsorgan, wie die Segmentalorgane der Würmer, da sie Kohlenensäure ausscheiden.

In Bezug endlich auf diejenigen noch lebenden Würmer, welche ich einstweilen bei den Annulaten gelassen habe, doch aber nicht ungern als besondere Classe enthaltend die Enteropneusti und die Nemertinen von ihnen abtrennte, wird man zunächst nach Segmentalorganen und dann nach Spuren einer Chorda zu suchen haben. Bei der sehr geringen Kenntniss von der Entwicklung dieser Thiere kann es nicht Wunder nehmen, wenn wir bis jetzt noch keinen Anhalt für ihr Vorhandensein haben; andererseits gibt uns die Thatsache, dass bei sehr vielen Tunicaten niemals

eine Chorda auftritt, ja selbst bei gewissen Ascidien (Molgula) fehlen kann, die Hoffnung, solche doch noch einmal irgendwo, z. B. grade in den ersten Entwicklungsstadien des Balanoglossus aufzufinden.

Diese Hinweise auf die für die gegliederten Urnierenthiere sich ergebenden Fragen mögen hier einstweilen genügen. Sie deuten die manichfachen Richtungen an, in welchen, wie ich glaube, sicherer Erfolg durch sorgfältige Untersuchungen zu hoffen ist; zugleich bestimmen sie die Richtschnur für die Fortsetzung der eigenen Untersuchungen, über die allgemeinen Verwandtschaftsbeziehungen der von mir aufgestellten 13 Classen (Kreisen) der Metazoen.

Würzburg, 4. August 1874.

Figurenerklärung.

Die gleichen Buchstaben bedeuten überall die morphologisch einander entsprechenden Theile.

- a.* — aorta
- c. a.* — Canal zum Abdominalporus
- ch.* — chorda
- hyp.* — hypochordaler Strang
- v. c.* — venae cardinales u. vena caudalis
- u.* — Urnierengang (Eileiter des Weibchens oder Harnleiter des Männchens)
- tu.* — Tubenöffnung des Urnierenganges
- s. tr.* — Segmentaltrichter
- s. g.* — Segmentalgang
- s. u.* — secundärer Urnierengang oder Harnleiter des Weibchens (fehlt dem Männchen)
- tr.* — Darm
- t.* — Hoden
- p. t.* — epigonales Organ
- g.* — Genitalfalte
- m.* — Mesenterium
- x* — intermediäre Zellgruppen des Vorderendes
- y.* — problematischer Zellenstrang des Hinterendes
- s. gl.* — Drüsentheil des Segmentalorgans.

Tafel III. *Acanthias vulgaris*.

- Fig. 1—8. Erster weiblicher Embryo von 2,7 Ctm. Länge. Vergrößerung 90fach.
- Fig. 1. 3ter Schnitt von vorn, links ist die Tubenöffnung getroffen, rechts der Urnierengang im Schliessen begriffen.
- Fig. 2. 4ter darauf folgender Schnitt.
- Fig. 3. 7ter Schnitt.
- Fig. 4. 9ter Schnitt.
- Fig. 5. 11ter Schnitt.
- Fig. 6. 12ter Schnitt.
- Fig. 7. 14ter Schnitt
- Fig. 8. 24ter Schnitt.
- Fig. 9—12. Zweiter weiblicher Embryo von 9 Ctm. Länge. Vergrößerung 45fach.
- Fig. 9. 1ter Schnitt vor dem After.
- Fig. 10. 2ter Schnitt vor dem After.
- Fig. 11. 3ter Schnitt vor dem After. (Der folgende Schnitt auf nächster Tafel.)
- Fig. 12. 9ter Schnitt vor dem After.

Tafel IV. Fig. 13—20. *Acanthias vulgaris*.

- Fig. 13—15. Zweiter weiblicher Embryo von 9 Ctm. Länge. Vergrößerung 45fach.
- Fig. 13. 4ter Schnitt vor dem After.
- Fig. 14. 10ter Schnitt vor dem After.
- Fig. 15. 13ter Schnitt vor dem After.
- Fig. 16. Schematisirter oberflächlicher Flächenschnitt des männlichen Embryo's von 24 Ctm. Länge, zu Fig. 20 gehörig.
- Fig. 17. Schematisirter oberflächlicher Flächenschnitt eines weiblichen Embryo's von 24 Ctm. Länge.
- Beide Abbildungen sind nach in Canadabalsam aufbewahrten Präparaten gemacht, aber absichtlich schematisch gehalten.
- Fig. 18. Zu Fig. 13 gehörig; links vom Segmentalgang die vom inneren Harnleiter s. u. sich abzweigenden Canäle zur Urniere. Vergrößerung 120fach.
- Fig. 19. Wimperepithel aus dem Segmentaltrichter. Vergr. 300fach
- Fig. 20. Vordertheil des männlichen Embryo's von 24 Ctm. Länge (das Hintertheil ist als Demonstrationsobject in der Sammlung des zoologisch-zootomischen Instituts aufgestellt).
- t. Hoden.
- p. t. Nebenhoden.

Fig. 21—24. *Scyllium canicula*.

Fig. 21—23. Weiblicher Embryo von 2,4 Ctm. Länge.

Fig. 21, 22. Zwei aufeinander folgende Schnitte in der Genitalregion. Vergröss. 45fach.

Fig. 23. Stück eines anderen hinter der Genitalregion, um das Cylinderepithel deutlicher zu zeigen, mit beginnender Windung des Segmentalganges; die Cardinalvene hat ein sehr weit gestrecktes Plattenepithel. Vergröss. 120fach.

Fig. 24. Männlicher Embryo von 6 Ctm. Länge. Vergröss. 45fach. Der Schnitt entstammt dem vorderen Dritttheil des Körpers.

t. Hode.

s. g. Segmentalgang.

u. Urnierengang.

s. gl. Urniere oder Segmentaldrüse.

Tafel V. Fig. 1 u. 2. *Euaxes*, Durchschnitt des Keimes nach *Kowalevsky*; das mittlere Blatt ist roth, das Darmdrüsenblatt braun.

Fig. 1. *r* Rückenrinne

x Zellenmasse, aus welcher möglicher Weise die Wurmchorda wird

ect. Ectoderm, noch ohne Sonderung der Anlage des Nervensystems.

Fig. 2. Die Rückenrinne ist verschwunden. Vom Ectoderm (*ect*) hat sich das Nervensystem (*n*) als solider Zellenstrang gesondert.

Fig. 3 u. 4. Forelle, Copien nach *Oellacher*, Färbung wie vorhin. In Fig. 3 ist die Rückenrinne vorhanden, mit dem Ectoderm steht der Axenstrang (*ax*) in Verbindung, aus dem sich allmählig die Chorda und das Nervensystem ebenso sondern, wie vorher bei *Euaxes* direct vom Ectoderm. In Fig. 4 ist die Furchenbildung des Urnierenganges aus dem mittleren Keimblatt zu erkennen.

Fig. 5 u. 6. Schematische Darstellung der typischen Organisation eines Haifischembryos.

Fig. 7 u. 8. die eines Ringelwurms. Durch die gleiche Färbung und Strichelung sind die einander entsprechenden Theile bezeichnet; in den Flächenbildern sind Darmcanal und Bauchgefäß weggelassen, um das Rückengefäß, die Aorta, zeigen zu können.

a. Aorta, bei dem Wurm das sogenannte Bauchgefäß

s. tr. Segmentaltrichter

s. gl. Segmentaldrüse

u. Urnierengang (nur bei Wirbelthieren vorhanden?)

c. b. Excretionsblase (nur bei Anneliden vorkommend)

g. Genitalfalten.

76 SEMPER: Die Stammesverwandschaft der Wirbelthiere u. Wirbellosen.

s. Seitenlinie.

s. p. Septum (bei Würmern) ligamentum intermusculare bei Haien.

m. Musculatur

ch. Chorda

n. Nervensystem

tr. Darm

v. venöses Bauchgefäß bei Würmern, Herz (bei Haien)

ch. s. Chordascheide, bindegewebig bei Würmern, knorpelig bei Haien.

Fig. 3

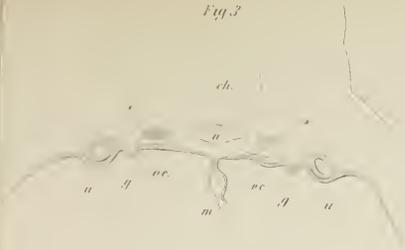


Fig. 2

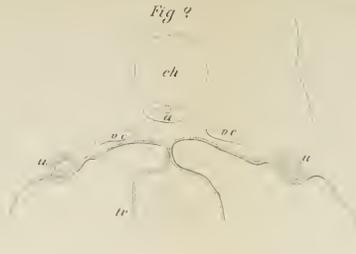


Fig. 1



Fig. 6



Fig. 5



Fig. 4



Fig. 12



Fig. 8

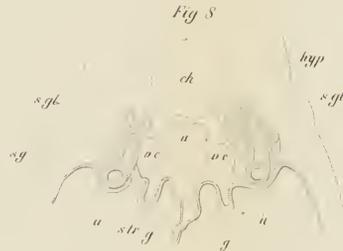


Fig. 7

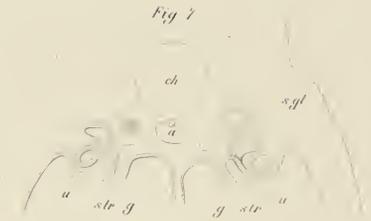


Fig. 11

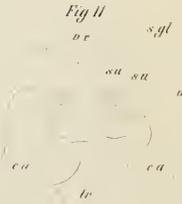


Fig. 10



Fig. 9



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologisch-Zootomischen Institut in Würzburg](#)

Jahr/Year: 1875

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Semper Carl Gottfried

Artikel/Article: [Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. 25-76](#)