

Die Stammesverwandtschaft der Mollusken.

Ein Beitrag zur Phylogenie der Tiere.

Von

Johannes Thiele.

Allgemeine phylogenetische Grundsätze.

In den letzten Jahrzehnten sind phylogenetische Probleme von zahlreichen Zoologen erörtert worden, und es ist unbestreitbar, daß wir seit den ersten einschlägigen Versuchen in der Kenntnis der verwandtschaftlichen Beziehungen der Tiere erheblich weiter gekommen sind. Trotzdem sind viele dieser Erörterungen gar sehr dazu angethan, solche Bestrebungen in Mißkredit zu bringen; wird doch häufig von zwei Tiergruppen bald die eine, bald die andere für die Elternform erklärt, so daß es scheinen möchte, als gäbe es gar keine Kriterien für die Entscheidung stammesgeschichtlicher Fragen. Die subjektive Meinung spielt sicherlich eine zu große Rolle, es fehlt an allgemein anerkannten Ausgangs- und Anknüpfungspunkten, man stellt sich oft die Stammesentwicklung in einer merkwürdig komplizierten Weise vor, und so läßt denn der heutige Stand unserer phylogenetischen Erkenntnis an Klarheit recht sehr viel zu wünschen übrig.

Es scheint mir sicher, daß die Erörterung stammesgeschichtlicher Probleme nur einen Weg gehen darf, denselben, welchen die Natur gewählt hat, um die ganze gewaltige Mannigfaltigkeit der Lebewesen zu erzeugen. Sollte es hier nicht möglich sein, Grundsätze zu finden, nach welchen die Phylogenie der Tiere fortgeschritten ist, Grundsätze, welche allgemein anerkannt werden müssen als Unterlage aller Spekulation über die Entwicklung der Tierstämme? Ich halte es für sehr wichtig, über solche Grund-

sätze Klarheit zu schaffen und ihrer eine möglichst große Zahl ausfindig zu machen, um durch sie von recht vielen Seiten eine Beleuchtung der dunklen Punkte zu erzielen. Es ist dazu sicherlich das Zusammenwirken vieler Kräfte erforderlich, indessen soll hier ein Anfang gemacht werden, eine Anzahl allgemeiner Grundsätze zusammenzustellen, welche an sich nicht neu, aber zum Teil gewiß wenig oder gar nicht bei der Erörterung der so interessanten Fragen aus der Stammesgeschichte in Anwendung gekommen sind.

Einer dieser Grundsätze freilich macht eine Ausnahme, er ist mit mehr oder weniger glücklichem Erfolge oft angewendet worden, ich meine das biogenetische Grundgesetz. Trotz seiner unzweifelhaften Richtigkeit ist dasselbe doch wiederholt Ursache grober Irrtümer gewesen, hauptsächlich weil man auf ihm allein fußend Ähnlichkeiten zwischen Larven und finalen Zuständen hat auffinden wollen, welche als Homologien gedeutet wurden, statt als bloße Analogien, weil man lediglich gewisse ontogenetische Verhältnisse berücksichtigte und nicht danach fragte, ob die vergleichende Anatomie zu denselben Ergebnissen führt.

Die Ontogenie kann uns ebensowenig ein vollständiges Bild der Phylogenie geben, wie die Anatomie oder ein anderer Zweig der zoologischen Wissenschaft für sich allein, es müssen vielmehr, soweit das praktisch irgend durchführbar ist, alle Disziplinen mitsprechen. Deshalb halte ich es für durchaus verwerflich, wenn man behauptet hat, die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie brauchten gar nicht mit denen der Entwicklungsgeschichte übereinzustimmen, da die letztere allein ganz sichere Resultate liefere. Das Verhältnis dieser beiden Hauptzweige der Morphologie ist derart, daß die vergleichende Anatomie den Fortschritt der höheren Form, die Ontogenie den zurückgelegten Weg, freilich meist nur teilweise und in unklarer Art, erläutert. In verschiedenen Fällen kann bald die eine, bald die andere von größerer Wichtigkeit sein, die Anatomie dann, wenn durch Zwischenformen die Kluft zwischen den zu vergleichenden Gruppen in genügendem Maße ausgefüllt ist, die Ontogenie, wenn das nicht der Fall ist, wenn eine Tiergruppe so von anderen verschieden ist, daß die vergleichende Anatomie keine sicheren Anknüpfungspunkte gewährt. Immer müssen aber die Ergebnisse beider in vollstem Einklange stehen. Das paläontologische Archiv verweigert ja leider jede Auskunft über den Zusammenhang der verschiedenen Tierstämme.

Während das biogenetische Grundgesetz in erster Linie in der entwicklungsgeschichtlichen Forschung Anwendung finden muß, sind andere Grundsätze hauptsächlich von der vergleichenden Anatomie zu gebrauchen. Eine Anzahl von Gesetzen, welche in kleineren Formenkreisen Giltigkeit haben, sind von geringerem allgemeinem Interesse; dagegen giebt es auch solche von grösserer Wichtigkeit, die sich über die ganze Entwicklungsreihe der Tiere ausdehnen, wenn sie auch natürlich nicht überall zur Geltung kommen und manchmal wie die meisten Grundregeln Ausnahmen erleiden mögen.

In erster Reihe steht das folgende Gesetz: Mangel an Centralisation der Organe ist ein Kennzeichen primitiver Zustände.

Das scheint mir aus der Art der Entstehung der Organe in Folge einer Teilung der Arbeit hervorzugehen. Die einzelligen Wesen (Flagellaten), aus deren Kolonien die Metazoen, wie wir noch weiterhin erörtern werden, hervorgegangen sein dürften, haben vermöge der Eigenschaften des Protoplasmas eine Reihe von Verrichtungen, welche in den Kolonien gleichmäßig von allen Individuen versehen werden. Nur das Fortpflanzungsgeschäft kann schon auf bestimmte, von vornherein differente, aber nicht an einzelne Orte gebundene Zellen beschränkt sein; die Sonderung der Keimzellen von den somatischen Zellen ist daher die erste, welche wir in der phylogenetischen Stufenreihe der Organismen beobachten können. Das ist ein in mancher Hinsicht noch nicht genügend beachteter Umstand.

Die somatischen Zellen haben die ganze Reihe der übrigen Verrichtungen zu versehen; sie haben, soweit von Flagellaten überhaupt Nahrung aufgenommen wird, das zu besorgen, sie müssen durch ihre Geißeln für Lokomotion sorgen, sie müssen unbrauchbare Stoffe ausscheiden, sie müssen die Gallerte liefern, in der sie stecken, und sie sind sensibel und kontraktile.

Alle diese Eigenschaften werden jedenfalls auch die ältesten Metazoen besessen haben, ohne daß für die einzelnen Verrichtungen schon besondere Organe existierten, die letzteren haben sich eins nach dem andern allmählich ausgebildet. Eins freilich, das erste Organ der Metazoen, unterscheidet diese von den Flagellatenkolonien und muß daher als Charakteristikum schon der ältesten Metazoen angesehen werden, es ist eine verdauende Cavität. Daß diese zuerst ein einfacher Sack gewesen ist, halte ich für weniger

wahrscheinlich, als daß ursprünglich ein unregelmäßiges Hohlraumssystem das Innere der Kolonie eingenommen hat. Dadurch wurde die Nahrungsaufnahme, wenn auch nicht mit einem Schlage, auf die Zellen, welche den Hohlraum auskleideten, beschränkt, und diese verloren nach und nach die Fähigkeit zu anderen Verrichtungen. Weiterhin wurden auch diese auf verschiedene Individuen verteilt; teils entstanden dadurch die Sekrete und Exkrete liefernden Drüsenzellen, teils wandelten sich die Zellen in sensible Sinnes- und rein motorische Geißelzellen um, während andere sich mit benachbarten durch Fortsätze verbanden und in kontraktile Elemente oder auch in reizleitende Ganglienzellen übergingen.

So ist die ganze Summe der angeführten Organe von Metazoen in unmittelbarem Anschluß an die Verrichtungen des Protozoenleibes entstanden. Das ist gewiß klar, vielleicht selbstverständlich; trotzdem will ich diesen Satz hervorheben, weil aus ihm hervorgeht, daß die Urmetazoen schon alle genannten Funktionen von den Flagellatenkolonien ererbt haben und sie daher nicht erst zu erwerben brauchten. In der Klasse der Cölenteraten giebt es in der That keine Organe für weitere Verrichtungen, erst in höheren Tiergruppen treten solche auf. Am wichtigsten unter diesen sekundären Organen sind die vermutlich miteinander entstandenen Respirations- und Cirkulationsapparate. Eine bedeutende Rolle spielt auch die Leibeshöhle der meisten Bilaterien.

Es sind also zunächst alle Verrichtungen auf alle Zellen verteilt, von einem Organ ist noch keine Rede, noch weniger von einer Centralisation. Weiterhin sind die Organe bei ihrer ersten Entstehung über den ganzen Körper verbreitet; auch dann ist noch kaum eine Spur von Centralisation vorhanden, während die Arbeitsteilung schon begonnen hat. Erst wenn die Organe bestimmte Stellen im Körper erhalten, regelmäßige Formen annehmen und sich durch weitere Arbeitsteilung mehr vervollkommen, erst dann wird der ganze Organismus nach und nach centralisiert und zu einem einheitlichen Individuum höherer Ordnung, einem Zellenstaate, erhoben. Dieser Vorgang schreitet sehr allmählich weiter, und noch bis in die höchsten Tierkreise kann man an einigen Organen eine progressive Centralisation beobachten.

Die Hauptbedeutung des genannten Satzes liegt darin, daß man an seiner Hand in der Regel ziemlich sicher primitive Zustände von Rückbildungserscheinungen zu unterscheiden vermag.

Ein paar Beispiele mögen hier Platz finden. Man hat früher die Mollusken von Bryozoen herleiten wollen. Abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit in physiologischer Hinsicht, daß aus den festsitzenden und Kolonien bildenden Bryozoen sich die meist freibeweglichen Mollusken herausbilden sollten — eine Aehnlichkeit mit dem Verhältnis zwischen Polypen und Medusen liegt sicher in keiner Weise vor —, davon und von manchen anderen Punkte abgesehen, zeigen die Bryozoen eine viel größere Centralisation ihrer Organe als viele Mollusken, und daher können diese auf keinen Fall als Nachkommen jener angesehen werden. Es ist unmöglich, das Nervensystem eines Chiton oder einer Muschel von dem einer Bryozoe abzuleiten. Ebenso wenig können die Mollusken oder die Anneliden von Rotatorien abstammen, weil auch diese höher centralisirt sind als jene; man müßte außerdem die Neubildung einer ganzen Anzahl von Organen in einer wenig verständlichen Art voraussetzen.

Eine interessante Anwendung findet das angegebene Gesetz in der Frage nach der Abstammung der Chordaten und Vertebraten.

Danach steht im Nervensystem Amphioxus der Urform am nächsten, weil nach STEINER (37) der Neuralstrang und „der Leib des Amphioxus — aus lauter gleichwertigen Metameren“ besteht, worin sich im Vergleich zu Tunikaten und Vertebraten die größte Decentralisation ausdrückt. Bei diesen ist am Vorderende infolge der Ausbildung der Sinnesorgane am Kopfe eine Centralisation eingetreten. Es ist ebenso unmöglich, das Nervensystem des Amphioxus von demjenigen der Tunikaten wie von dem der Vertebraten abzuleiten. Da nun höhere Sinnesorgane bei Amphioxus fehlen, die, wie gesagt, die Veranlassung zur Centralisation am Vorderende abgegeben haben, da dieselben bei Tunikaten und Vertebraten ganz anders gebaut sind als die entsprechenden anderer Tiergruppen, und da endlich das Nervensystem von Chordaten durchaus einheitlich angelegt wird, was bei Anneliden und deren Verwandten nicht der Fall ist, und es doch auch in der That keine Spur einer Durchbohrung vom Schlunde zeigt, die man durchaus hat auffinden wollen, so halte ich es für das einzig Mögliche, anzunehmen, daß die Sinnesorgane am Kopfe erst von den Chordaten erworben, diejenigen ihrer Vorfahren dagegen mit den dazugehörenden Ganglien verschwunden sind. Was diese Vorgänge bedingt hat, ist die Annahme der schwimmenden Lebensweise, verbunden mit einer Umkehrung des Körpers, so

daß die frühere Ventralseite nach oben gewendet wurde. Wir brauchen dann nur eine geringfügige Verschiebung des Mundes anstatt der höchst unwahrscheinlichen Neubildung anzunehmen. Das einheitliche Nervensystem des Amphioxus entspricht sehr gut dem ventralen Teile desselben bei manchen Wirbellosen, namentlich der Bauchrinne von *Proneomenia* nebst den beiden ventralen Nervensträngen, welche sich mit dem epithelialen Teile vereinigt und später zu einem Kanale abgeschnürt haben. Daß „eine auffallende Aehnlichkeit zwischen dem Verhalten des neurenterischen Kanals bei den Wirbeltieren und demjenigen des Blastoporus und der Bauchrinne — von der Larve von *Chiton*“ besteht, hat schon BALFOUR (1, Bd. II, p. 291 Anm.) hervorgehoben, und dieser Rinne der *Chiton*larve entspricht die bleibende von *Proneomenia* vollkommen.

Es könnten noch zahlreiche Beispiele angeführt werden; ich will aber statt dessen auf ein solches hinweisen, welches beweist, daß man auch hier ohne Anwendung einer gewissen Kritik zu falschen Resultaten kommen kann. GEGENBAUR führt bei den Echinodermen aus, daß die Asteriden die größte Decentralisation der Organe zeigen, und nimmt daher mit HAECKEL an, daß sie aus Stöcken gegliederter Würmer entstanden sind und die übrigen Echinodermen haben aus sich hervorgehen lassen. Durch neuere Forschungen scheint diese Hypothese als unrichtig erwiesen zu sein. Statt dessen wird angenommen, daß alle Echinodermengruppen sich nach verschiedenen Seiten hin von einer festsitzenden Urform aus entwickelt haben. Diese Urform ist wahrscheinlich in mancher Hinsicht, z. B. im Nervensystem, ähnlich decentralisiert gewesen wie die Asteriden, während andere Organe, welche ursprünglich einfach waren, in der That bei letzteren in die Arme aufgenommen und so decentralisiert sein mögen.

Ein weiterer Grundsatz ist dieser:

Hautflimmerung und deren Verwendung zur Ortsbewegung ist ein primitives Verhalten, Cuticularisierung der Haut und durch Muskelthätigkeit bewirkte Lokomotion ein höheres. Dazu sollen weiterhin Beispiele angeführt werden. Hier will ich nur bemerken, daß die durch Wimpern bewirkte Fortbewegung auf die ältesten Metazoen bereits von Flagellatenkolonien vererbt ist. Freie Larven der niederen Tierstämme bewegen sich stets durch die meist in charakteristischer Weise angeordneten Wimpern und

weisen deutlich auf die Ursprünglichkeit dieser Lokomotionsart hin.

Sodann ist als ein wichtiges Gesetz anzuführen, daß Zwitterigkeit ein primitives Verhalten ist, woraus sekundär die Trennung der beiden Geschlechter hervorgegangen ist. Auch hierfür werden wir im Laufe der folgenden Erörterung Beispiele kennen lernen.

Dieser Satz ist zwar im allgemeinen anerkannt, aber kaum zu praktischer Bedeutung gelangt, weil man bereits an der Wurzel des Metazoenstammes eingeschlechtliche Tiere fand, aus denen die höheren Gruppen hermaphroditischer Tiere hervorgegangen sein sollen. Es ist zwar sicher, daß einzelne hermaphroditische Tiere von eingeschlechtlichen abstammen, aber man wird doch mehr als bisher darauf achten müssen, ob in den einzelnen Fällen nicht die Zwitterigkeit das primäre Verhalten ist, namentlich wo diese in einer Gruppe allgemein verbreitet ist.

Je allgemeiner die angegebenen Grundsätze angenommen werden, desto sicherer wird ihre Anwendung in phylogenetischen Fragen sein, und je mehr ihre Zahl zunimmt, desto bestimmter werden diese Fragen entschieden werden können.

Der erste grundlegende Versuch einer Stammesgeschichte der Tiere, derjenige HAECKEL's, ist noch heute an vielen Punkten anerkannt, während er an anderen erklärlicherweise im Laufe der Zeit modifiziert werden mußte. Er zeigt im Ganzen so viel Zusammenhang, daß sich ihm in dieser Hinsicht kaum ein späterer an die Seite stellen kann.

Namentlich die Anfänge der Metazoengeschichte werden auch jetzt gewöhnlich in HAECKEL's Sinne angesehen. Man sieht in der Hydra einen sehr primitiven und der Urform der Metazoen nahestehenden Organismus. Aus einem solchen nimmt man die Entstehung der übrigen Hydrozoen, weiterhin der Scyphozoen an, und aus Hydromedusen durch Vermittelung der Cladonemiden sollen die Ctenophoren hervorgegangen sein. An die Hydra schließen sich einige höchst einfache Organismen, welche mit jener als Gastraeaden zusammengefaßt werden. Diese sollen, wie es scheint, Übergänge zu anderen Tiergruppen, namentlich zu den Spongien, darstellen.

Daß einige Punkte dieser Anschauung unklar, andere als irrig bereits nachgewiesen sind, halte ich für zweifellos. So ist das Verhältnis der Spongien zu den Polypen ein wesentlich anderes, wie hauptsächlich aus HEIDER'S wertvoller Arbeit über die Entwicklung der *Oscarella lobularis* (17) hervorgeht. Daß die darin mitgeteilten Ansichten durchaus annehmbar sind, wird kaum zu bestreiten sein; dieselben müssen indessen auch auf die Anschauungen von den Verwandtschaftsbeziehungen der Cnidarier und der Ctenophoren einen umgestaltenden Einfluß ausüben, wenn man nur der Frage näher zu kommen sucht, wo der Anknüpfungspunkt der Poriferen an den Cölenteratenstamm liegen mag.

Es ist aus der Entwicklungsgeschichte der Spongien klar geworden, daß sie sich nicht in solcher Weise, wie früher angenommen wurde, an die Polypen anschließen, weil die zur Festsetzung verwendeten Körperpole in beiden Gruppen sich nicht entsprechen, und weil das Osculum der Schwämme eine sekundäre Bildung ist, nicht homolog dem Munde der Polypen. Daher werden die zu den Spongien gehörenden Gastraeaden jedenfalls von den übrigen abzutrennen sein, denn durch bloße Analogie ist ihre Zusammenstellung doch kaum zu rechtfertigen.

Es bleiben als Gastraeaden zu bezeichnende Tiere — von den Dicyemiden vorläufig abgesehen — die Hydra und ihre Verwandten, deren Ursprünglichkeit als richtig vorausgesetzt. Solange man diese annimmt, wird man auch eine schwimmende Urform voraussetzen müssen, von welcher Hydra abstammt, die „Gastraea“. KLEINENBERG, welcher doch auch auf diesem Standpunkte steht, scheint mir daher nicht sehr logisch zu verfahren, wenn er sich gegen die Annahme einer Gastraea als eines Urmetazoons wendet.

Erst dann, wenn man der Hydra eine andere Stellung in der Stammesgeschichte der Tiere anweist und dieselbe als eine sekundär vereinfachte Form darstellt, erst dann kann man an Stelle der Gastraea die primitivsten Cölenteraten einsetzen, welche als Stammformen der gesammten Metazoen gelten können.

Unter den Theorien, welche die Entwicklung des Bilaterienstammes erklären wollen, erfreut sich namentlich eine einer großen Beliebtheit, die HATSCHEK'Sche Trochophoratheorie (16). Diese nimmt nicht nur die Gastraea, sondern noch ein zweites Schema, das Trochozoon, an. Die Bilaterien sollen mit den übrigen Metazoen, also den Cölenteraten, nur die Gastraea gemein haben — was ist damit für die Phylogenie gewonnen? Ich glaube recht wenig. Wohin gehören die *Coeloplana* und *Ctenoplana*?

Aus einer Gastraea hat sich nach HATSCHKE das Trochozoon entwickelt, welches mit den Rotatorien am nächsten verwandt ist — welch ein Sprung über eine ungeheure Kluft, welche durch keine Uebergangsform nur annähernd ausgefüllt wird! Und ein ähnlicher Sprung dann wieder vom Trochozoon zu Anneliden! Sollten wirklich so wenig Zwischenformen am Leben geblieben sein, daß der Phylogenetiker derartig gewagte Sprünge ausführen muß? Wie leicht kann man dabei zu Falle kommen!

Nicht besser ist die von KLEINENBERG aufgestellte Trochophoratheorie. Der Unterschied ist hauptsächlich der, daß statt der Gastraea ein „medusenartiger Cölenterat“ eingesetzt wird, und zwar dem Ringnerv der Trochophora zuliebe. Das Trochozoon wird auch von KLEINENBERG als Uebergangsstadium angenommen.

Erklärlicherweise hat KLEINENBERG ebensowenig wie HATSCHKE versucht, den fortlaufenden Weg anzudeuten, welchen die Stammesgeschichte der Anneliden, um die es sich ja in erster Reihe handelt, eingeschlagen hat. Hätten sie das gethan, so würde ihnen die Unwahrscheinlichkeit ihrer Hypothese vermutlich bald aufgestossen sein.

Wir besitzen längst eine Theorie, welche nur fortgesetzt zu werden braucht, um eine durchaus befriedigende Lösung des Problems einer Stammesgeschichte der Tiere zu gewähren, eine Theorie, welche den Angelpunkt der Frage erläutert: den Übergang von Cölenteraten zu Bilaterien; es ist die hauptsächlich von ARNOLD LANG (26 u. 27) vertretene Anschauung, daß die Polycladen, namentlich durch Vermittelung der merkwürdigen Coeloplana und Ctenoplana, sich eng an die Ctenophoren anschließen. Der Wert dieser Theorie konnte nur darum unterschätzt werden, weil man bisher weder nach unten noch nach oben hin in ganz befriedigender Weise eine Fortsetzung versucht hat. Man ist sich über das Verhältniss der Ctenophoren zu den anderen Cölenteraten noch durchaus unklar und ebenso über die Beziehung der Polycladen zu den übrigen Bilaterien.

Das ist der Zweck der folgenden Auseinandersetzungen, zunächst die Stellung der Ctenophoren klarzulegen und sodann die Frage zu beantworten, welches die Vorfahren der Trochophoratiere, der Mollusken und Anneliden, sind, wenn man nicht allein die Ontogenie, sondern auch die vergleichende Anatomie berücksichtigt und dabei die früher angegebenen allgemeinen Gesetze der Betrachtung zu Grunde legt.

Entwicklung von Cölenteraten aus Flagellatenkolonien.

Derjenige Organismus, welcher das Urmetazoon hat aus sich hervorgehen lassen, wird gewiß so vervollkommnungsbedürftig und zugleich so vervollkommnungsfähig gewesen sein, daß weder er noch ein ihm ähnliches Wesen sich durch die ungeheuren Zeiträume, in denen die Erde von Metazoen bevölkert ist, sich erhalten hat. Daher trennt eine weite und schwer zu überbrückende Kluft die primitivsten Formen der Metazoen von ihren heute lebenden Vorfahren. Trotzdem werden wir unter diesen diejenigen bezeichnen können, welche in der Richtung auf die Metazoenorganisation hin am weitesten entwickelt sind, und aus denen daher am wahrscheinlichsten ein Urmetazoon hervorgehen konnte.

Als solche werden unstreitig Volvox-ähnliche Flagellatenkolonien bezeichnet werden müssen, und diese haben daher vermutlich den Ausgangspunkt gebildet für die Entwicklung des ersten Metazoons. Das scheint auch die am meisten verbreitete Anschauung zu sein. Es ist in der Organisation dieser Kolonien hauptsächlich zu betonen, daß die epithelartig angeordneten Geißelzellen durch basale Fortsätze miteinander verbunden sind; dadurch wird ein inniger Zusammenhang der einzelnen Zellen bewirkt und in der Folge eine Arbeitsteilung ermöglicht. Ein ebenso wichtiger Umstand ist die Differenzierung von Körperzellen und Fortpflanzungszellen; ein entsprechendes Verhalten ist für die Metazoen nicht nur theoretisch behauptet, sondern für viele derselben wirklich nachgewiesen worden.

Während nun aber die oberflächlichen Zellen einer solchen Flagellatenkolonie mit Chlorophyll ausgestattet und deshalb auf organische Nahrung wenig oder gar nicht angewiesen sind, sind die Metazoen der Regel nach gezwungen, organische Stoffe zu ihrer Ernährung aufzunehmen; Chlorophyllmangel, verursacht durch äußere Lebensbedingungen, mag wohl den Anstoß zu ihrer weiteren Entwicklung gegeben haben. Mit dem Bedürfnis der Nahrungsaufnahme hat sich allmählich das erste Hauptorgan der Metazoen ausgebildet, die Gastralhöhle — auf welche Weise, darüber wird hin und wider gestritten, und es ist schwer, ein entscheidendes Moment dafür oder dagegen beizubringen, daß die Höhlung durch Einstülpung oder auf andere Weise entstanden ist. Jedenfalls mußte eine Höhlung für die Nahrungsaufnahme von größter Be-

deutung sein und ihrem Besitzer das Übergewicht über seine Verwandten sichern.

Wenn dieser Schritt einmal gethan ist, so werden auch sehr bald weitere Veränderungen eingetreten sein. Der Körper hat eine Achse erhalten, welche durch die Mitte der Mundöffnung geht, und zwei Pole; infolgedessen wird die Ortsbewegung eine bestimmte Richtung angenommen haben; aller Wahrscheinlichkeit nach mußte im Anfange der aborale Pol vorangehen, da sonst das Wasser sich in dem weiten und nicht verschließbaren Hohlraume stauen und die Bewegung zu sehr erschweren mußte. Weil der aborale Pol infolgedessen mit den Fremdkörpern zuerst und hauptsächlich in Berührung kam, werden die Geißeln an demselben häufig sensible Funktion erhalten haben, und ihre Zellen bildeten sich zu spezifischen Sinneszellen um.

Nunmehr wäre ein Organismus entstanden, der ungefähr Kugelform besitzt, sich durch Geißeln bewegt und an dem der Mundöffnung entgegengesetzten Pole mit Sinneszellen ausgestattet ist. Mir scheint, daß eine solche Ausbildung eine fast unerläßliche Folge der Magenentwicklung sein mußte.

Aus der ontogenetischen Entwicklung der Metazoen sind schematische Organismen konstruiert worden, welche ungefähr dem Volvox und dem soeben beschriebenen Wesen entsprechen, ich meine die „Blastaea“ und die „Gastraea“. Für die eine werden wir vielleicht die Bezeichnung Volvoxstadium, für die andere Cölenteratenstadium einsetzen können, wodurch die Schemata vermieden würden.

Suchen wir unter den Metazoen diejenigen heraus, welche sich an den soeben theoretisch konstruierten Organismus zunächst anschließen, so finden wir, wie mir scheint, nur eine Tiergruppe, welche bisher allerdings gewöhnlich nicht für so primitiv erklärt worden ist, es sind die Ctenophoren.

Es muß freilich zugegeben werden, daß die niedersten Rippenquallen sehr viel weiter entwickelt sind, als ein solches Urtier, wie es angedeutet wurde, und daß sie auch vollkommenere Organismen sind als manche Cnidarier und Poriferen; trotzdem glaube ich behaupten zu dürfen, daß die niedersten Ctenophoren unter allen Cölenteraten dem Urmetazoon am nächsten stehen.

Vor allem muß betont werden, daß eine solche Urform, wie

ich sie dargestellt habe, außer den angeführten Eigenschaften sehr wahrscheinlich noch weitere besessen hat, die den Sprung zu den Ctenophoren lange nicht so weit erscheinen lassen. So braucht, wie schon erwähnt wurde, die Gastralhöhle durchaus kein einfacher Sack gewesen zu sein, sondern er kann unregelmäßige Ausbuchtungen gehabt haben, welche für die Ernährung des Ganzen von Vorteil sein mußten, und es kann durch eine tiefere Einziehung des ersten primitiven Hohlraumes ein Teil der oberflächlichen Zellen mit eingestülpt worden sein; es wird auch zwischen dem Epithel der Höhlung und dem der Oberfläche durch die Gallerte sich eine Anzahl von Zellen ausgespannt haben, welche die Geißeln eingezogen hatten und amöboid geworden waren, außerdem die männlichen und weiblichen Keimzellen.

Nimmt man das an, so ist zu den Ctenophoren nur noch ein verhältnismäßig kleiner Schritt. Die Fortsätze der Magenhöhle mußten sicherlich nach und nach regelmäßiger werden, und sie nahmen, wie es scheint, danu zunächst die Achtzahl an. Sie konnten weiterhin auch für andere Organe, welchen durch sie günstige Ernährungsbedingungen gesichert wurden, bestimmend werden, so ordneten sich die Keimzellen an den Gastrovascularkanälen an und ähnlich lokalisierten sich über denselben in acht Meridianen stärkere Geißeln, die schließlich allein für die Ortsbewegung verwendet wurden; dadurch mußte die Einheitlichkeit der Bewegung bedeutend gesteigert werden. Es scheinen sich auch sehr frühzeitig mehrere Öffnungen in der Nähe des aboralen Poles gebildet zu haben, welche vermutlich das überschüssige Wasser mit unbrauchbaren Stoffen aus der Gastralhöhle abführten. Auch ein paar Tentakel, welche mit Nesselzellen, einer eigentümlich modifizierten Art von Drüsenzellen, besetzt waren, haben sich wahrscheinlich bald herausgebildet.

Auf solche Weise kann man sich unschwer die Entstehung einer einfachen Rippenqualle denken, und die Vorgänge, welche zu ihrer Ausbildung geführt haben, scheinen mir so selbstverständlich auseinander zu folgen, daß ich der Ansicht bin, dieser Weg muß jedenfalls von der Natur eingeschlagen worden sein.

Eine Reihe von Eigentümlichkeiten in der Organisation der Rippenquallen deutet sicherlich auf einen höchst primitiven Zustand und nähert diese Gruppe am meisten unter allen Metazoen den schwimmenden Flagellatenkolonien. Es ist die durch Geißeln bewirkte Ortsbewegung, während eine Muskulatur hierfür bei den niederen Formen (Cydippiden) nicht zur Verwendung kommt und

daher sehr dürftig entwickelt ist. Daß die Ctenophoren häufig mit der Mundöffnung voran schwimmen, scheint mir kein Grund gegen meine Anschauung von der Entstehung des Sinnesorgans zu sein; diese Bewegung dient der Nahrungsaufnahme, die entgegengesetzte ist für die bloße Ortsbewegung entschieden besser geeignet.

Es ist im Innern eine gallertartige Substanz vorhanden, in welcher männliche und weibliche Keimstoffe nebeneinander gelegen sind und in welcher nie Skeletteile entwickelt werden. Die Ctenophoren sind stets Einzeltiere von ursprünglich runder Form, welche eine freischwimmende Lebensweise führen. In ihrer ontogenetischen Entwicklung deutet nichts darauf hin, daß sie von festsitzenden Tieren abstammen, etwa wie es bei den Medusen der Fall ist, sie verlassen die Eihüllen als fertige Rippenquallen, welche die Anlagen der definitiven Organe bereits entwickelt haben, welche keine Andeutung eines Larvenorgans besitzen und daher keine Metamorphose durchmachen.

Die niederen Ctenophoren sind auf dem Stadium der Flimmerlarven anderer Tiergruppen stehen geblieben, das ist der einfache Grund ihrer direkten Entwicklung. Diese Annahme wird auch durch den Umstand, daß die höheren aberranten Genera Jugendstadien durchmachen, welche den niederen Formen (Cydippiden) ähnlich sind, nur noch glaubwürdiger gemacht.

Beziehung der Ctenophoren zu Spongien.

Nummehr soll die weitere Frage erörtert werden, in welcher Beziehung die Ctenophoren zu den anderen Cölenteraten stehen. Da ist als erste Hauptsache die festsitzende Lebensweise der ältesten Cnidarier und der Poriferen hervorzuheben. Unter den Schwämmen giebt es keine freibewegliche Form, alle sind einer Unterlage angeheftet oder stecken im Boden. Es ist völlig undenkbar, daß ihr Stamm sich in andere Tiergruppen fortgesetzt hätte. Man hat ihn denn auch immer also eine isolierte Abzweigung von den urältesten Metazoen her oder als eine besondere Entwicklung einer Choanoflagellatenkolonie angesehen. Letztere Auffassung ist jetzt wohl endgiltig fallen gelassen. Ich bin der Ansicht, daß ein Tier von der oben beschriebenen Art, das man als primitive Ctenophore bezeichnen darf, recht gut zum Ausgang für die so abweichende, im ganzen degenerierte Organisation der Poriferen genommen

werden kann. Die ontogenetische Entwicklung der letzteren giebt uns den Weg an, auf welchem die Umwandlung erfolgt ist, etwa in folgender Weise.

Der Uebergang von der schwimmenden zur festsitzenden Lebensweise erfolgte durch Anheftung mit dem Munde, wie aus der Ontogenie der Schwämme geschlossen werden muß. Dabei ist ein sehr wichtiger Punkt die physiologische Frage, ob solche Festsetzung als möglich und als wahrscheinlich anzunehmen ist. Wahrscheinlich würde sie sein, wenn manche Ctenophoren etwa die Gewohnheit hätten, sich mit dem oralen Pole an Steine u. dergl. anzuheften. In der That berichtet CHUN, daß viele Rippenquallen zeitweise „ihren Mund wie einen Saugnapf an die Wandungen des Gefäßes“ anpressen; dabei kann sich die Höhlung des „Magens“ mehr oder weniger ausdehnen, manchmal so, daß fast die ganze Magenwand der Unterlage anliegt.

In solcher Lage zu verharren, würde es dem Tiere nur dann möglich sein, wenn es sich dabei ernähren kann. Durch den Mund wird schwerlich eine genügende Menge von Nahrungsstoffen aufgenommen werden können, daher mußte von vornherein eine andere Vorrichtung existieren, welche die Nahrungsaufnahme ermöglichte. Eine solche ist bei den Ctenophoren in der That durch die Poren am aboralen Pole gegeben. Nach HERTWIG (19) sind bei *Callianira* vier Poren vorhanden, bei anderen sind meist zwei davon rückgebildet. Es wäre möglich, dass bei unserer Urctenophore deren acht existiert haben. Wenn dieselben auch zunächst zur Ausleitung dienten, so kann sich doch in dem hier angenommenen Falle die Richtung der Flimmerung geändert haben. Es mag dann ihre Anzahl sich vergrößert haben, da die geringe Zahl, wie wir sie bei Ctenophoren finden, zur Ernährung nicht völlig ausreichend war, und so wird nach und nach die poröse Beschaffenheit des Schwammleibes entstanden sein.

Wenn man in solcher oder ähnlicher Weise sich die Entstehung der Poriferen aus einfachen Ctenophoren vorstellt, so erhält man eine ungezwungene Erklärung für einige auffällige Uebereinstimmungen zwischen Ctenophoren und manchen Schwämmen. Schon die ersten Furchungsstadien sind in beiden Gruppen sehr ähnlich, während sie von den bei anderen Tieren gewöhnlichen Verhältnissen abweichen, ich meine die Achtzahl der in einer Ebene um einen Mittelpunkt angeordneten gleichartigen Zellen, von denen jede in gleicher Weise zur Erzeugung der Keimblätter beiträgt. Es scheint mir sehr bemerkenswert, daß in diesem Stadium sich

schon eine Achtstrahligkeit ausspricht, welche auch bei den erwachsenen Ctenophoren mehr oder weniger deutlich beibehalten ist. Denn es ist mir bei Anwendung des Gesetzes von der Centralisation der Organe bei weitem wahrscheinlicher, dass die zentralen Teile des Gastrovascularapparates sekundär durch Vereinigung zweistrahlig geworden sind, vermutlich im Anschluß an die beiden Tentakel, als daß zwei primitive Ausstülpungen sich sekundär zu den acht peripherischen Kanälen vervielfacht haben. Es wäre ohne Zweifel von grossem Interesse, zukünftig bei dem Studium der Entwicklungsgeschichte der Radiärthiere diese Frage im Auge zu behalten, ob die ersten gleichartigen Furchungszellen gleiche Teile des fertigen Organismus liefern.

Man hat sich bisher eine nähere Beziehung der Poriferen zu Ctenophoren nicht vorstellen gekonnt und hat darum die Tatsache, daß es regelmäßig achtstrahlige Schwämme giebt, für eine zufällige Erscheinung gehalten. Bei der Annahme meiner Hypothese ist es nicht unwahrscheinlich, dass die achtstrahligen Schwämme die ererbte Form am besten bewahrt haben. Höchst auffällig ist jedenfalls die Aehnlichkeit der Gastrovascularkanäle von Ctenophoren und *Tetilla radiata*. Bei diesem Schwamme ist nach SELENKA (36) ein „trichterartig gestalteter Hohlraum“ am oberen Ende gelegen, „von welchem zunächst vier kurze und weite Kanäle entspringen, deren jeder sich wieder gabelt“ — bei Ctenophoren ist der Trichter zwar gewöhnlich zweistrahlig, jedoch tritt das bei *Euchlora rubra*, einer der primitivsten Formen, noch kaum hervor. Ein Osculum freilich ist bei Ctenophoren nicht vorhanden; dieses ist aber nach HEIDER'S Ansicht eine späte Bildung, also vermutlich erst von den Spongien erworben.

Der Teil des Gefäßsystems, welcher sich an die Poren zunächst anschließt, zeigt bei Ctenophoren und Spongien sehr große Aehnlichkeit: zunächst kurze, manchmal sekundär verlängerte, an der äußeren Mündung verschließbare Kanäle, von ektodermalem Epithel ausgekleidet, darauf „ampullenförmige Säcke“, bei den Spongien als „Geißelkammern“ bezeichnet.

Der zur Anheftung verwendete Teil der Spongien dürfte dem von ektodermalem Epithel bekleideten „Magen“ der Ctenophoren entsprechen; der Rand, welcher bei *Oscarella* kleine „Füßchen“ bildet, wäre dann homolog der Mundöffnung der Rippenquallen, Der Trichtermund (Urmund) der letzteren ist mit der Festsetzung functionslos geworden und zugewachsen.

Die Tentakel der Ctenophoren, wenn solche bei der angenom-

menen Urform schon vorhanden waren, können sich bei Poriferen ebensogut zurückgebildet haben, wie bei Beroë, bei welcher man keine Spur davon wahrnehmen kann.

Eine wichtige Aehnlichkeit zeigt in beiden Gruppen auch das mesenchymatische Gewebe, welches den Raum zwischen dem inneren Kanalsystem und der Oberfläche einnimmt; es besteht aus einer weichen Gallerte mit mehr oder weniger kontraktile Binde-substanzzellen. Dieses Gewebe steht, wie ich mich durch Studium von Schnitten der Euchlora überzeugt habe, bei den älteren Ctenophoren auf einer sehr niedrigen Stufe und giebt ganz gewiß keinen Grund ab, die Rippenquallen auf eine höhere Organisationsstufe zu stellen als die Poriferen — nur der den letzteren verloren gegangene Tentakelapparat ist eine Bildung, welche größere Vollkommenheit des kontraktile Gewebes aufweist. Dagegen erheben sich die Spongien durch die Ausbildung eines komplizierten Skelettsystems bedeutend über die Ctenophoren, die wegen ihrer pelagischen Lebensweise sich einen spezifisch leichten Körper bewahren mußten.

Nach diesen Erörterungen wird kaum ein Zweifel daran bestehen können, dass ein Spongien-Individuum — häufig ist hier Stockbildung aufgetreten — sich ohne Schwierigkeit von einer primitiven Ctenophore ableiten läßt. Die einzelnen Organe zeigen wesentliche Aehnlichkeiten, welche meiner Auffassung nach nur dadurch erklärbar sind, daß man einfache Rippenquallen als die Stammeltern der Poriferen ansieht.

Nimmt man einen solchen Zusammenhang an, so wird man wahrscheinlich die von HAECKEL als „Urschwämme“ beschriebenen, sehr einfachen Formen als rückgebildet ansehen müssen, weil diese bei aller Einfachheit doch wenig verwandtschaftliche Züge mit den Ctenophoren aufzeigen. Diese Anschauung hat auch HEIDER schon angedeutet.

Verhältnis der Ctenophoren zu Cnidariern.

Wenn wir die Beziehung der Ctenophoren zu den Cnidariern in ähnlicher Weise wie die zu den Spongien auffassen, so werden wir kaum auf wesentliche Schwierigkeiten stoßen.

Wir werden als diejenigen Cnidarier, welche sich an die Ctenophoren zunächst anschließen, die Scyphozoen ansehen müssen, und speziell die Anthozoen. Daß auch hier eine Festsetzung stattgefunden hat, ist unzweifelhaft, jedoch nicht wie bei Spongien mit dem oralen, sondern mit dem aboralen Pole. Das ist ein

Vorgang, welcher in physiologischer Hinsicht kaum Schwierigkeit bereiten kann, weil die Mundöffnung ja nach oben gewendet ist. Es handelt sich nur um die Herbeischaffung und Sicherung der Beute. Diesem Zwecke konnten die beiden mit Nesselzellen besetzten Fäden dienen, welche von den Ctenophoren her vorhanden waren, jedoch mußte es bei festsitzenden Tieren von Vorteil sein, wenn eine größere Zahl von Fangarmen rings um den Mund sich ausbildete und das ist bei Anthozoen eingetreten. Es scheint mir nicht ganz sicher, ob die Tentakel der Anthozoen sämtlich neugebildet, oder ob zwei von ihnen denen der Ctenophoren homolog sind; der verschiedenartige Bau macht den ersten Fall wahrscheinlicher. Ferner fand, wie es auch sonst bei festsitzenden Tieren häufig ist, eine Verlängerung des Körpers statt, verbunden mit der Fähigkeit, sich ausgiebig zu kontrahieren und die empfindlichen Tentakel ins Innere zurückzuführen.

Eine nicht ganz leicht zu entscheidende Frage ist die, welche unter den Anthozoen die primitivsten Verhältnisse aufweisen; mir scheint, daß die Octactinien, überhaupt achtstrahlige Formen als solche in Anspruch genommen werden können. Die gewöhnlich vertretene Ansicht ist die, daß vierstrahlige Tiere die primitivsten Formen dargestellt haben, jedoch sind manche Zweifel dagegen zu erheben. Ich glaube zwar, daß man augenblicklich kaum wird diese Frage definitiv entscheiden können, indessen ist es doch sicher, daß manche Octactinien sehr primitive Verhältnisse zeigen, von denen möglicherweise die vierstrahligen Formen (*Calycozoa*, *Scyphistoma*) abgeleitet werden dürfen, deren Antimerenzahl weiterhin in der Entwicklungsreihe herrschend geworden ist. Jedenfalls aber wird man nicht nur die ältesten Cnidarier, sondern ebenso auch die Ctenophoren, weniger die Poriferen beachten müssen, wenn man entscheiden will, ob Acht- oder Vierstrahligkeit das primäre Verhalten ist.

Unter den Octocarallia sind es in erster Linie Solitärformen, wie *Haimea*, welche zu berücksichtigen sind, und daran schließen sich die Actinien, unter denen nach BOVERI (3) die achtstrahlige *Edwardsia* als Urform anzusehen ist. Die Entwicklung der acht Septen scheint bisher für phylogenetische Fragen noch kaum verwendbar zu sein.

Bei einem Vergleiche zwischen Ctenophoren und Antozoen findet man mehrere sehr wichtige Aehnlichkeiten. Zunächst der ectodermale Schlund oder „Magen“, dessen Gegenwart schon HUXLEY dazu bewogen hat, beide Gruppen als Actinozoen zu-

sammenzufassen. Am inneren Ende des Magens befindet sich eine verschließbare Öffnung. Die interseptalen Taschen der Polypen entsprechen den Kanälen der Ctenophoren, ebenso der centrale Raum dem Trichter. Der Hauptunterschied besteht in der bedeutenden Erweiterung der Hohlräume, während ich, wie gesagt, die Zweistrahligkeit des Trichters der Ctenophoren für eine sekundäre Erscheinung halte. Ob die Poren, welche manchmal bei Anthozoen vorkommen, auf die der Ctenophoren zu beziehen sind, erscheint mir nicht unmöglich.

Es ist in beiden Gruppen ein reichliches Mesenchym entwickelt mit zahlreichen Bindsbstanzzellen, die teils kontraktile, teils indifferent sind. Die Zwischensubstanz ist bei Anthozoen in Verbindung mit der Streckung des Leibes fester geworden, und damit hängt wahrscheinlich teilweise auch die verschiedene Anordnung des Muskelsystems zusammen.

Wenn die Angaben über das Vorhandensein von Ganglienzellen in der Fußscheibe sich bestätigen sollten, so wäre das eine beachtenswerte Ähnlichkeit mit dem Nervencentrum der Rippenquallen.

Von der Entstehung der Keimstoffe glaube ich absehen zu dürfen, da ihre Herkunft aus dem Ektoderm bei Ctenophoren, welche HERTWIG annimmt, mir nicht genügend erwiesen zu sein scheint.

In der ontogenetischen Entwicklung der Anthozoen ist es sehr auffällig, daß 1) die Cilien eine Andeutung einer Anordnung in Längsmeridianen zeigen, ähnlich den Rippen der Ctenophoren, 2) am aboralen Pole der freischwimmenden Larven ein Schopf längerer Cilien steht, vergleichbar dem Sinnesorgan der Rippenquallen, 3) zwei gegenüberstehende Tentakel häufig früher auftreten als die übrigen, vielleicht entsprechend denen der Ctenophoren. Daher haben die Larven der Anthozoen eine unverkennbare Ähnlichkeit mit freilich noch sehr primitiven Ctenophoren.

Die häufig bei den Anthozoen ausgesprochene bilaterale Symmetrie mag vielleicht ebenso wie die Zweistrahligkeit der Rippenquallen im Anschluß an die primitiven beiden Tentakel aufgetreten sein, das einzige in der Zweizahl vorhandene Organ der schwimmenden Urformen, welches wegen seiner bedeutenden Ausbildung auch andere Organe, besonders den zur Ernährung dienenden Gastrovascularapparat beeinflussen mußte. Für die bilaterale Symmetrie, welche in der Anordnung der Septalmuskeln von

Actinien ausgesprochen ist, mag das freilich kaum eine genügende Erklärung sein.

Nach dieser Ausführung sehe ich keine Schwierigkeit darin, die Cnidarier, zunächst die Anthozoen, von ctenophorenähnlichen Tieren abzuleiten. Aus den Anthozoen sind dann zunächst die übrigen Scyphozoen und erst in zweiter Linie die Hydrozoen hervorgegangen. In Verbindung mit der Ausbildung der beiden divergenten Formenreihen der Polypen und Medusen aus einer gemeinsamen Urform haben sich die ersteren vereinfachen können durch Rückbildung des ektodermalen Schlundes und der gastraln Septen, welche bei einigen noch angedeutet sind. Das Ende dieser Vorgänge ist die Unterdrückung der freien Medusenformen, ihre Umwandlung in festsitzende Gonophoren, die schließlich bei der Süßwasserform Hydra aufs äußerste reduziert worden sind, wie bei dieser auch die freie Flimmerlarve, welche doch ganz unzweifelhaft als ursprünglich angesehen werden muß, unterdrückt ist. Im ganzen scheint mir die Organisation der Hydra eher verständlich, wenn man sie für eine Degenerationserscheinung, als für einen primitiven Zustand hält. Ob ein solcher Organismus derartig entwicklungsfähig ist, wie es gewöhnlich angenommen wird, muß immerhin recht bedenklich sein.

Es soll im Anschluß hieran die Auffassung erörtert werden, wonach die Ctenophoren aus Hydromedusen hervorgegangen sind. HAECKEL (11) hat zwischen Cladonemiden und Rippenquallen eine Reihe interessanter Ähnlichkeiten gefunden und daher die Stammesverwandtschaft beider angenommen; CHUN (5) hat sich dieser Ansicht angeschlossen.

Einige Uebereinstimmungen sind unzweifelhaft vorhanden, hauptsächlich die beiden Senkfäden von Ctenaria mit einer scheidenartigen Bildung, die Anordnung der Radiärkanäle und der Hermaphroditismus. Daß die acht Nesselrippen den Flimmerrippen der Ctenophoren zu homologisieren sind, halte ich für sehr zweifelhaft, da die Nesselzellen doch drüsige Organe sind und nicht nachgewiesen ist, daß diese Rippen flimmern. Daß die Scheitelhöhle der Cladonemiden dem Trichter der Ctenophoren nicht homolog ist, hat HARTLAUB (14) nachgewiesen. Daß die Subumbrella der Medusen dem Magen der Ctenophoren homolog ist, hält auch CHUN für zweifelhaft.

„Die freischwimmende Lebensweise“ von Medusen und Ctenophoren beweist für die Phylogenie der letzteren nichts: da die Cnidarier freischwimmende Larven haben, so steht nichts der

Auffassung entgegen, daß sie von schwimmenden Tieren abstammen, und daß die Flimmerung im Vergleich zur Muskelthätigkeit die primitivere Locomotionsart ist, wird wohl niemand bestreiten.

Daß die Sinnesorgane der Ctenophoren mit denen der Medusen nicht zu homologisieren sind, ist sicher. Daß endlich auch die histologische Differenzierung der Gewebe durchaus nicht für die Abstammung der Ctenophoren von Medusen spricht, dafür will ich den folgenden Ausspruch HERTWIG's (19, p. 444) anführen: „Will man annehmen, daß die Ctenophoren aus Medusen entstanden sind, so mußte man auch annehmen, daß die hohe histologische Differenzierung des Ektoderms, das Centralnervensystem, die ektodermale Muskulatur verloren gegangen seien, daß dagegen die zellenlose Gallerte sich mit Zellen bevölkert und dann eine durchaus neue Entwicklungsrichtung eingeschlagen habe. Man müßte ferner annehmen, daß die aus den subumbrellaren Wandungen entstehenden Geschlechtsprodukte auf die exumbrellare Seite herübergerückt und daß die alten als Gefäßausstülpungen zu betrachtenden Tentakel der Medusen durch einen durchaus neuen Tentakelapparat ersetzt worden seien. Die Möglichkeit von solch tief greifenden Umgestaltungen ist mir unwahrscheinlich.“

HERTWIG will freilich auch die Actinien nicht mit den Ctenophoren zusammenstellen, jedoch führt er außer der Entstehungsart der Keimstoffe nur die Verschiedenheit des Muskelsystems als Grund an, welche auch meiner Ansicht nach dadurch zu erklären ist, daß die gemeinsamen Urformen in dieser Hinsicht noch ziemlich indifferent, aber doch auch hierin den niedersten Ctenophoren am meisten ähnlich waren. Daß die Anthozoen im großen und ganzen die nächsten Beziehungen zu den Ctenophoren zeigen, halte ich für gewiß. Wenn man ihre Abstammung von diesen annimmt, so braucht man nicht als einziges Merkmal der Urform eine „Tendenz zur radialsymmetrischen Entwicklung der Körperteile“ anzusehen, wodurch die mannigfachen Uebereinstimmungen zwischen Anthozoen und Ctenophoren unerklärt bleiben.

Den hervorgehobenen Ähnlichkeiten gegenüber giebt es aber Gründe, welche sehr entschieden gegen die Abstammung der Ctenophoren von Medusen sprechen. Der gewichtigste ist die völlig verschiedene Anordnung des Nervensystems, für welche diese Hypothese nicht die geringste Erklärung bieten kann. Gerade derjenige Teil, welcher in der einen Gruppe nicht nur das Centrum, sondern fast den ganzen nervösen Apparat enthält, ist in

der anderen so gut wie völlig davon entblößt, während sich das Nervensystem an der entgegengesetzten Seite konzentriert, vollkommen verschiedene Form angenommen und auch eine andere Dignität erhalten hat. Eine Erklärung dafür kann man nur durch Vermittelung der festsitzenden Anthozoen bei Annahme meiner Auffassung erhalten. Das ursprünglich am aboralen Pole gelegene Centrum wird bei der Festsetzung ebenso wie das Sinnesorgan der Rückbildung anheimfallen, während in Verbindung mit den Tentakeln am Rande der Mundscheibe sich neue Centren ausbilden konnten, die bei den Medusen durch die Entwicklung von Sinnesorganen am Rande des Schirmes und der starken Muskulatur der Subumbrella eine weit höhere Stufe erreichten.

In ähnlicher Weise sind auch in anderen Tiergruppen bei der Festsetzung die nervösen Centren der Vorfahren unterdrückt, während sich im Anschluß an Tentakel rings um die Mundöffnung neue gebildet haben; so ist es namentlich bei Echinodermen der Fall, deren Nervenring die größte Ähnlichkeit mit dem der Cnidarier zeigt, während zu demjenigen ihrer Vorfahren gar keine Beziehung erkennbar ist.

Der nervöse Centralapparat der Ctenophoren besteht, von den Centren der Tentakel abgesehen, aus dem Sinnesorgan als Mittelpunkt und acht davon ausstrahlenden und den Rippen entsprechenden Nerven; dieser Apparat dient zur Regulierung der Bewegung der Wimperplättchen, also zur Verbindung von Epithelzellen, und zwar von Sinnes- und Flimmerzellen. Das Nervensystem der Hydro-medusen dagegen besteht aus dem Ringe am Rande des Schirmes und den Ganglienzellen an der subumbrellaren Muskulatur, es verbindet also die letztere mit dem sensiblen Apparate. Ich will hier diesen Punkt nachdrücklich betonen, daß die Rippenerven der Ctenophoren eine vollkommen andere Wertigkeit haben als der Ringnerv der Medusen.

Es ist ferner nicht sehr wahrscheinlich, daß eine Meduse die für ihren Körperbau so durchaus charakteristische Bewegungsart aufgeben sollte, um statt dessen anzufangen, sich durch gleichzeitig auf der Umbrella entstehende Wimperstreifen schwimmend zu bewegen, und noch viel unwahrscheinlicher scheint es mir, daß nun die Subumbrella plötzlich eine Funktion als Verdauungsorgan übernehmen sollte. Daher werden wir am besten thun, den Tentakelapparat, die Radiärkanäle und den Hermaphroditismus der Ctenaria als bloße Ähnlichkeiten, nicht als Homologien mit den Ctenophoren anzusehen, was auch durchaus nichts Befremdliches

an sich hat; namentlich tritt die Zwitterigkeit an so verschiedenen Punkten bei Cnidariern auf, daß sie an dieser Stelle ein sehr geringes Gewicht für eine Begründung von Verwandtschaftsbeziehungen besitzt.

Es soll nochmals hervorgehoben werden, daß ich nicht etwa der Ansicht bin, die Vorfahren der Cnidarier oder der Poriferen sind unter den heute lebenden Ctenophoren zu suchen; die gemeinsame Stammform hat unzweifelhaft manche spezielle Eigentümlichkeiten der jetzigen Rippenquallen noch nicht besessen — darin stimme ich mit HERTWIG ganz überein. Aus einzelnen speziellen Eigenschaften einer Tiergruppe, etwa aus dem Bau der Muskulatur oder des Mesoderms überhaupt, auf ihre Beziehungen zu anderen schließen zu wollen, halte ich für verfehlt, man muß nur stets das Gesamtbild der Organisation im Auge behalten.

Die Ctenophoren sehe ich demnach, um es in Kürze nochmals zu wiederholen, als die am wenigsten modifizierten Cölenteraten an, welche sich direkt aus Flagellatenkolonien entwickelt haben. Aus ctenophorenähnlichen Tieren haben sich durch Festsetzung einerseits die Poriferen, andererseits die Cnidarier in verschiedener Weise entwickelt.

Ctenophoren und Bilaterien.

Beim Übergange zu der zweiten Hauptfrage, wie sich die Bilaterien zu den Cölenteraten verhalten, muß zunächst hervorgehoben werden, daß nur der eine einzige Übergang von Flagellatenkolonien zu Metazoen als einigermaßen gesichert gelten kann, welcher im vorhergehenden beschrieben worden ist. Daraus folgt, daß die Bilaterien aus den Cölenteraten hervorgegangen sein müssen. Es ist nicht schwer, den Weg zu finden, auf welchem der Übergang erfolgt ist, da wir thatsächlich Formen kennen, von denen es schwer fällt, zu entscheiden, ob sie noch als Cölenteraten oder schon als Bilaterien zu bezeichnen sind: es sind die Coeloplana und die Ctenoplana, Mittelformen zwischen Ctenophoren und Polycladen. Sie werden zwar noch als kriechende Ctenophoren zu bezeichnen sein, aber sie kennzeichnen den Weg, auf dem in der Vorzeit die Umwandlung der schwimmenden Ctenophoren in kriechende Polycladen erfolgt ist, aufs deutlichste, und darin liegt

ihre große Wichtigkeit. Während hier ein Zusammenhang der beiden Stämme mit allergrößter Klarheit in die Augen springt, ist von einer Zwischenform zwischen Cnidariern und Bilaterien ebensowenig etwas bekannt, wie von einer solchen zwischen Poriferen und Bilaterien. Ich behaupte daher, daß nur der eine einzige Übergang von Cölenteraten zu Bilaterien angenommen werden darf, nämlich der von den Ctenophoren zu Polycladen. Da wir vorher aber dargelegt haben, daß die Ctenophoren unmittelbar aus den Urmetazoen und nicht vielmehr aus Poriferen oder Cnidariern hervorgegangen sind, so ergibt sich, daß Poriferen und Cnidarier aus der phylogenetischen Entwicklungsreihe des Bilaterienstammes ausgeschaltet werden müssen.

Ich will nunmehr nachzuweisen versuchen, daß meine Annahme mit den Thatsachen aufs Beste in Einklang zu bringen ist. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Ctenophoren zu den Polycladen sind von LANG in einer im ganzen völlig befriedigenden Weise erläutert worden, ich kann mich daher seinen Ausführungen anschließen. Sowohl anatomisch wie ontogenetisch lassen sich die Polycladen ohne wesentliche Schwierigkeit von den Ctenophoren ableiten, indem uns die vergleichende Anatomie den Fortschritt, die Ontogenie einen Teil des zurückgelegten Weges vor Augen führt.

Das physiologische Moment, welches die hier vor sich gegangenen Veränderungen veranlaßt hat, ist der Übergang von der schwimmenden zur kriechenden Bewegung; allein durch diesen halte ich die erste Entstehung eines bilateral symmetrischen Tieres aus einer radiären Form für erklärbar. Der Vorgang, welcher zur Differenzierung eines Vorder- und Hinterendes führte, ist die Knickung der Hauptachse, welche durch den Mund und das Sinnesorgan der Ctenophoren gelegt werden konnte, dadurch, daß das nervöse Centrum aus der dorsalen Mitte nach vorn rückte, nachdem sich das Tier an eine bestimmte Bewegungsrichtung gewöhnt hatte und dieser Verschiebung bald weitere folgten; namentlich wurde auch der Mund aus der Mitte des Bauches nach vorn verschoben. LANG hat das vollkommen richtig erkannt. Auf einem anderen Wege wird man schwerlich zu einer Erklärung dieser wichtigen Thatsache gelangen.

Das reichverzweigte System von Gastrovascularkanälen ist aus dem der Ctenophoren hervorgegangen, indem es sich der veränderten Körperform angepaßt hat. Eine Andeutung einer der

Poren von Rippenquallen ist nach LANG bei Polycladen vorübergehend durch die Mündung des vorderen unpaarigen Darmastes gegeben, indem dieser einem Trichtergefäße homolog sein dürfte.

Mit der kriechenden Bewegung ist ein wichtiges Organ der Bilaterien entstanden, der bei Ctenophoren noch kaum angedeutete Hautmuskelschlauch. Bei der platten und breiten Form, welche die Polycladen ursprünglich hatten, waren Fasern in mehreren Richtungen vorhanden und einander noch ziemlich gleichwertig. Erst mit einer Streckung des Tieres erhielten die Längsmuskeln eine größere Bedeutung für die Bewegung. Die dorsoventralen Quermuskeln sind vermutlich eine Weiterbildung der transversalen Fasern von Ctenophoren.

Mit der Ausbildung eines kompakten Muskelsystems hängt die Entstehung eines exkretorischen Apparates zusammen, da die Produkte des Stoffwechsels einerseits in größerer Menge erzeugt wurden, andererseits nicht mehr direkt nach außen abgegeben werden konnten. Die Entwicklung dieses Organes kann man sich in ähnlicher Weise vorstellen, wie RABL (32) es nach ontogenetischen Vorgängen beschrieben hat. Zwischen den Muskelfasern gelegene Parenchymzellen werden die Exkretstoffe aufgenommen, dann vermutlich an benachbarte Zellen abgegeben haben, diese weiter bis zur Oberfläche; dadurch mögen intracelluläre Gänge entstanden sein, in denen sich später ein Apparat von Wimpern zur Fortbewegung der Stoffe ausbildete. Mit dieser Entstehungsweise hängt die Ausbreitung der exkretorischen Kanäle durch den ganzen Körper zusammen.

Mit der Muskulatur entstanden auch die nervösen Centren für dieselbe in Form eines gangliösen Plexus, welcher ebenso wie die Muskeln auf der Ventralseite eine stärkere Ausbildung zeigte als dorsal. Das Nervencentrum der Ctenophoren erlitt weitgehende Veränderungen und wurde größtenteils rückgebildet. Dasselbe diente, wie wir sahen, der Regulierung der schwimmenden Bewegung durch die Wimperplättchen und mußte daher beim Übergange zur kriechenden Lebensweise seine Bedeutung verlieren. Aber es ist darum von größtem Interesse, weil sich in unmittelbarem Anschluß daran die Centren der Polycladen entwickelt haben. Bei Berücksichtigung von Ctenoplana wird man annehmen dürfen, daß die Tentakel der Ctenophoren sich allmählich dem Sinnesorgan genähert haben, bis ihre Centren sich rechts und links mit dem Sinnesorgan berührten. Die Tentakel werden dabei

ihre Bedeutung für die Ernährung eingebüßt haben und rein sensible Organe geworden oder durch solche ersetzt sein. Ihre nervösen Centren dürften die Grundlage des paarigen oberen Schlundganglions der Polycladen bilden, während das zwischen ihnen gelegene Sinnesorgan verschwand und an seiner Stelle nur noch eine Verbindung der paarigen Hälften übrig blieb. Die Rippenerven bildeten sich gleichfalls zurück; ob auch sie die Grundlage für bleibende Nerven gebildet haben, ist nicht unmöglich; jedenfalls aber sind die letzteren denselben nicht gleichwertig und müssen daher Neubildungen sein. Am Körperrande, besonders am Vorderende, das mit den Gegenständen der Außenwelt bei der Bewegung zunächst in Berührung kam, entstanden Sinnesorgane, deren Ganglien durch eine Anzahl von Nerven sich mit den oberen Schlundganglien in Verbindung setzen. Es strahlt dann von diesem Centrum eine größere Anzahl von Nerven aus; die nach vorn gehenden sind hauptsächlich sensibler Natur, die nach hinten verlaufenden motorisch.

Ich will hervorheben, welch ein schönes Beispiel von „Substitution der Organe“ wir hier vor Augen haben. Und was das beste ist, wir können hier an der Hand der vergleichenden Anatomie Schritt für Schritt diese Vorgänge verfolgen, welche einfach die Folge von Anpassung an eine veränderte Lebensweise sind.

Die ontogenetische Entwicklung der Polycladen ist eine ziemlich deutliche Wiederholung der beschriebenen Vorgänge; ich kann mich auch hier durchaus auf LANG beziehen. Die MÜLLER'sche Larve ist das Stadium, welches den Ctenophoren entspricht: ein rundliches Wesen, das eine durch Wimperbewegung bewirkte freischwimmende Lebensweise führt, mit einem Cilienbüschel am aboralen Pole und einer von acht Fortsätzen getragenen präoralen Wimpersehrn. Die Knickung der Hauptachse ist bereits auf diesem Stadium eingetreten.

Das Gesamtbild, welches uns die Organisation der Polycladen darbietet, ist außerordentlich interessant, denn es spricht sich darin eine erstaunliche Decentralisation aus, wie sie sonst nur bei Cölenteraten ausgedrückt ist, jedoch in der Reihe der Bilaterien sich nirgends wiederfindet. Auch von diesem Gesichtspunkte aus ist die hier vertretene Art die einzig mögliche, die verwandtschaftlichen Beziehungen der Bilateraltiere zu erklären. Das Gastrovascularsystem leitet mit seinen überall hindringenden Asten die Nahrung durch den ganzen Körper, die exkretorischen Kanäle nehmen die unbrauchbaren Stoffe überall auf, wo sie erzeugt

werden, die Ganglienzellen sind durch den ganzen Körper hin an den Teilen gelegen, welche sie innervieren. Die Keimstoffe liegen an zahlreichen Punkten unmittelbar an den Darmästen. Aus diesem Grunde halte ich es für das beste, wie es LANG thut, die Polycladen mit ihren nächsten Verwandten in einem Kreise, dem der Plathelminthen, zu vereinigen, welcher in die Mitte zwischen die Cölenteraten und die höheren Bilateraltiere zu stellen ist und von denen die Gesamtheit der letzteren theils direkt, theils indirekt abzuleiten ist. Die Polycladen bilden also die einheitliche Wurzel des Bilaterienstammes. Daraus folgt mit Notwendigkeit, daß alle Wimperlarven höhere Bilaterien von der MÜLLER'schen Larve, welche man als die Urlarvenform der Bilateraltiere bezeichnen kann, und mit dieser von den Ctenophoren herzuleiten sind. Dabei können Organe der erwachsenen Polycladen in die späteren Larvenstadien aufgenommen sein und alsdann durch Substitution von definitiven Organen ersetzt werden.

Es ist nicht meine Absicht, hier die gesammten Stämme der Bilaterien von den Polycladen abzuleiten, was aber nach unseren heutigen Kenntnissen durchaus möglich ist, ich will mich vielmehr in der Hauptsache auf den einen, allerdings sehr mächtigen Stamm beschränken, für welchen die vielumstrittene Trochophora die charakteristische Larvenform ist, und dabei nur einige Beziehungen zu nächstverwandten Gruppen berücksichtigen.

Wie wir schon in den bisherigen Ausführungen gesehen haben, ist in der Regel die Änderung der Lebensweise die Ursache von den tiefgreifenden Veränderungen gewesen, welche die einzelnen Tiergruppen unterscheiden. Wie aus Ctenophoren durch verschiedenartige Festsetzung die Poriferen und Cnidarier hervorgingen, so durch den Übergang zur kriechenden Lebensweise die Polycladen.

Weitere Veränderungen dürften dadurch bewirkt sein, daß die letzteren sich entweder festsetzten, oder daß sie wieder anfangen zu schwimmen oder daß sie zu Parasiten wurden. Im letzteren Falle sind ohne Zweifel die Trematoden und weiter die Cestoden aus Turbellarien hervorgegangen.

Eine sehr zweifelhafte Stellung haben die Orthonectiden und Dicyemiden. Es soll hier nur eine Bemerkung über die Auffassung der inneren Zellen eingeschaltet werden. Man sieht diese gewöhnlich für entodermale Elemente an, meiner Auffassung nach

mit Unrecht, denn man kann sie doch nicht allein darum, weil sie unter dem Ektoderm liegen, als Entoderm bezeichnen, sondern man muß vielmehr beachten, welche Funktion die betreffenden Elemente haben. Da ist es klar, daß die inneren Zellen der Orthonectiden und Dicyemiden mit dem Verdauungsgeschäft nicht das Geringste zu thun haben, weil sie rings vom Ektoderm umschlossen werden. Sie sind die Produzenten der Keimstoffe. Daher kann man diese Organismen etwa mit den Volvoxkolonien vergleichen, in welchen ja auch von den Körperzellen verschiedene Fortpflanzungszellen im Innern liegen. Die Achsenzelle der Dicyemiden dürfte ein Homologon oder wenigstens ein Analogon der Urkeimzelle von Musciden, von Chätognathen, Nematoden etc. sein, während das Entoderm wie bei Cestoden vollkommen fehlt.

Danach kann die Einreihung der Dicyemiden und Orthonectiden unter die Gasträaden kaum aufrecht erhalten werden, auch die Abwesenheit einer Darmhöhle und eines Urmundes spricht dagegen, ebensowenig HATSCHKE's Auffassung (15, p. 296), weil auch diese die entodermale Natur der inneren Zellen voraussetzt. Die Trennung der Geschlechter deutet auf einen phyletisch abgeleiteten Zustand.

Unter den Polycladen ist es nur der eine Zweig, der zu den höheren Bilaterien hinüberführt, die mit einem Saugnapf versehenen Genera, in deren Reihe, wie es LANG beschrieben hat, die Mundöffnung immer weiter nach dem Vorderende hin verschoben wird, wo sie ja der Regel nach bei höheren Tieren gelegen ist.

Es ist manchmal schwierig, bei der einen oder der anderen Tiergruppe die Bedingungen aufzufinden, welche zu ihrer besonderen Ausbildung geführt haben. Sicher war eine Streckung des Leibes, wie sie schon von den cotyleen Polycladen erworben ist, für die Fortbewegung von Nutzen, sowohl für die kriechende wie für die schwimmende. Die letztere wurde fast immer durch Muskelaktion bewirkt, namentlich durch die Längsmuskulatur, bald durch Schlingelung in wagerechter Ebene, indem sich abwechselnd die Muskeln der rechten und linken Seite kontrahierten bald in senkrechter Ebene durch abwechselnde Kontraktionen der Bauch- und Rückenseite. Durch Fortsatzbildungen können solche Bewegungen noch wirksamer gemacht werden.

Festsetzung kann auf verschiedene Art bewirkt werden. Der Saugnapf befähigt die Polycladen zu vorübergehender Anheftung und mag gelegentlich zu dauernder Festsetzung Veranlassung ge-

geben haben, während in anderen Fällen Teile der ursprünglichen Rückenfläche dazu verwendet zu sein scheinen. Diese Verhältnisse sind nicht immer klar, so ist es bei den Bryozoen ungewiß, ob die angeheftete Seite der Bauch- oder der Rückenfläche der verwandten Tiere entspricht, für beide Auffassungen lassen sich Gründe vorbringen.

Beziehung der Polycladen zu Mollusken.

Von den Mollusken scheint es mir klar, daß ihre Organisation in erster Linie durch kolossale Vergrößerung des Saugnapfes der Polycladen zu erklären ist, indem dieser nicht allein zur Anheftung, sondern auch zu der freilich wenig ausgiebigen Kriechbewegung verwendet wurde und so die Grundlage gebildet hat für die Ausbildung des Fußes. Dieser hat bei den ältesten Formen der Prosobranchier und bei Chiton ganz die Form eines großen Saugnapfes, und daß sich mit seiner Hilfe die Tiere sehr fest an die Glaswände des Aquariums anheften können, davon kann man sich namentlich bei *Haliotis* leicht überzeugen. Diese Fähigkeit wird noch vermehrt durch epitheliale Klebdrüsen in der Sohle; aus ihnen hat sich bei den Lamellibranchiern der Byssusapparat entwickelt.

Die Hauptsache indessen für die Wirksamkeit eines solchen Saugnapfes sind die Retraktormuskeln. Es leuchtet ein, daß ein so mächtiges Organ wie der Molluskenfuß einen sehr starken muskulösen Apparat besitzen muß. Dieser kann aber wiederum nur dann die nötige Wirkung erzielen, wenn er am anderen Ende einen festen Ansatz findet. Die Polycladen besitzen nur eine etwas festere Basalmembran als Stütze des Körpers und zum Ansatz der Muskeln; eine solche würde sicher nicht so viel Widerstandskraft besitzen, um den Rückziehern des Fußes den Grad von Spannung zu gestatten, welcher nötig ist, um ein Ansaugen zu bewirken. Da nun die Retraktoren am Rücken des Tieres inserierten, so mußte dort notwendigerweise sich ein Hautskelett ausbilden, indem sich die Basalmembran bedeutend verstärkte und erhärtete. Dieses dorsale Hautskelett, welches also in engster Beziehung zu dem Fuße und seinen Rückziehern steht, bildet einen wesentlichen Bestandteil der Schale von Mollusken. Der andere Teil ist epithelialer Herkunft, eine Cuticularbildung. Wäh-

rend die Ventralseite der älteren Mollusken ebenso wie die ganze Oberfläche der Polycladen mit Wimperepithel bekleidet ist, hat sich auf der Dorsalseite eine mehr oder weniger starke Schicht von Cuticularsubstanz abgelagert, in welcher häufig Nadeln von kalkiger oder chitiniger Substanz stecken. So finden wir es bei den Amphineuren. In Verbindung mit dem Hautskelett bildete sich die Cuticula mit den Nadeln zu einer festen Kalkschale aus, wie sie für die älteren Mollusken so charakteristisch ist.

Es sei erwähnt, daß sich die innige Wechselbeziehung zwischen Muskulatur und Schale auch darin ausspricht, daß den paarigen Ansätzen entsprechend die Schale häufig bei primitiven Formen eine Andeutung einer Zusammensetzung aus zwei seitlichen Teilen zeigt, welche wie bei Lamellibranchiern beweglich mit einander verbunden oder teilweise verwachsen sein können (*Haliotis* etc.). Ich werde auf diese Verhältnisse an anderem Orte ausführlicher eingehen.

Entsprechend der Zusammensetzung der Molluskenschale aus zwei verschiedenen Teilen hat sie die beiden Funktionen: als Skelettbildung zur Muskelanheftung und als Schutzvorrichtung; auch die letztere hat naturgemäß ihren Platz auf der Dorsalseite.

Bei einem Vergleiche der aus acht Folgestücken zusammengesetzten Schale der Chitonen mit den Schalenbildungen der Prosobranchier, bei denen nicht nur die eigentliche Schale, sondern auch der Deckel von vornherein vorhanden gewesen ist, sich aber allerdings häufig rückgebildet hat, ist es mir wahrscheinlich, daß der letztere ebenso zur Schale gehört, wie die Teilstücke von Chiton zu einander, oder mit anderen Worten, daß er ein Homologon ist eines Teiles der Chitonschale, während die eigentliche Schale einem anderen Teile derselben entspricht. Hier würden dann also zwei hintereinandergelegene Schalenstücke vorhanden sein, vorn die tiefe Spiralschale, hinten der flache Deckel. Die Verhältnisse liegen insofern bei Prosobranchiern anders, als der hintere Teil der Eingeweide infolge einer eigentümlichen Drehung nach vorn verschoben ist; dadurch kommt die hintere Schale unmittelbar auf die Fußmuskulatur zu liegen. Bei der nahen Verwandtschaft, welche zwischen Chitonen und Prosobranchiern unzweifelhaft besteht, glaube ich, daß diese Art der Vergleichung der Schalenstücke nicht unwahrscheinlich ist, wenn man nur den Fuß als das ansieht, was er ursprünglich jedenfalls ist, der ventrale, zu einem mächtigen Saugnapf ausgebildete Hautmuskelschlauch mit den dazu gehörenden Transversal-

muskeln. Weil man meist den Fuß für ein ventrales Anhangsgebilde hielt, indem man von modifizierteren Formen ausging, so hat man den Deckel nicht als der Schale gleichwertig, sondern als eine ventrale Bildung angesehen.

Aber was ist denn bei Gastropoden ventral, was dorsal? Diese Frage möchte ich in folgender Weise beantworten. Wie ich an anderem Orte (39) auseinandergesetzt habe, halte ich die Krause der ältesten Prosobranchier für eine aus dem mit Sinnesorganen besetzten Körperrande der Polycladen hervorgegangene Bildung. Wenn das richtig ist — und ich wüßte in der That keinen Grund, der dagegen spräche —, so wäre die Krause als Grenze zwischen Bauch- und Rückenseite anzusehen, demnach ist dorsal, was darüber liegt, somit auch der Deckel, da er bei Trochiden, wo er und die Krause zusammen vorkommen, sich über der letzteren befindet.

Ebenso wie die Chitonen sich einzurollen vermögen, wodurch sie nach allen Seiten hin geschützt sind, ist auch der Vorgang, durch den sich die Deckelschnecken in die Schale zurückziehen und diese verschließen, als ein Einrollen aufzufassen; es fehlen hier nur die Gelenke zwischen den beiden Teilstücken. Während den Chitonen die größere Zahl der letzteren einen allseitigen Schutz gewährt, vertieft sich bei den Gastropoden die Schale so weit, daß sie das ganze Tier aufzunehmen vermag. Hier haben sich Schale und Deckel mehr zu Gegenstücken ausgebildet, was übrigens schon die natürliche Folge der Spiraldrehung ist, welche beide in entsprechendem Sinne angenommen haben.

Es ist von Wichtigkeit, die Muskulatur, welche Schale und Deckel verbindet, in Zusammenhang mit der soeben mitgeteilten Auffassung zu betrachten. Wenn der Deckel eine hintere dorsale Schale ist, so muß der Verbindungsmuskel mit der eigentlichen vorderen Schale ein dorsaler Längsmuskel sein und würde den dorsalen Muskeln entsprechen, welche das Einrollen der Chitonen zu Wege bringen. Daher darf man diesen Muskel nicht mit den dorsoventralen „Schalenmuskeln“ zusammenwerfen, welche von der Schale zur Fußsohle gehen und bei deckellosen Formen ein Anpressen der ersteren an den Boden oder auch ein Zurückziehen des Weichkörpers bewirken. BÉLA HALLER (12) bildet einen Längsschnitt durch den Fuß von *Concholepas* ab (Fig. 50), in welchem man neben dem Verbindungsmuskel (*a*) von Schale und Deckel von beiden zur Fußsohle ausstrahlende Muskelbündel (*m* und *c*) wahrnimmt.

Ich will hier noch einige Bemerkungen über den für die Mollusken so wichtigen Fuß beifügen, zunächst über den sogen. „Fuß“ von *Proneomenia*. HUBRECHT (21) beschreibt die in einer ventralen Rinne gelegene schmale, zugespitzte Hautfalte und will dieselbe trotz des Widerspruches einiger Zoologen für ein Homologon des Molluskenfußes, demnach vermutlich die Rinne für homolog mit dem Mantelraume halten. Als ob es gar kein Kriterium für die Zulässigkeit einer solchen Homologisierung gäbe! Ueber die Verwandtschaft der *Proneomenia* mit *Chiton* ist doch wohl niemand im Zweifel; dieselbe ist dadurch, daß ich bei *Chiton* (*Prochiton*) *rubicundus* zahlreiche Konnektive zwischen den Bauch- und Seitensträngen gefunden habe, noch sicherer begründet worden, so daß die Nervensysteme beider Gattungen eine sehr große Aehnlichkeit zeigen. Daher muß es ohne Zweifel erlaubt sein, nach den vier Längsnervensträngen den Körper in entsprechende Abschnitte zu teilen. Der Fuß von *Chiton* nimmt den ganzen ventralen Raum ein zwischen den Seitensträngen, und er enthält die beiden Bauchstränge, welche seine Muskulatur innervieren; danach kann es nicht im geringsten zweifelhaft sein, daß diesem Fuße die ganze Ventralhälfte von *Proneomenia* homolog ist von einem Seitenstrange bis zum anderen. Dem entspricht die Muskulatur durchaus, da nicht nur zu beiden Seiten der Rinne die Längsbündel stark entwickelt sind, sondern auch die von der Rinne in regelmäßigen Abständen schräg nach den Seiten ziehenden Transversalbündel sich ganz ähnlich wie im Molluskenfuße verhalten. Die Rinne ist dann der Kriechsohle oder wahrscheinlich nur einem Teile derselben, einer bald erhaltenen, bald sich rückbildenden medianen Rinne homolog; damit stimmen auch die Drüsen überein, welche bei *Proneomenia* in die Rinne, bei Mollusken in die Sohle ausmünden — bei *Chiton* sind sie freilich rückgebildet, teilweise aber in der ontogenetischen Entwicklung nachweisbar.

Es fragt sich nur, welches die physiologische Bedeutung der Bauchfalte von *Proneomenia* ist; daß sie zum Kriechen nicht verwendbar ist, ist gewiß — auch darin entspricht sie dem Fuße von *Chiton* nicht. Wenn man beobachtet hat, daß sie hervorgestreckt und bewegt wurde, so wüßte ich nicht, welchen anderen Zweck das haben könnte als den, die Kriechfläche zu betasten. Ich halte diese Falte daher für ein sensibles Organ.

Auch der Molluskenfuß ist sensibel, und zwar häufig in solchem Maße, daß ich ihn als das Tastorgan *κατ' ἐξοχήν* be-

zeichnen möchte. BROCK hat in einer seiner letzten Arbeiten (4) hierzu einen interessanten Beitrag geliefert. Die ursprünglich in der Sohle ziemlich gleichmäßig verteilten Sinneszellen konzentrieren sich allmählich nach dem Vorderrande hin, der beim Kriechen hauptsächlich mit Fremdkörpern in Berührung kommen muß; dieser zeichnet sich schon bei *Haliotis* durch großen Nervenreichtum und ein ausgezeichnetes Sinnesepithel aus. Bei höheren Tieren kann der Vorderteil des Fußes eine besonders starke Ausbildung erlangen und sich von dem zum Kriechen verwendeten Teile absetzen; dann bezeichnet ihn BROCK als ein sensibles Propodium.

Dieses enthält einen starken Nervenplexus, welcher mit den Pedalganglien zusammenhängt.

Neben diesem Verhalten ist es interessant, das der Cephalopoden zu betrachten. Gegenüber anderen Autoren, welche sich über die Homologien der Arme ausgesprochen hatten — hauptsächlich ist GROBBEN'S Vergleich mit den Cirren von *Dentalium* zu erwähnen —, hat PELSENER (30) nachgewiesen, daß die Arme einem Teile des Fußes anderer Mollusken entsprechen, und JATTA (22) hat sich dem angeschlossen, da er beobachten konnte, daß die Armnerven den größten Teil ihrer Fasern aus den Pedalganglien erhalten. Ich halte dadurch die entgegengesetzten Anschauungen für genügend widerlegt. Was indessen die nähere Homologie der Arme und des Trichters mit Teilen des Gastropodenfußes angeht, so stimme ich mit PELSENER ganz und gar nicht überein. Dieser Forscher will nämlich die Arme dem Kriechfuße und den Trichter der Krause der Rhipidoglossen homologisieren. Dabei erwähnt er des Propodiums von *Natica* als einer ähnlichen Bildung und bildet auch die „ganglions propédieux“ ab; es wundert mich, daß er dadurch nicht zu der ungleich näher liegenden Ansicht gekommen ist, daß die Arme einem Propodium entsprechen, der Trichter dagegen dem Kriechfuße. PELSENER'S Homologisierung entspricht den Verhältnissen in keiner Hinsicht, denn während die Arme vor dem Trichter liegen, liegt die Krause neben und über dem Fuße; die Krause ist eine sensible Hautfalte, von der es unmöglich ist, sich ihren Übergang in den Trichter vorzustellen. Die Arme enthalten langgestreckte Ganglien, die sich durch die „Brachialganglien“ vorn an die Pedalganglien anschließen, den Trichter innervieren die letzteren; dagegen versorgen den Fuß der Rhipidoglossen die Pedalganglien, während die Krause ihre eigenen gangliösen Bestandteile enthält — also sind überall Unähnlichkeiten vorhanden. Bei dem von mir vorge-

schlagenen Vergleiche der Arme mit einem Propodium, des Trichters mit dem Kriechfuße fallen alle angeführten Schwierigkeiten fort; der Plexus im Propodium entspricht den Strängen in den Armen, welche ich Brachialganglien nennen will, die Präpedal- oder vorderen Fußganglien (ganglions propédieux), wie sie zu benennen sein dürften, den ebenso zu nennenden „Brachialganglien“ PELSENER's; die Lage stimmt überein, und es scheint mir auch durchaus nicht schwierig, sich die Entstehung der Arme aus einem sensiblen Propodium durch Zerteilung des Randes und die des Trichters durch Vermittelung des Verhaltens von Nautilus aus dem saugnapfförmigen Kriechfuße niederer Gastropoden vorzustellen.

Ueberhaupt ist der Molluskenfuß ein rechtes Universalwerkzeug, etwa dem Elefantenrüssel an die Seite zu stellen; er dient schon von vornherein als Haftorgan und zum Kriechen, sowie auch zum Tasten. In der Reihe der Mollusken hat er dann mannigfache Umbildungen, hauptsächlich durch besondere Entwicklung eines Randteiles des ursprünglich saugnapfförmigen Gebildes¹⁾, erfahren, wodurch er zu weiteren Funktionen befähigt wird, wie wir es schon soeben von den Cephalopoden gesehen haben. So dient er manchmal zu hüpfender Bewegung vermittels des bedeutend verlängerten Vorderarmes (Cardium, Strombus); in anderen Fällen ist der letztere durch seitliche Bewegungen zum Schwimmen benutzt und hat die Flosse der Heteropoden aus sich hervorgehen lassen. Da die Heteropoden (Pterotrachea) beim Schwimmen ihren Fuß nach oben kehren und denselben in ähnlicher Weise gebrauchen, wie etwa die Seepferdchen ihre Rückenflosse, so liegt hier ein ähnlicher Fall vor, wie beim Übergange der Stammform der Vertebraten von der kriechenden zur schwim-

1) Es herrscht in der Benennung solcher besonders ausgebildeter Teile des Molluskenfußes eine ziemliche Konfusion, namentlich im Gebrauche der Bezeichnung Epipodium; daher möchte ich mir erlauben, folgende Namen mit ihrer Definition zum allgemeinen Gebrauche vorzuschlagen. Protopodium ist der saugnapfförmige Fuß der primitiven Formen, Propodium der besonders stark entwickelte Vorderrand, gleichviel von welcher Form und physiologischer Bedeutung — die von Brock beschriebene Art mag man als sensibles Propodium von anderen unterscheiden, Metapodium der starke, oft deckeltragende Hinterrand, Parapodien die verbreiterten Seitenränder. Eine wesentlich verschiedene Bildung ist das Epipodium (KRAUSE) der Ehipidoglossen, welches mit den Rändern des Protopodiums gar nichts gemein hat und eigentlich überhaupt nicht zum Fuße gehört.

menden Lebensweise, darum sehr interessant, weil hier die Zwischenformen besser erhalten sind.

In einer anderen Reihe von Gastropoden haben sich die Seitenränder des Fußes — nicht etwa ein Homologon der Krause von Rhipidoglossen — stärker ausgebildet, so daß sie wie Flügel zum Schwimmen Verwendung finden; so ist es bei Opisthobranchiern, unter denen Pleurobranchus Meckelii noch deutlich die ursprüngliche Fußform behalten hat, während die Seitenränder bereits als Flossen dienen können, wie ich mich zu überzeugen Gelegenheit hatte, ähnlich bei zahlreichen Verwandten. Man kann hier die weitere Ausbildung der Flügel durch zahlreiche Übergänge bis zu der höchsten Stufe, welche sie bei Pteropoden erlangt haben, verfolgen.

Auch die fischähnliche Form des Körpers von Phyllirrhoe ist ein sehr auffälliges Beispiel von Umbildung in Folge von veränderter Lebensweise.

Mit der Ausbildung des Fußes und der Schale in der beschriebenen Weise hängt die starke Entwicklung der Transversalmuskeln zusammen.

Diesem Umstande verdanken die Mollusken das eigentümliche Bild, welches ihre Muskulatur darbietet. Da außerdem nicht nur der dorsale Teil des Hautmuskelschlauches, sondern auch oft ein Teil des ventralen durch die Schale funktionslos geworden und daher rückgebildet ist, so haben O. und R. HERTWIG (18) die Muskulatur der Mollusken dazu benutzt, um einen fundamentalen Gegensatz zu derjenigen der Anneliden zu statuieren. Wenn man aus dem Verhalten des Muskelsystems auf die Verwandtschaftsverhältnisse beider Gruppen derartige Schlüsse ziehen will, wie es in der Cölomtheorie geschehen ist, so kann ich dem durchaus nicht beistimmen. Schon allein die Berücksichtigung der Solenogastres (7) ist genügend, um zwischen den beiden Entwicklungsreihen das Bindeglied herzustellen, und ich will beifügen, daß manchmal auch die Muskeln von eigentlichen Mollusken ganz regelmäßige Anordnung zeigen.

Gegenüber den Muskeln der Polycladen zeigen die der Mollusken im ganzen mehr eine Anpassung an bestimmte Organe. namentlich eine starke Ausbildung einzelner Quermuskeln und eine Beschränkung in der Zahl derselben. Während die Transversalmuskulatur von Polycladen und ebenso von Proneomenia durch ihre regelmäßige Anordnung zwischen den Darmdivertikeln

eine Segmentierung andeutet, ist durch die verschiedenartige Ausbildung dieser Bündel bei Mollusken jede Spur von Metamerie verwischt.

Mit der Muskulatur haben auch die Innervationscentren derselben sich verändert, die dorsalen sind ganz rückgebildet. In welcher Art ich mir die Veränderungen vorstelle, durch welche die verschiedenen Anordnungen des Nervensystems von Mollusken aus dem der Polycladen hervorgegangen sind, habe ich an anderer Stelle (39) auseinandergesetzt. Es sei hier nur auf den einen Punkt hingewiesen, daß die Cerebralganglien der Mollusken allem Anschein nach nicht den oberen Schlundganglien der Polycladen homolog sind, sondern daß die letzteren ganz oder doch größtenteils rückgebildet und durch neu entstandene, sich ihnen anschließende Centren ersetzt sind. Demnach verhalten sich diese Ganglien zu einander wie die von Polycladen und Ctenophoren. Die Rückbildung der Sinnesorgane, welche von diesen Centren innerviert wurden, hat auch hier das Verschwinden der letzteren veranlaßt. Die beiden ventralen Hauptstränge der Polycladen sind einerseits durch die bedeutende Verstärkung der Muskulatur, andererseits durch Ausbildung ventraler Sinnesorgane selbständiger geworden, und sie haben die ventralen Centren der Mollusken aus sich hervorgehen lassen.

Die Amphineuren und die niederen Prosobranchier (*Haliotis*) haben ein in hohem Maße decentralisiertes Nervensystem und schließen sich in dieser Beziehung am engsten an die Stammform an, wogegen die übrigen höher differenzierte Ganglienknotten besitzen.

Während gewöhnlich das Hauptcentrum am Vorderende der Tiere liegt, ist ein solches bei gewissen Lamellibranchiern (*Pecten*) am Hinterende ausgebildet, indem einerseits die Sinnesorgane, andererseits die Muskulatur hier ganz bedeutend gegen vorn überwiegt.

Für die Beziehungen der Mollusken zu anderen Tiergruppen ist am interessantesten das Nervensystem der Amphineuren, einerseits wegen seines engen Anschlusses an das der Polycladen, andererseits wegen seiner großen Ähnlichkeit mit dem von Chaetopoden. Unter ihnen zeigen die Chitonen und namentlich *Proneomenia* jedenfalls die ursprünglichsten Verhältnisse, während *Chaetoderma* eine weiter differenzierte Form darstellt.

Der Verdauungstrakt der Mollusken ist in folgender Weise von dem der Polycladen abzuleiten. Ein ausstülpbarer Rüssel

kommt bei Polycladen und bei Amphineuren vor; er mag wenigstens teilweise in beiden Gruppen homolog sein. Jedoch ist hervorzuheben, daß bei den Mollusken der Radula- und Kieferapparat neu aufgetreten ist und mit diesem mag ein erheblicher Teil des Pharynx neugebildet sein.

Bei den höheren Polycladen erstreckt sich der Hauptdarm nach LANG vom Pharynx bis nahe an das hintere Körperende. Hier hat sich alsdann das Proctodaeum ausgebildet, vielleicht bei einer Änderung der Nahrung. Zu den Mollusken hin hat sich der Darm vermuthlich in zwei verschiedenen Arten ausgebildet. Auf der einen Seite sind die vom Hauptdarm abgehenden Äste verkürzt, und zwar gleichmäßig durch den größten Teil des Körpers; dadurch ist der weite, mit regelmäßigen Einschnürungen versehene Darm von *Proneomenia* entstanden. Eine auffällige Uebereinstimmung besteht zwischen einem nach vorn gerichteten Blindsacke von *Proneomenia* und dem vorderen unpaarigen Darmaste der Polycladen.

Auf der anderen Seite sind die Darmäste an einem großen Teile völlig verschwunden, während sie an einem anderen Teile stark entwickelt bleiben. Mit der Entstehung des Afters ging ihnen in diesem Falle die ursprüngliche Bedeutung für die Fortleitung der Nährstoffe verloren und sie wurden zu Anhangsgebilden des Hauptdarmes, welche die Funktion von Drüsen übernahmen. Hauptsächlich dürfte in solcher Weise die Leber der Mollusken entstanden sein, während der Teil des Hauptdarmes, in welchen dieselbe mündet, sich zum Magen, der übrige zum Darm differenzierte.

Es ist möglich, daß der Magen schon von vornherein mit einem hinteren Blindsacke ausgestattet war, da ein solcher sich bei zahlreichen Mollusken findet. Die histologischen Verhältnisse, namentlich die Differenz zwischen den Epithelien des Magens und der Leber gegenüber dem mehr gleichmäßigen Verhalten bei den Polycladen, lassen sich mit meiner Anschauung recht wohl vereinigen.

Eigene Athmungsorgane sind bei Polycladen noch nicht vorhanden; die allgemeine Hautwimperung wird dem Athmungsbedürfnis jedenfalls so günstige Bedingungen gewähren, daß die Sauerstoffaufnahme durch die Haut genügt. Das ändert sich mit der Ausbildung einer starken Cuticula. Es sind nunmehr zur Vergrößerung der Oberfläche Fortsätze für eine lokalisierte Respiration entstanden, und zwar bei Mollusken ursprünglich zwei in

der Analgegend. An denselben wurde durch Entwicklung von zwei Reihen von Fäden oder Blättern eine weitere Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche bewirkt. Diese beiden Abdominalkiemen mögen ursprünglich vielleicht als Taster fungiert haben, wofür der Umstand sprechen dürfte, daß sie in der Regel mit einem Sinnesorgan, nämlich dem SPENGL'Schen „Geruchsorgan“, verbunden sind. Sie sind bei den Solenogastres und bei vielen Mollusken erkennbar, während die zahlreichen neben dem Fuße gelegenen Kiemen von Chiton wahrscheinlich eine andere Entstehung haben (39, p. 411).

Athmungsorgane können als solche nur dann existieren, wenn durch ein Blutgefäßsystem die mit Sauerstoff beladenen Säfte auch entfernteren Körperteilen wie durch eine Röhrenleitung zugeführt werden. Aus den Verhältnissen, welche das Cirkulationssystem der Mollusken zeigt, scheint mir unwiderleglich hervorzugehen, daß es in unmittelbarem Anschluß an die Kiemen entstanden sein muß. Im einfachsten Falle nämlich ist ein hinten gegabeltes Rückengefäß vorhanden, dessen Hinterenden in die Kiemen hineinreichen und in welchem ein Teil durch stärkere Ausbildung einer Muskulatur und von Klappen zum Herzen geworden ist. Dieser muskulöse Teil hat, wie das von vornherein zu erwarten ist, jedenfalls dicht vor den Kiemen gelegen, aus denen er das Blut nach vorn zu schaffen hatte, dort wo die beiden Aste noch getrennt waren, und mit dieser Lage hängt es zusammen; daß die Mollusken ursprünglich zwei Herzen besessen haben, für jede Kieme ein eigenes. Ob noch früher das ganze Rückengefäß pulsierte, ist für die Mollusken nicht nachweisbar.

Die beiden Herzen haben sich freilich in den meisten Fällen einander genähert und sind zu einem verschmolzen, analog manchen anderen ursprünglich paarigen Organen, z. B. den Keimdrüsen. Jedoch scheinen mir gewisse Verhältnisse nur durch die Annahme einer ursprünglichen Duplicität des Herzens erklärbar. In erster Linie gilt das von dem Doppelherzen der Gattung *Arca*. Daß diese zu den ältesten Muscheln gehört, wird jetzt allgemein anerkannt, und da hier die beiden primitiven Abdominalkiemen vorhanden sind, so liegt von vornherein kein Grund vor, warum der hier in Rede stehende Teil des Gefäßsystems nicht ursprüngliche Verhältnisse bewahrt haben sollte. Einmal ist es mir höchst unwahrscheinlich, daß — namentlich bei Berücksichtigung der sonstigen Ursprünglichkeit in den Organisationsverhältnissen von *Arca* — ein einheitliches Herz etwa durch hinter ihm gelegene

Muskeln in zwei Hälften geteilt werden sollte; man stelle sich das nur von anderen Tieren, beispielsweise von Vertebraten vor, ich glaube nicht, daß man einen solchen Vorgang wahrscheinlich finden wird. Dagegen will ich gern gelten lassen, daß durch solche Muskeln eine Verbindung zweier ursprünglich getrennter Herzen verhindert werden kann. Sodann scheint mir eine solche Annahme auch aus anderen Gründen zu verwerfen. Es ist durch ZIEGLER (41) die ontogenetische Entwicklung des Pericardiums von *Cyclas* aus zwei symmetrischen Bläschen nachgewiesen; ein entsprechendes phylogenetisches Stadium mit zwei Pericardien ist bei *Arca* zeitlebens erhalten und daher ohne Zweifel als primitiv anzusehen. Wie ist das aber mit der Annahme eines unpaarigen primitiven Herzens vereinbar?

GROBEN (8) hat sich für die Annahme eines ursprünglich einheitlichen Herzens ausgesprochen, jedoch sind die von ihm angeführten Gründe höchst zweifelhafter Art. Als einen solchen führt er an, daß „bei den mit den Mollusken verwandten, einfachere Bauverhältnisse aufweisenden Anneliden“ das Gefäßsystem ursprünglich ein weiter Blutsinus ist, „welcher in der Muscularis des Darmes selbst gelegen ist und ringsum den Darm umgibt. — Danach wäre sehr leicht das einfache Herz der Lamellibranchier aus einem ringförmigen Darmblutsinus entstanden zu erklären und seine ursprüngliche Einfachheit folgert daraus von selbst.“ Wodurch beweist GROBEN aber wohl seine Behauptung, daß die Anneliden in dieser Beziehung ursprünglichere Verhältnisse zeigen, als die ältesten Mollusken? Das ist mir vollkommen unklar und ich muß diese Behauptung vorläufig als unbewiesen hinstellen. Kaum anders steht es mit der Ansicht, daß bei Anneliden der Darmsinus ohne dorsale Gefäße gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten ein primäres, die Duplizität des Rückengefäßes dagegen ein sekundäres Verhältnis darstellt. Außerdem sieht GROBEN die Paarigkeit des Pericards von *Arca* als ursprünglich an, dagegen soll „die Duplizität des Herzens aus der Erhaltung eines ontogenetischen Stadiums durch Bildungshemmung zu erklären“ sein, „hervorgerufen durch die mächtige Entwicklung des hinteren Retractors, welcher sich weit nach vorn hin ausdehnt“.

Gegen die letzte Annahme habe ich mich bereits ausgesprochen. Ich will nun nachzuweisen versuchen, daß die Cirkulationsverhältnisse der Mollusken nicht in der von GROBEN vertretenen Art auf die von Anneliden zurückführbar sind. Betrachten

wir die Gefäße der Solenogastres neben denen von *Arca*, so finden wir in beiden Fällen den innigen Zusammenhang der dorsalen Gefäße, welche das Centrum der Cirkulation enthalten, mit den beiden Abdominalkiemen, dagegen fehlt eine Beziehung des Herzens zu einem Darmsinus vollkommen. Ich behaupte daher, daß die dorsalen Gefäße der Mollusken die Bedeutung haben, welche ich ihnen schon oben zugesprochen habe: das sauerstoffreiche Blut aus den Kiemen den vorderen Teilen des Körpers zuzuführen (vgl. 15, p. 158), und daß sie im Anschluß an diese Funktion entstanden sind. Vorn laufen sie in Lakunen aus, und durch diese kehrt das Blut zu den Kiemen zurück; mit diesem Lakunensystem hängt auch der Darmsinus zusammen. Das ganze System unregelmäßiger Hohlräume stellt vermutlich eine primäre Leibeshöhle dar. Wenn in einer solchen eigentliche Gefäße entstehen, gleichviel auf welche Weise, so mag es wohl möglich sein zu behaupten, sie entstünden aus einem Darmsinus, weil dieser den Hauptteil des Hohlraumsystems darstellte.

Bei dem mit *Arca* nächstverwandten *Pectunculus* zeigt das einheitliche Herz auch darin nicht die Eigenschaften eines Darmsinus, daß sein Hohlraum vom Darme durch eine starke Ringmuskulatur und teilweise auch durch eine Längsmuskellage getrennt ist.

Weiter fragt sich dann, wie bei meiner Auffassung das vom Darme durchbohrte Herz vieler Mollusken zu erklären ist, da ich die unmittelbare Entstehung aus einem Darmsinus verwerfe. Diese Frage beantwortet sich leicht genug bei Berücksichtigung der aus den Herzen entspringenden Arterienstämme von *Arca*. Diese teilen sich sogleich nach ihrem Ursprunge in zwei Äste, von denen der eine im Bogen nach vorn, der andere nach hinten geht; ersterer vereinigt sich mit dem der anderen Körperhälfte dorsal von Magen und Leber, letzterer dagegen ventral vom Darme, so daß dieser zwischen den vorderen und hinteren Arterien hindurchzieht. Es ist nun doch verständlich, daß bei einer gegenseitigen Annäherung der Herzen bis an den Darm die Ursprünge der Arterien vorn über, hinten unter dem Darm sich erweiterten, bis die pulsierenden Räume miteinander zu einem verschmolzen; so ist ganz einfach das vom Darme durchbohrte Herz höherer Lamellibranchier und ähnlich auch das mancher Prosobranchier entstanden. Bedingung für den beschriebenen Vorgang ist nur das Vorhandensein der hinteren Arterien, welche jedenfalls als Äste der vorderen entstanden sind, gleichzeitig mit einer Verschiebung des Herzens

nach vorn, wodurch das hintere Körperende eine besondere Versorgung mit arteriellem Blute benötigte.

Da einige Muscheln, namentlich *Nucula* (29) und *Melagrina* (28), zwei Gattungen, welche neben *Arca* zu den primitivsten gehören, ein nicht vom Darne durchbohrtes Herz besitzen, so liegt auch darin ein schwerwiegender Grund gegen die Annahme eines ursprünglich durchbohrten Herzens, denn man kann wohl von dem Verhalten bei *Arca* aus dieses Undurchbohrtsein erklären, indem man, wenigstens für *Nucula*, annimmt, daß nur über dem Darne den vorderen Aorten entlang die beiden pulsierenden Räume sich zu einem queren Stamme miteinander vereinigt haben, von welchem die vordere und die hintere Aorta unsymmetrisch abgehen, während ein unpaariges durchbohrtes Herz hierfür nicht gut zum Ausgang genommen werden kann.

Da bei *Solenogastres* die hinteren Arterien nicht entwickelt sind, so ist natürlich das Herz nicht vom Darne durchbohrt.

Das Resultat dieser Betrachtung über das Cirkulationssystem der Mollusken ist also dieses: In Zusammenhang mit einem Kiemenapparate sind die Blutgefäße entstanden, und zwar hat ursprünglich vor jeder der beiden Abdominalkiemen ein Herz gelegen.

Im Anschluß hieran soll nun das Perikard der Mollusken besprochen werden, welches für die vergleichende Anatomie von weitgehendem Interesse ist. Im ganzen schließe ich mich dabei an GROBBEN'S Ausführungen (9) an, welche sich in erster Reihe auf die Untersuchung der Cephalopoden stützten. Den Hauptpunkt für unsere Betrachtung enthält GROBBEN'S Satz: „In dem Umstande, daß die Höhlung der Geschlechtsdrüse noch als Teil der großen Leibeshöhle erscheint, spricht sich ein phyletisch alter Zustand im Bau des Geschlechtsapparates bei den Cephalopoden aus, welcher an die einfachsten Verhältnisse der Würmer anschließt.“

Mir scheint ein höchst wichtiger Zustand bei den *Solenogastres* erhalten zu sein, welcher mit unwesentlichen Änderungen als Ausgangspunkt für dieses Organsystem der Mollusken angesehen werden kann. Bei *Proneomenia* ist nach HUBRECHT'S (21) und HANSEN'S (13) Beschreibung eine doppelte, lang gestreckte Zwitterdrüse vorhanden. Am hinteren Ende hängt der Hohlraum derselben durch zwei Gänge mit dem Pericard zusammen, welches durch zwei Ausführungsvorgänge in die Afterhöhle mündet. Diese letzteren haben vielleicht mehrere Funktionen übernommen, indem sie teilweise als Eiweissdrüse,

teilweise als Nieren zu dienen scheinen. Hier ist demnach das Perikard mit den Nephridien ein Teil der Keimdrüsenhöhle, resp. von deren Ausführungsgängen.

Bei Chaetoderma ist durch Vereinigung der paarigen Drüsen, sowie durch die Trennung der Geschlechter eine höhere Differenzierung ausgedrückt. Kopulationsorgane sind, wie gewöhnlich auch bei Polycladen, vorhanden, aber nicht überall in gleicher Entwicklung. Die von Neomenia scheinen am besten ausgebildet zu sein; es findet sich ein doppelter Penis, sowie ein weibliches Kopulationsorgan nebst Receptaculum seminis.

Mit den Polycladen verglichen finden wir hier eine Reihe wichtiger Differenzen. Die zahlreichen zerstreuten Keimdrüsen haben sich vermutlich mit den Uteri vereinigt und sind dahin gerückt, wo ihnen durch die Nähe des Verdauungstraktes und der Arterien die günstigsten Bedingungen geboten sind, an die Dorsal-seite. Die hinteren Abschnitte der Höhlungen sind zu den neuentstandenen Herzen in Beziehung getreten und haben sich zu den ursprünglich paarigen Perikardien ausgebildet.

Mit der Entstehung von Cirkulationsorganen hängt auch die Umbildung der Ausführungsgänge zu einem exkretorischen Apparate zusammen. Während bisher durch die im ganzen Körper verbreiteten Exkretionsröhren (Pronephridien) der Turbellarien die fortzuschaffenden Stoffe am Orte ihrer Entstehung aufgenommen wurden, werden sie nunmehr durch das Blut weiter transportiert, um an der günstigsten Stelle abgeladen zu werden; hierzu eigneten sich jedenfalls die Ausführungsgänge der Keimdrüsen am besten. Dieselben paßten sich nach und nach dem Geschäfte der Exkretion an, ohne doch ihre ursprüngliche Bedeutung für die Ausleitung der Keimstoffe sogleich aufzugeben. Das ist erst weiterhin geschehen, indem sich von der Keimdrüse eigene Ausführungsgänge entwickelten, wie es bei den höheren Mollusken und auch schon bei Chiton der Fall ist. Die Kopulationsorgane wurden dadurch von der Keimdrüse getrennt und bildeten sich zurück. Jetzt hat sich also die ursprünglich einheitliche paarige Anlage jederseits in eine Keimdrüse mit einem Ausführungsgange und ein Perikard mit Nephridium gesondert. In der Folge nahm auch das Epithel im Pericardium exkretorische Funktion an, wodurch die Perikardialdrüse der Mollusken entstanden ist.

Wir haben hier wiederum ein höchst wichtiges Beispiel von Substitution von Organen vor uns: die Pronephridien werden ersetzt durch die Nephridien in Verbindung mit dem zirkulierenden

Blute. Sie bilden sich daher zurück und sind nur noch in der ontogenetischen Entwicklungsgeschichte der Mollusken nachweisbar.

Verwandtschaftliche Beziehungen der Amphineuren.

Es wurde soeben gezeigt, wie die Organe der Mollusken auf die der Turbellarien, speziell der kotyleen Polycladen, zurückführbar sind. Wir haben gesehen, daß im ganzen die Amphineuren die meisten Anknüpfungspunkte darbieten. Diese Gruppe zeigt aber auch höchst interessante Beziehungen zu anderen Stämmen, welche sich aus den Polycladen herausgebildet haben. Einige dieser Beziehungen sollen noch von vergleichend anatomischem Standpunkte aus erörtert werden, ehe ich mich zu der phylogenetischen Bedeutung der Trochophora wende.

Die Solenogastres stehen in der That so in der Mitte zwischen den Typen der Würmer und der Mollusken, daß man sie ebensogut zu dem einen wie zu dem anderen stellen kann. Die nahe Beziehung zu den Chitonen ist der Hauptgrund, daß sie zu den Mollusken gerechnet werden. Zu verschiedenen Gruppen von Würmern hin sind indessen ihre verwandtschaftlichen Beziehungen auch recht nahe, so zunächst zu Chaetopoden, weiter zu Nemertinen, und jedenfalls sind auch die Nematoden sowie die Gastrotrichen und die mit ihnen verwandten Rotatorien mit ihnen auf gemeinsame Stammformen zurückführbar. Auch von anderen Phylen ist es wohl möglich, daß sie mit den Solenogastres verwandte Stammformen besaßen, jedoch ist das teils noch zu unsicher, teils würde es mich zu weit führen, hier auf diese Fragen einzugehen.

Die Nemertinen unterscheiden sich zwar in einigen Organen wesentlich von den Solenogastres, so durch den Mangel von Seitennerven — die Längsstämme entsprechen ohne Zweifel den Bauchsträngen der Amphineuren —, das wimpernde Epithel der Oberfläche, den eigentümlichen Rüssel, die zahlreichen Keimdrüsen mit entsprechenden Öffnungen, jedoch zeigen sie auch einige durch die gemeinsame Abstammung zu erklärende Ähnlichkeiten, so die regelmäßige Aufeinanderfolge gleichwertiger Abschnitte, von denen jeder einen Teil des Darmes mit zwei Divertikeln und die zwischen den letzteren angehefteten Quermuskeln enthält.

Zwischen beiden Gruppen steht der Stamm der Anneliden, von welchem nach beiden Seiten hin, hauptsächlich aber zu den Solenogastres, Verwandtschaftsbeziehungen nachzuweisen sind. Mit

diesen stimmt überein die größtenteils cuticularisierte Epidermis (Hypodermis) und das Vorhandensein von Spicula (Borsten). Wimperung ist noch mehr reduziert als bei den Mollusken. Solche ist bei einigen sedentären Polychaeten in einer Bauchrinne erhalten, welche ohne Zweifel der von *Proneomenia* homolog ist und welche auch bei manchen anderen Polychaeten vorkommt. Die Borsten stehen auf Fortsätzen (Parapodien) im Gebiete der Seitenlinie; in entsprechender Lage befindet sich der Mantel von Chiton, welcher mit Spicula und, wie ich beschrieben habe (39, p. 391), bei Chiton (*Prochiton*) *rubicundus* auch mit beweglichen Nadeln besetzt ist. Sowohl bei Mollusken wie bei Chaetopoden sind die Spicula, welche bei *Proneomenia* in der ganzen Peripherie verteilt sind, auf bestimmte Stellen beschränkt. Amphineuren und Chaetopoden haben in der Seitenlinie nervöse Elemente; diese versorgen bei Chiton den Mantel und die Kiemen, bei Polychaeten die Parapodien und die Cirren, welche bald zu Kiemen, bald zu Seitenorganen umgebildet sein können. Die Cerebralganglien und die Bauchstränge von *Proneomenia* sind wahrscheinlich denen von Anneliden homolog.

Die transversalen Muskelstränge, welche von der ventralen Mitte zur Seitenlinie ziehen, sind ohne Zweifel homolog. Auch ventrale oder dorsale Horizontalmuskeln, welche bei Mollusken manchmal sehr stark entwickelt sind, kommen bei Polychaeten vor. Parapodialmuskeln mögen — wenigstens teilweise — den Mantelmuskeln von Chiton entsprechen. Die Solenogastres haben einen sehr wohl ausgebildeten Hautmuskelschlauch; eine Differenz mit dem der Polychaeten ist durch die stärkere Entwicklung der Längsmuskulatur und Rückbildung der beiden zwischen den Ring- und Längsmuskeln gelegenen schrägen Faserlagen bei den letzteren hervorgerufen — auch in dieser Beziehung stellen die Anneliden den höheren Zustand dar.

Parenchymatisches Gewebe ist in beiden Gruppen bald mehr, bald weniger entwickelt, oft bei Anneliden kaum wahrnehmbar.

Auch im Verdauungstraktus zeigen sich mannigfache Übereinstimmungen. In beiden Gruppen ist ein ausstülpbarer Pharynx mit zwei starken lateralen Drüsen, manchmal auch mit einer mediodorsalen und mit verschiedenartigen Hartgebilden (Kiefer, Reibplatte) entwickelt. Der Mitteldarm der Chaetopoden zeigt häufig dieselben regelmäßig angeordneten Ausbuchtungen wie bei *Proneomenia*. Eine ähnliche Lage des Afters wie bei Solenogastres wird jeden-

falls auch bei Anneliden die ursprüngliche gewesen sein, auf der Unterseite etwas vor dem Hinterende.

Es ist ferner bei Chaetopoden häufig ein pulsierendes Rückengefäß vorhanden, welches wie bei Mollusken das Blut von hinten nach vorn treibt. In manchen Fällen fehlen eigentliche Gefäße ganz, in anderen sind diese sehr hoch entwickelt, wir haben indessen Grund, anzunehmen, daß beide Extreme sekundäre Erwerbungen sind, das eine durch Rückbildung (6), ähnlich wie bei *Dentalium* unter den Mollusken, das andere durch Weiterbildung, und daß ein ganz ähnliches Verhalten, wie wir es bei Mollusken als primitives bezeichneten, auch für Anneliden als das primäre anzusehen ist. Dafür spricht die Entwicklungsgeschichte des Rückengefäßes, welches aus zwei symmetrischen Anlagen entsteht, die sich von vorn nach hinten fortschreitend miteinander vereinigen; ein hinten gespaltenes Rückengefäß bleibt auch bei manchen Polychaeten zeitlebens erhalten. Ich vermute, daß für die Chaetopoden eine ebensolche Entstehung des Rückengefäßes anzunehmen ist wie für die Mollusken, und daß ursprünglich auch bei ihrer Stammform zwei neben dem After gelegene Kiemen vorhanden waren, welche allerdings, wie es scheint, nicht mehr nachgewiesen werden können, aber dieselben sind auch bei *Proneomenia* schon undeutlich, so daß es schwer ist, sie wahrzunehmen (13).

Sekundär treten an verschiedenen Stellen bei Polychaeten Kiemen auf, neben umgewandelten Cirren in der Seitenlinie wie bei Chitonen hauptsächlich Fortsätze am Kopfe. Hierfür finden wir auch bei Mollusken Analoga, freilich wohl keine eigentlichen Homologa; es mögen zwar Anfänge von solchen Bildungen etwa in Form einer Kopffalte bei den gemeinsamen Urformen — bei *Proneomenia* stehen vor dem Rüssel in der Mundhöhle Cirren, welche vielleicht hierher zu rechnen sind — vorhanden gewesen sein, sich aber zu kiemenartigen Organen in mehreren Gruppen gesondert umgewandelt haben, so in der Reihe der siphoniaten Lamellibranchier (Mundlappen), bei *Dentalium* (Cirrenapparat), bei tubicolen Polychaeten. Mit der Ausbildung von Kiemen am Kopfe wurde der ventrale Teil des Blutgefäßsystems arteriell, wodurch weitere Umbildungen hervorgerufen werden konnten, auf welche hier nicht eingegangen werden soll.

Dem *Tractus urogenitalis* mit dem Pericard von Mollusken entspricht die sogenannte Leibeshöhle der Chaetopoden mit den Segmentalorganen. Durch einen Vorgang, welchen man der Abtrennung der Keimdrüse vom Perikard bei Mollusken vergleichen

kann, ist die Keimdrüse der Anneliden in zahlreiche Metameren zerfallen, welche der Anordnung der anderen Organe entsprechen. Die vermutlich zuerst jederseits einheitliche, aber mit regelmäßigen Aussackungen versehene Keimdrüse, welche sich durch den ganzen Rumpfteil des Leibes erstreckte, ist sehr vergrößert worden und die Einschnürungen wurden gleichzeitig tiefer, bis jede Höhlung in eine Anzahl von Folgestücken zerfiel. Diese sind zunächst wahrscheinlich alle gleichwertig gewesen und erst sekundär haben sich in manchen Fällen die Keimstoffe auf einen Teil der Abschnitte beschränkt, während die übrigen andere Funktionen erhielten, ähnlich dem Perikard der Mollusken; hauptsächlich nahmen die Wandungen, wie es auch bei Mollusken der Fall ist, exkretorische Thätigkeit an. Jeder Teil erhielt seinen eigenen Ausführungsgang, welcher durchaus denselben Typus zeigt wie bei Mollusken: zu innerst ein wimpernder Trichter, dann ein drüsiger Abschnitt, endlich ein vom Ektoderm stammender Endteil. Durch diese ganz außerordentliche Übereinstimmung des Tractus urogenitalis von Mollusken mit der Leibeshöhle der Anneliden wird deren Homologie über allen Zweifel erhoben. Das scheint auch bereits von manchen Forschern anerkannt zu sein; so schreibt HATSCHEK (16, p. 90): „Die sekundäre Leibeshöhle verhält sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüse der niedrigeren Formen“, weil an ihrer Wandung die Geschlechtsprodukte entstehen und bei ihrer Reife in dieselbe gelangen. Eine ähnliche Anschauung hat GROBBEN (10), da er erklärt, der Perikardialraum der Mollusken müsse als sekundäre Leibeshöhle angesehen werden.

Es dürfte hier am Platze sein, eine Bemerkung über die sekundäre Leibeshöhle im allgemeinen beizufügen. Wir können diese Höhle der Anneliden als unzweifelhaftes Homologon der Keimdrüsen-(Uterus-)Höhlung niederer Würmer bezeichnen. Bei diesen hat aber doch sicherlich der fragliche Hohlraum mit dem Verdauungstrakt nichts zu schaffen, und es ist daher eine unzweifelhafte Thatsache, daß die Leibeshöhle der Anneliden nicht als Enterocöl bezeichnet werden darf, wenn man mit diesem Worte den Begriff einer Entstehung der Leibeshöhle aus einem Teile der ursprünglichen Darmhöhle verbindet. Nimmt man dagegen von dieser Erklärung des Enterocöls Abstand und hält die Leibeshöhle der Anneliden für ein Homologon derjenigen von Chaetognathen, Vertebraten etc., so kann die letztere phylogenetisch nicht aus Teilen des Gastrovascularsystems niederer Tiere entstanden sein. Es bleibt entschieden nur die eine Möglichkeit

für eine Homologisierung der Leibeshöhle der Vertebraten, nämlich entweder ist sie derjenigen der Anneliden homolog und kein Abschnitt einer primitiven Darmhöhlung, oder sie ist das letztere und dann nicht homolog der Leibeshöhle von Anneliden und dem Pericard der Mollusken. Ich will mich hier nicht für die eine oder die andere Anschauung entscheiden, sondern nur hervorheben, daß sie einander ausschließen, wie ich es soeben ausgeführt habe. Ganz unmöglich erscheint es mir nicht, daß die aus Urdarmdivertikeln entstandene Leibeshöhle von Amphioxus abgeschnürten Darmästen von Polycladen homolog wäre und daß mit der Leibeshöhle der Anneliden nur eine weitgehende Analogie besteht, welche namentlich auch im exkretorischen System von Vertebraten und Anneliden sich ausspricht, jedoch scheint im ganzen die Homologie mehr für sich zu haben.

Nach dieser kurzen Abschweifung kehre ich zu den Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren zurück. In den angeführten, der vergleichenden Anatomie entnommenen Gründen für die Verwandtschaft mit Anneliden kommt endlich die so weitgehende Übereinstimmung der Larven von Mollusken und Anneliden in allen wesentlichen Punkten, daß man aus diesem Grunde allein schon eine nahe Verwandtschaft annehmen dürfte, wiewohl bei Hinzuziehung der vorher mitgeteilten Übereinstimmungen. Von einer gemeinsamen Stammform aus, welche zwischen Polycladen und Amphineuren gestanden hat, haben sich ohne Zweifel die beiden Stämme der Mollusken und Anneliden entwickelt; im ersteren ist jede Andeutung einer metamerischen Anordnung unterdrückt, während im letzteren aus einer solchen unvollkommenen Metamerie, wie sie bei Polycladen und bei Solenogastres sich häufig findet, die Segmentbildung der Anneliden hervorgegangen ist, indem alle Organe des Rumpfes sich der zuerst von dem Verdauungstrakt und seinen Aufhängemuskeln angedeuteten Anordnung anschlossen.

Man hat gewöhnlich die Anneliden in nähere Beziehung zu den Nemertinen gebracht, indessen halte ich die Ähnlichkeit mit diesen für lange nicht so weitgehend, wie die mit den Amphineuren. Ein Organ will ich hervorheben, welches bei Anneliden und Nemertinen jedenfalls homolog ist, den Mollusken aber fehlt: die Kopfgruben oder „Seitenorgane“, wie sie bei Nemertinen mit einem wenig empfehlenswerten Namen bezeichnet werden. Es ist möglich, sogar wahrscheinlich, daß in der ontogenetischen Entwicklung gewisser Mollusken, z. B. von Dentalium (24), Helix (35),

die „Cerebraltuben“ Reste dieser Kopfgruben sind, indessen scheinen mir ganz zwingende Beweise dafür noch nicht erbracht zu sein. Die wimpernde Epidermis der Nemertinen, den Rüssel, die Verhältnisse des Cirkulations- und Nervensystems halte ich für recht erhebliche Differenzen von den Anneliden. Die Leibeshöhle der Nemertinen ist ohne Zweifel eine primäre, demnach nicht der von Anneliden homolog. Die nach HUBRECHT (20) in den Dissepimenten, welche in zwei Blätter gespalten sind, liegenden Geschlechtsdrüsen der Nemertinen mit dorsalen Öffnungen entsprechen in der Lage nicht den zwischen den Dissepimenten gelegenen Abschnitten der Keimdrüse oder sekundären Leibeshöhle der Anneliden. Aus diesen Gründen nehme ich an, daß der Stamm der Nemertinen, welcher sich eng an die Turbellarien anschließt, von dem Mollusken-Anneliden-Stamme sich früher abgetrennt hat, als dieser in seine beiden Aste zerfallen ist.

Von eben diesem Stamme ist ohne Zweifel auch die Würmergruppe abgezweigt, welche aus den vier Asten der Gastrotrichen und Rotatorien, der Echinoderen und Nematoden besteht. Die beiden ersten zeigen durch teilweise Erhaltung des wimpernden Epithels nähere Beziehungen zu den Turbellarien, als die beiden anderen. Doch ist der Bau der Leibeswand so eigentümlich und abweichend von dem der Turbellarien, Anneliden und Mollusken, daß man auch deshalb diese Gruppe nur als eine Abzweigung des Hauptstammes, nicht als Urformen ansehen kann. Alle haben die Pronephridien behalten und schließen sich dadurch noch näher an die Turbellarien als die Solenogastres. Die primäre Leibeshöhle, welche bei Polycladen wie bei Ctenophoren noch kaum angedeutet ist, hat sich zu einem weiten Hohlraume ausgebildet.

Die Gastrotrichen sind neuerdings von ZELINKA (40) ausführlich beschrieben. Danach ist ihre nahe Verwandtschaft mit Rotatorien genügend festgestellt, denen gegenüber sie im ganzen einen primitiveren Zustand bewahrt haben. Die Unterschiede in der Form sind durch Anpassung an verschiedene Lebensweise hervorgerufen: die Gastrotrichen sind freibeweglich, die Rädertiere häufig und jedenfalls ursprünglich festsitzend. Nur durch die festsitzende Lebensweise können die Besonderheiten der Rotatorien genügend erklärt werden; durch Festsetzung ist der langausgezogene Fuß mit dem Haftapparat am Ende, die starke Kontraktilität des Leibes und ihre wichtigste Eigentümlichkeit, der retraktile Wimperapparat, erklärbar. Die freibeweglichen Formen sind jedenfalls nicht die primitiven; das Kriechen der Rotatorien kann

nicht als eine ursprüngliche Art von Bewegung angesehen werden, während das Schwimmen durch Cilienbewegung in der That einige Ähnlichkeit mit dem der Ctenophoren und der Wimperlarven zeigt.

Gastrotrichen und Rotatorien verhalten sich zu einander wie die hypotrichen Infusorien zu den peritrichen, wie diese sind beide Gruppen aus holotrichen Formen (Turbellarien) hervorgegangen: ein hübsches Beispiel für Analogien, welche durch Anpassung an ähnliche Lebensweise entstanden sind.

Durch den Besitz von Pronephridien schließen sich die in Rede stehenden Tiere eng an die Turbellarien, stellen ihnen gegenüber indessen einen bedeutend höheren Zustand dar, der sich schon auf den ersten Blick in der hohen Konzentration der Organe ausspricht. Das Gehirn am Vorderende ist aller Wahrscheinlichkeit nach dem der Turbellarien homolog, ebenso die ursprünglich paarigen Augen von Rotatorien denen der letzteren. Die ventrale Bewimperung und die dorsalen Hartgebilde der Gastrotrichen sind ähnlich wie bei Mollusken. Im Vorderdarm sind verschiedenartige feste Körper entstanden wie bei Mollusken und Anneliden. Der dreiseitige Ösophagus (Gastrotrichen und Nematoden) scheint auch bei Mollusken angedeutet zu sein. Am Mitteldarm sind die zahlreichen Divertikel verschwunden, statt ihrer treten manchmal zwei Blindsäcke auf, während ein Enddarm und eine bei Rotatorien stark entwickelte Afterhöhle entstanden ist. Vielleicht ist die Schwanzgabel mit den beiden Abdominalkiemen der Mollusken auf dieselbe Anlage zurückzuführen, wenn auch beide Organe ganz verschiedene Funktionen angenommen haben; immerhin ist das zweifelhaft. Die einfache Keimdrüse zeigt eine weitgehende Rückbildung; ebenso ist die Trennung der Geschlechter und deren Dimorphismus, sowie endlich die Entwicklungsgeschichte ein derartiger Beweis für einen phyletisch abgeleiteten Zustand der Gastrotrichen und Rotatorien, daß ich nicht verstehe, wie man diese Tiere als Urformen bezeichnen konnte und von ihnen die Turbellarien herleiten will. Die direkte Entwicklung der Rotatorien kann selbstverständlich nicht ebenso wie die der Ctenophoren als eine primäre aufgefaßt werden, darüber brauche ich wohl kaum ein Wort zu verlieren. TESSIN (38) hat auf die neben dem Munde gelegenen Lappen der Embryonen hingewiesen als auf einen Rest der entsprechenden Bildungen der Turbellarienlarven, und auf die eigentümliche Mesodermbildung bei Rotatorien „am vorderen Rande des Prostoma“, welche sich nur entwickelt haben kann „aus einer

ganz niederen, noch nicht lokalisierten Bildungsweise des Mesoderms, wie wir sie bei den Turbellarien antreffen“.

Aus der flimmernden Umgebung des Mundes hat sich der Räderapparat der Rotatorien herausgebildet, wie schon gesagt ist, ganz in der Art wie bei Vorticellen, um den festsitzenden Tieren die Nahrung herbeizustrudeln; erst in zweiter Reihe wird dieser Apparat auch zur Fortbewegung der losgelösten Tiere benutzt.

Zu dem Tentakelkranz von Bryozoen zeigt der Räderapparat vermutlich eine genetische Beziehung. Eine entferntere Ähnlichkeit hat dieser Apparat auch mit den Mundlappen der Muscheln, denn einerseits muß auch von diesen Tieren angenommen werden, daß sie ursprünglich durch Vermittelung des Byssus festgesehen haben, andererseits ist auch hier eine zum Munde führende Wimperrinne vorhanden. Auf die Beziehung des Wimperapparates der Rotatorien zu dem der Trochophora werde ich später eingehen.

Die flimmerlose Haut der Echinoderen und Nematoden nähert diese Tiere mehr den Solenogastres, mit denen sie außerdem noch andere Ähnlichkeiten zeigen. REINHARD'S Arbeit (33) über Echinoderes enthält eine Auffassung von der systematischen Stellung dieser Tiere, welche ich unmöglich teilen kann. Sie werden zu den Anneliden in nächste Beziehung gebracht. Dagegen ist zu bemerken, daß die Hauptcharaktere der Anneliden, die sekundäre Leibeshöhle mit den Segmentalorganen und das Bauchmark, den Echinoderen fehlen, während der Rüssel, die cuticularisierte Epidermis und die Borsten durchaus nicht auf die Chaetopoden beschränkt sind, abgesehen davon, daß die Leibeshöhle und die Borsten in beiden Gruppen völlig verschieden gebaut sind. Die Gliederung der Echinoderen ist sicherlich derjenigen der Anneliden nicht entsprechend, eben weil keine sekundäre segmentierte Leibeshöhle vorhanden ist. Desgleichen sind die Exkretionsorgane keine Nephridien, sondern Pronephridien¹⁾, wie schon daraus hervorgeht, daß sie nicht mit offenen Wimpertrichtern versehen, sondern am inneren Ende geschlossen sind. Durch diese Pronephridien ist die systematische Stellung der Echinoderen zur Genüge gekennzeichnet, sie müssen in die Nähe der Gastrotrichen gestellt

1) Eine scharfe Unterscheidung von Pronephridien und Nephridien halte ich für durchaus notwendig, wenn mir auch der praktische Wert einer systematischen Verwendung dieses Kennzeichens (15) zweifelhaft ist.

werden, da die exkretorischen Organe in beiden Gruppen am meisten Ähnlichkeit zeigen; bei Echinoderen sind sie aufs äußerste verkürzt. Die regelmäßige Anordnung der Quermuskeln ist ebenso wie der Rüssel ein Erbteil von den Vorfahren, die zwischen den Polycladen und Amphineuren an den Hauptstamm anknüpfen, wie schon auseinandergesetzt wurde.

Nicht weit davon ist die Abtrennung des Nematodenzweiges zu suchen. Als Ähnlichkeiten mit den Solenogastres sind der doppelte männliche Begattungsapparat, die Seitennerven, die von der Bauchlinie entspringenden Transversalmuskeln, die Ventraldrüse von Meeresnematoden — entsprechend der vorderen Fußdrüse — zu erwähnen, während die „Seitenorgane“ den Kopfgruben der Nemeritinen und Anneliden homolog sein mögen; aber immerhin sind auch wesentliche Unterschiede vorhanden, so daß von einer so nahen Beziehung wie die der Solenogastres zu Anneliden ist, nicht gesprochen werden kann. Die Differenz in den Fortpflanzungsorganen, welche am meisten in die Augen fällt, wird freilich nicht gar zu großes Gewicht haben, weil dieses Organsystem bei den Würmern überhaupt große Variabilität zeigt.

Ableitung der Trochophora.

Ich gehe nunmehr zu der vielumstrittenen Trochophora und ihrer phyletischen Ableitung über. Es ist schon aus meinen früheren Ausführungen klar geworden, welchen Standpunkt ich einnehme; dieser soll hier nochmals kurz in dieser Form ausgedrückt werden:

Die Trochophora-Tiere, Mollusken und Anneliden, stammen von kotyleen Polycladen ab; die Larve der letzteren, welche das Ctenophorenstadium ontogenetisch wiederholt, ist durch Verkürzung und Vereinfachung der gewundenen präoralen Wimperschnur in die Trochophoraform übergegangen, wobei einige Organe der erwachsenen Polycladen, namentlich die Pronephridien, mit in das Larvensystem übernommen worden sind.

Die Ctenophoren sind demnach auch die Urahnen der Trochophora. Von ihnen ist die allgemeine Körperform, der larvale Flimmerapparat, das aborale Scheitelorgan, die Anlage des Vorder- und Mitteldarmes ererbt. Ferner ist der unter der präoralen Wimperschnur verlaufende Ringnerv auf die Rippenerven der

Ctenophoren zurückzuführen, wie diese versorgt er den primitiven Bewegungsapparat. Die Differenz in der Lage mag auf den ersten Blick dagegen sprechen, indessen bei Berücksichtigung der Veränderungen, welche die Wimperrippen verschiedener Ctenophoren zeigen, leuchtet die Haltlosigkeit dieses Einwandes ein. Ich verweise zum Vergleiche mit dem Wimperreife der Trochophora auf die Charistephane fugiens, deren Rippen nach CHUN nur aus zwei Reihen von Wimpern bestehen, von denen die eine derartig verbreitet ist, daß sie oft einen fortlaufenden äquatorischen Ring bildet. Daß die Innervierungscentren der Wimperzellen mit diesen entsprechende Veränderungen erleiden, ist doch unzweifelhaft.

Wenn aber ein äquatorialer Nervenring entsteht, so muß dieser durch Verbindungsnerven mit dem aboralen Sinnesorgan in Zusammenhang bleiben, wie es nach KLEINENBERG in der Trochophora der Fall ist. Ebenso wie bei Ctenophoren besteht der nervöse Centralapparat der Trochophora aus dem aboralen Sinnesorgan (Scheitelorgan) und dem unter dem Wimperbande (Prototroch) verlaufenden Nervenstränge. Weder der eine noch der andere dieser Teile ist primitiver, beide hängen ihrer Entstehung nach aufs engste miteinander zusammen.

Zwischen den Ctenophoren und der Trochophora steht, wie gesagt, die MÜLLER'sche Larve in der Mitte. Es liegt doch gewiß der Annahme, daß eine gebogene Wimperschnur sich sekundär zu einem einfachen Ringe verkürzen kann, nichts im Wege, und da die Mollusken und Anneliden doch ohne jeden Zweifel phyletisch höher stehen als die Polycladen, so muß auch ihre Larvenform die höhere, abgeleitete sein. Merkwürdigerweise hat man das kaum beachtet und gerade diese Larve für die treueste Wiederholung eines Urganismus erklärt.

Wenn KLEINENBERG die Coelenteraten als Vorfahren der Bilaterien ansieht, so kann ich ihm nur zustimmen, aber nicht, wenn er speziell die Medusen berücksichtigt. Durch die Unklarheit des verwandschaftlichen Verhältnisses der Ctenophoren zu den Cnidariern ist es bedingt, daß KLEINENBERG den Ringnerv der Trochophora dem der Medusen homologisiert und daneben Beziehungen des Scheitelorgans zu dem Sinnesorgan der Ctenophoren annimmt. Da thatsächlich doch keine Meduse mit einem Scheitelorgan existiert, so bestreite ich die Berechtigung, einen Teil des Nervensystems der Trochophora mit dem von Medusen, einen anderen mit dem von Ctenophoren homologisieren zu dürfen, aufs

Entschiedenste. Dazu kommen noch weitere Gründe, welche gegen KLEINENBERG'S Annahme sprechen. Dieser Forscher erklärt die Übereinstimmung in der Lage der beiden Ringnerven für vollständig: es wird von ihnen ein oraler Teil (Subumbrella) von einem aboralen (Umbrella) geschieden. Das Letztere ist ganz richtig, aber ist die Trochophora nun wirklich eine Meduse? Nach meiner Auffassung ist dieser Nerv faktisch die einzige Ähnlichkeit.

Indessen möchte ich gern wissen, wie KLEINENBERG sich den Übergang einer Meduse in ein Annelid vorstellt. Die einzig mögliche Annahme scheint mir die zu sein, die Meduse habe zunächst eine kriechende Lebensweise angenommen, indem sie die Subumbrella nach dem Boden, die Umbrella nach oben kehrte. Dann würde der Ringnerv „die Grenze zwischen Bauch und Rücken“ bezeichnen. Nach KLEINENBERG ist aber der Prototrochnerv der Trochophora ein präoraler Ring, welcher Kopf- und Rumpfteil des Wurmes abgrenzt. Die Ebene, in welcher dieser Ring liegt, steht also senkrecht zu der von dem Medusenringnerven eingenommenen Ebene. Wie will KLEINENBERG das erklären? Eine Verschiebung des Nerven wird er kaum annehmen dürfen, zumal da er die angegebene Lage bei der Trochophora besonders hervorhebt (p. 184).

Oder soll etwa eine Meduse sich unter Beibehaltung der schwimmenden Lebensweise in ein Annelid verwandelt haben? Wenn KLEINENBERG das annimmt, so möge er seine Vorstellungen hierüber darlegen, ich vermag mir davon kein Bild zu machen.

Eine Erklärung benötigt der hier besprochene Punkt auch bei meiner Annahme, da ja der äquatoriale Ringnerv der Trochophora auch einer entsprechenden Bildung von Ctenophoren homolog gesetzt wurde; jedoch ist bereits durch die Ausführungen über die Art der Entstehung der kriechenden Bilaterien aus den schwimmenden Ctenophoren zur Genüge klar geworden, daß die Knickung der Hauptachse, welche auch schon die MÜLLER'Sche Larve zeigt, die einfache Erklärung ist für die scheinbar befremdende Thatsache, welche ich hervorgehoben habe. Der Mund der Trochophora liegt infolgedessen nicht mehr in der Mitte der Subumbrella, sondern dicht unter dem Prototroch.

Sodann spricht gegen die Homologie des Prototrochnerven mit dem Medusenringe auch sehr entschieden die ganz und gar abweichende Innervierungsart derselben. Dieses Centrum der Me-

dusen innerviert das Velum und die Sinnesorgane am Scheiberrande, das der Trochophora die Wimperschnur. Es besteht hier also der nämliche Unterschied wie zwischen dem Ringnerv der Medusen und den Rippenerven der Ctenophoren. Daher ist es unzweifelhaft, daß zwischen den beiden Ringnerven der Medusen und der Trochophora nur eine Analogie, aber ganz sicher keine Homologie besteht.

Während die Trochophora also nach KLEINENBERG's Anschauung zuerst eine Meduse ist (p. 176), scheint sie sich nachher in ein Rädertier zu verwandeln, wie aus der Bemerkung (p. 179): „als Zwischenform erkenne ich die Trochosphaera an“ doch wohl hervorgeht. Ich vermute, daß auch diese Zwischenform hauptsächlich einem Organ der Trochophora, nämlich der Kopfniere, zuliebe angenommen ist. Leider hat KLEINENBERG nicht verraten, wie es sich den phyletischen Übergang einer Meduse in ein Rädertier vorstellt; das wäre mir um so erwünschter gewesen, da ich zugeben muß, mir davon durchaus keine Vorstellung machen zu können.

Durch die Anerkennung dieser Zwischenform hat KLEINENBERG jedenfalls eine Annäherung an HATSCHKE's Theorie bezweckt, nach welcher die Trochophora sich von den Rotatorien nur durch den Mangel an Geschlechtsorganen unterscheidet (16, p. 81); daher sollen die Rotatorien die wenig veränderten Nachkommen des „Trochozoons“ sein, welches in der Trochophora sehr vollkommen erhalten ist. Wie ist denn die Beziehung der Gastrotrichen zu dem Trochozoon? Diese Gruppe steht doch nach HATSCHKE niedriger als die der Rotatorien, trotzdem hat sie nicht die Wimperkränze des Trochozoons!

Im übrigen hat auch HATSCHKE über die phyletische Abstammung der Rotatorien, bezüglich des Trochozoons, vollkommenes Stillschweigen bewahrt. Solange wir darüber nichts wissen, halte ich den Wert der HATSCHKE'schen Theorie für sehr bedingt; ich kann von Rädertieren weder nach unten zu Cölenteraten, noch nach oben zu Anneliden eine derartige Verwandtschaft erkennen, wie sie diese Theorie mindestens wünschenswert erscheinen läßt.

Der Hauptgrund, welcher für HATSCHKE's Theorie spricht, ist die Ähnlichkeit der Wimperkränze von Rotatorien und der Trochophora; HATSCHKE sagt (p. 84): „Die Homologie der Wimperapparate der Rotatorien und der Trochophora der Anneliden ist durch die Lage, den Bau, die Funktion und die Entwicklungsgeschichte dieser Organe unzweifelhaft erwiesen.“ Hiergegen ist

hervorzuheben, daß zunächst die Entwicklung nach TESSIN durchaus nicht übereinstimmt, weil das Räderorgan der Rotatorien „aus der vorderen Ektodermeinstülpung auf ähnliche Weise entsteht wie der Tentakelkranz der Bryozoen“ (38, p. 297). Auch bezüglich der anderen Punkte kann ich nicht umhin, einige Zweifel laut werden zu lassen. Zunächst was die Funktion anlangt, so ist meiner Auffassung nach, welche ich früher geäußert habe, der ganze Wimperapparat der Rotatorien ursprünglich für die Nahrungsbeschaffung eingerichtet, während der primäre und allgemein vorkommende präorale Teil desselben bei der Trochophora ausschließlich der Bewegung dient. Sodann ist, wie PLATE (31) ganz richtig bemerkt, bei Rotatorien nichts von einem unter dem präoralen Kranze verlaufenden Nerven bekannt, der doch nach KLEINENBERG bei der Trochophora von so großer Bedeutung ist. Auf eine Differenz im Bau dieses Kranzes hat HATSCHKE selbst hingewiesen, nämlich während er bei der Trochophora aus zwei Zellreihen besteht, bildet ihn bei Rotatorien nur eine Reihe. HATSCHKE meint, das wäre „der einzige wesentliche Unterschied“ — also doch wesentlich. Endlich die Lage. Da schließe ich mich TESSIN und PLATE an, welche darauf hinweisen, daß die Beziehung des präoralen Kranzes zum Gehirn bei Rotatorien insofern einen ganz wesentlichen Unterschied von dem Verhalten bei der Trochophora zeigt, als das Gehirn der Rädertiere „von Anfang an außerhalb der Wimperkränze und nicht am vorderen Pole der Körperlängsachse, sondern am Rücken über dem Schlunde liegt“ (31, p. 31, 32). PLATE zieht daraus aber einen meiner Ansicht nach unrichtigen Schluß. Unzweifelhaft folgt aus der angegebenen Thatsache, daß entweder das Gehirn der Rotatorien nicht der Scheitelplatte der Trochophora entspricht, oder daß die präoralen Wimperkränze nicht einander homolog sind. Es ist mir nun äußerst unwahrscheinlich, daß das Gehirn der Rotatorien nicht dem der Polycladen und damit der Scheitelplatte homolog sein sollte, da es nach seiner allgemeinen Lage, der Verbindung mit Augen, überhaupt in jeder Hinsicht den oberen Schlundganglien der Polycladen ähnlich ist; ich halte den ersten Fall daher für ausgeschlossen. Demnach bleibt nur die zweite Möglichkeit übrig, welche auch TESSIN annimmt, daß die präoralen Wimperkränze von Rotatorien und der Trochophora nicht einander homolog sind. Daher behaupte ich, daß der Räderapparat ganz unabhängig von dem Prototroch der Trocho-

phora aus der ursprünglich gleichmäßigen Bewimperung der Mundgegend hervorgegangen ist.

Es bleibt demnach von den Uebereinstimmungen der Wimperapparate kaum noch etwas von Belang übrig. Vielleicht, ich möchte sogar sagen wahrscheinlich, ist auch die ursprüngliche Form bei Rotatorien nicht die eines einfachen Kranzes, sondern eine andere — wir wissen ja bisher nicht, welche Formen die primitivsten sind.

Eine adorale Flimmerrinne, wie sie die Trochophora besitzt, kommt auch bei Ctenophoren vor.

Ebenso wie ich den Nachweis geliefert zu haben glaube, daß der Hauptgrund für die nahen Beziehungen zwischen Rädertieren und der Trochophora nicht stichhaltig ist, läßt sich auch sonst nachweisen, daß HATSCHEK's Trochophoratheorie nicht mehr, wie PLATE (p. 30) meint, „die dermalen befriedigendste Lösung des Problems“ einer Stammesgeschichte der Bilaterien gewährt.

So sind die Sinnesorgane der Trochophora wesentlich von denen der Rädertiere verschieden, so erhalten wir durch das Nervensystem der letzteren keinen Aufschluß über das der Trochophora und keinen über das ventrale Neuromuskelsystem, keinen über die „Bauchdrüse“ der Lopadorhynchuslarve.

Alle diese Organe und noch manche weiteren Punkte können dagegen durch meine Annahme in ungezwungener Weise erklärt werden, hauptsächlich auch die Organe der ausgebildeten Anneliden und Mollusken und die Segmentirung der ersteren, wofür man in der HATSCHEK'schen Theorie vergeblich nach Erklärungen suchen wird.

Ich will nunmehr die einzelnen Organe der Trochophora, soweit sie nicht schon besprochen sind, durchgehen. Die von KLEINENBERG (p. 178) erwähnten „vergänglichen Ganglienzellen“ — können von den entsprechenden Elementen einer Ctenophore ebensogut wie von denen einer Meduse abgeleitet werden.

An das dem Sinnesorgan der Ctenophoren entsprechende Scheitelorgan, welches bei niederen Mollusken und Anneliden vorkommt, schließt sich die paarig symmetrische Ektodermwucherung der Lopadorhynchuslarve, die von KLEINENBERG als Scheitelantennen bezeichnet wird und die einen Teil der Cerebralganglien erzeugt; einen ähnlichen Vorgang beschreibt LANG bei der MÜLLER'schen Larve, ohne indessen eine phylogenetische Erklärung dieser Bildung zu geben. Es ist ungewiß, ob bei Ctenophoren ein entsprechendes Gebilde vorhanden ist; die Polfelder können wegen

ihrer Lage doch nicht in Betracht kommen, aber vielleicht sind die Tentakel rückgebildet, während die von Polycladen neu entstanden sind. Die weiteren Sinnesorgane der Trochophora, hauptsächlich ein Paar Augen, ein Paar Tentakel und die beiden Flimmergruben gehören den fertigen Tieren, wenn sie sich auch gelegentlich wieder rückbilden können.

In oder neben den Zellen des präoralen Wimperkranzes sind im Ektoderm häufig Einschlüsse beschrieben worden, welche bald als „aufgespeicherte Nahrungsmateriale“ (16, p. 26), bald als Exkrete (34) gedeutet sind. Wenn hier auch wirklich Produkte des Stoffwechsels vorliegen, so ist es mir doch zweifelhaft, ob das Velum der Molluskenlarven darum als „Urnier“ zu bezeichnen ist, weil die Konkremente doch wahrscheinlich lediglich den Wimperzellen entstammen, den einzigen Elementen, welche auf diesem Entwicklungsstadium eine nennenswerte Thätigkeit entfalten. Es erscheint mir möglich, daß die „Deckzellen“ der Ctenophoren, welche stark vakuolisiert sind, Exkretstoffe erzeugen; dann kann man vielleicht damit die Excretion des Prototrochs vergleichen.

Von den Polycladen sind einige weitere Organe der Trochophora entlehnt, unter welchen das wichtigste die Kopfnier ist. Sie ist durchaus ein Larvenorgan, das bei den Anneliden und Mollusken nicht „zu einem bleibenden Bestandteil der finalen Organisation“ wird. Sie stimmt im Bau vollkommen mit den Wassergefäßen der Polycladen überein und ist ihnen ohne Zweifel homolog. Damit hängt auch die Ähnlichkeit mit dem Exkretionsorgan der Rotatorien zusammen, da auch dieses aus dem von Turbellarien hervorgegangen ist.

Der „Schlund“ der Trochophora entspricht dem Pharyngealapparat der Polycladen mit dessen Drüsen. Vorder- und Mitteldarmanlage sind, wie gesagt, schon von Ctenophoren ererbt. Daraus, daß die Trochophora und die Rotatorien einen aus Vorder-, Mittel- und Enddarm bestehenden Verdauungstrakt haben, wird schwerlich auf ihre nahe Verwandtschaft geschlossen werden dürfen, weil diese Teile doch sehr allgemein auch bei anderen Tieren vorkommen.

Endlich sind einige Organe der Trochophora von der gemeinsamen, den Solenogastres ähnlichen Ausgangsform der Mollusken und Anneliden, welche über den Polycladen steht, ererbt, zunächst der Enddarm mit dem After, welcher ontogenetisch spät entsteht, entsprechend dem in phylogenetischer Hinsicht geringen Alter.

Dahin gehört die flimmernde „Neuralrinne“ der Lopadorhynchuslarve und mancher Mollusken, welche bei den Solenogastres am deutlichsten erhalten bleibt. KLEINENBERG setzt eine ursprüngliche Verbindung des Bauchmarkes mit ventralen Sinnesorganen voraus; da die Bauchfalte von *Proneomenia* nach meiner obigen Ausführung (p. 510) ein Sinnesorgan darstellt, so kann ich KLEINENBERG'S Anschauung auf Grund meiner Ableitung der Anneliden von *Proneomenia* ähnlichen Tieren bestätigen. Die Polycladen scheinen noch keine ventralen Sinnesorgane zu besitzen, sondern nur zerstreute Sinneszellen. Die Neuralrinne der *Proneomenia* hat jedenfalls den Zweck, die sensible Hautfalte aufzunehmen; so erhalten wir auch über die ursprüngliche Bedeutung dieser Rinne der Anneliden und Mollusken Aufklärung (vgl. p. 485). Es ist hier auch zu erwähnen, daß BERGH bei *Lumbricus* (2) einen Plexus von Nervenzellen in der Mittellinie des Bauches erwähnt, welcher „mit in die Bildung der Bauchkette hineingezogen“ wird, indem „er von den Neuralreihen umwachsen und einverleibt“ wird. Die „Neuralreihen“ entsprechen jedenfalls den Bauchsträngen, der Plexus dem Sinnesepithel der *Proneomenia*.

Ob das nach KLEINENBERG (p. 115) in der Schwanzkappe der Lopadorhynchuslarve gelegene Sinnesorgan vielleicht dem am Hinterende von *Proneomenia* homolog sein könnte, ist mir nicht recht klar geworden.

KLEINENBERG beschreibt (p. 157, 58) bei der Lopadorhynchuslarve eine Bauchdrüse, von welcher er nichts besseres auszusagen weiß, als daß sie die fehlenden Nephridien ersetzen mag. Eine homologe, aber bedeutend stärker entwickelte Drüse beschreibt KOWALEWSKI (25) von der Chitonlarve. Auch diese Drüse bleibt bei *Proneomenia* erhalten, es ist die „vordere Fußdrüse“. Eine Andeutung derselben habe ich auch bei einigen Mollusken (*Arca*, *Haliotis*) aufgefunden.

Die Ontogenie der als Mesoderm zusammengefaßten Organanlagen ist augenblicklich noch zu unklar, um daraus weitgehende Schlüsse ziehen zu können. Genaues Studium des Verhaltens bei der MÜLLER'schen Larve wird uns hier vermutlich am meisten fördern.

Man kann eine bestimmte Grenze zwischen den Organen der Larve und des erwachsenen Tieres nicht ziehen, weil oft bei nahen Verwandten dasselbe Organ bald erhalten bleibt, bald verschwindet; daher berührt sich schließlich die hier gegebene Besprechung der Larvenorgane mit der früheren Diskussion der finalen Zustände.

Man wird mir, glaube ich, zugeben müssen, daß die hier gegebene Darstellung von der Abstammung der Mollusken und Anneliden sich am besten mit den heute bekannten vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Thatsachen, sowie mit den allgemein giltigen Gesetzen in Einklang bringen läßt. Etwa noch unklare Punkte werden sich ohne Zweifel von einem solchen Gesichtspunkte aus in Zukunft klarstellen lassen. Die Auffassungen HATSCHEK'S und KLEINENBERG'S können nicht als wahrscheinlich angesehen werden.

Ueber Substitution von Organen.

KLEINENBERG hat in der Entwicklungsgeschichte des *Lopadorhynchus* auf die interessante Thatsache einer Substitution von Organen durch neue Organe hingewiesen und hat auch versucht, in mehreren Tiergruppen wenigstens für das Nervensystem seine Idee durchzuführen. Man wird dabei recht deutlich auf den Wert der Phylogenie hingewiesen, denn wie will man eine Substitution von Organen begründen, wenn man die Verwandtschaftsbeziehungen der Tiere nicht kennt?

Beim Lesen der vorliegenden Erörterungen wird man bereits eine Anzahl von Beispielen für einen Wechsel von Organen kennen gelernt haben; ich will hier einige derselben zusammenstellen.

Zunächst das Nervensystem. Als Ausgangspunkt haben wir das der Rippenquallen zu setzen. Dieses dient der durch Wimperthätigkeit bewirkten Lokomotion und wird daher bei Festsetzung überflüssig, so bei Poriferen, wo es möglicherweise ganz verschwindet, und bei Cnidariern, wo es durch Neubildungen, welche sich vielleicht den Centren der beiden Fangfäden anschließen, substituiert wird; das aborale Centrum, welches an dem festgesetzten Pole ohne jede Bedeutung ist, verschwindet — bei Medusen ist keine Spur mehr von ihm wahrzunehmen. Der Nervenring der letzteren hat also den Grund seiner Entstehung in der ringförmigen Anordnung der Fangfäden bei den festsetzenden Polypen; zu ihnen gesellten sich später die verschiedenen Sinnesorgane und bewirkten eine Vervollkommnung des sensiblen Apparates, dem sich die motorischen Bestandteile der Subumbrella anschlossen.

In anderer Art wird das Nervensystem der Rippenquallen substituiert nach einem Übergange zur kriechenden Lebensweise. Dem aboralen Centrum schließen sich die paarigen der Tentakel an. Es ist nicht sicher, ob diese letzteren bei Polycladen erhalten

sind; ich glaube eher, daß sie durch neue Hautausstülpungen ersetzt sind, während die von LANG beschriebenen Ektodermwucherungen die Reste ihrer Centren darstellen. Diese Frage wird sich gewiß nicht allzuschwer entscheiden lassen, namentlich wenn die Verhältnisse bei der MÜLLER'schen Larve von diesem Gesichtspunkt aus näher untersucht sein werden. Aus den Sinnesorganen der Polycladen sind im Anschluß an das Centrum der Ctenophoren die oberen Schlundganglien entstanden. Die motorischen Elemente sind mit der zum Kriechen verwendeten Muskulatur entwickelt, vermutlich im Anschluß an die spärlichen, zwischen den Muskeln zerstreuten Nervenzellen von Rippenquallen. Die Ganglienzellen vereinigen sich zu Strängen, welche ein reichverzweigtes Netzwerk bilden; in diesem treten zwei ventrale Hauptstämme immer mehr hervor. Diese, ursprünglich nur mit vereinzelt Sinneszellen verbunden, erhalten eine mehr centrale Bedeutung für den Organismus durch Ausbildung eines in der Mitte des Bauches gelegenen Sinnesorganes, zu dessen Schutz sich eine Rinne ausbildete.

Dieser ventrale Teil des Nervensystems ist wahrscheinlich allein homolog dem Rückenmark der Chordaten, dessen vorderer Teil sich durch Neubildung von Sinnesorganen zum Gehirn entwickelte, nachdem die am Kopfe der Stammform gelegenen Sinnesorgane mit ihren Centren infolge einer Umkehrung des Körpers bei Annahme schwimmender Lebensweise funktionslos geworden und verschwunden waren.

Am Rumpfe bildete sich in der Seitenlinie ein System von Sinnesorganen aus, die Seitencirren und Seitenorgane verschiedener Tiergruppen, welche sich mit den ventralen, resp. bei Vertebraten dorsalen Längsstämmen in Verbindung setzten und diese noch in erhöhtem Maße zu einem Centralorgan erhoben.

Bei den meisten Bilaterien ist ein dorsaler und ventraler Teil des Nervensystems vorhanden; beide zusammen dienen hauptsächlich der Regulierung der Lokomotion durch die Muskulatur des Rumpfes. Beide sind bei den Echinodermen infolge von Festsetzung verschwunden, und ganz ähnlich wie bei Cnidariern hat sich im Anschluß an Tentakel, die hier meist in der Fünzfzahl auftreten, ein Nervenring um den Mund ausgebildet. Dieser ist also analog, aber durchaus nicht, wie KLEINENBERG glaubt, homolog dem der Cnidarier, ebensowenig wie einer von beiden dem Randnerv von Polycladen (LANG) oder dem Prototrochnerv der Trochophora (KLEINENBERG) homolog ist.

An die oberen Schlundganglien der Polycladen schließen sich

die der Mollusken und Anneliden, indem auch hier mehr oder weniger tiefgreifende Rück- und Neubildungen von Sinnesorganen stattgefunden haben. Die ventralen Längsstämme sind bei Anneliden segmentiert worden, bei Mollusken gewöhnlich mehr oder weniger verkürzt und wahrscheinlich in zwei hinter einander gelegene Ganglienpaare zerfallen, die bei Lamellibranchiern ihre ursprünglichen Beziehungen am deutlichsten bewahrt haben dürften¹⁾. Die Verbindung mit ventralen Sinnesorganen ist bei Mollusken häufig erhalten, bei Anneliden dagegen meist verloren gegangen.

Ein zweites Organ, das nach KLEINENBERG bei Anneliden für ein entsprechendes ihrer Vorfahren substituiert ist, ist der Schlund. Nach KLEINENBERG'S Annahme ging er „durch die Umbildung und Verschmelzung zweier Anhangsdrüsen des Stomodaeums hervor“ (p. 221); mir scheint, daß zur phylogenetischen Erklärung 'nur nötig ist, hinzuzufügen: der Polycladen. Indessen sind außerdem bei Mollusken, Anneliden und manchen ihrer Verwandten die Chitinkörper des Schlundes neu entstanden. Ob dieselben mit den Cuticularegebilden der äußeren Haut, welche bei denselben Tiergruppen neugebildet sind, in genetischem Zusammenhange stehen, ist mir nicht klar; jedenfalls zeigen sie zu diesen eine ähnliche Beziehung, wie die Zähne der Selachier im Munde zu denen der Oberfläche, namentlich die Zusammensetzung der Molluskenradula aus einer cuticularisierten Membran und den Zähnen ist ganz ähnlich der Beschaffenheit der Cuticula mit den Stacheln auf der Oberfläche der Amphineuren.

Ein den Pronephridien der Polycladen homologes Organ ist bei Ctenophoren unbekannt; die Existenz einer solchen ist unwahrscheinlich. Wenn das Ektoderm Exkretstoffe produziert, so wäre das eine Erscheinung, welche der erwähnten Exkretion der Prototrochzellen an die Seite zu setzen ist. Die Pronephridien werden vermutlich aus indifferenten Bindegewebszellen hervorgegangen sein, indem die letzteren die von der Muskulatur erzeugten

1) Ich habe früher versäumt, darauf hinzuweisen, daß SARASIN (34) aus der Entwicklungsgeschichte der Bithynia zu ähnlichen Resultaten gekommen ist, wie ich durch vergleichend-anatomische Forschung; bei Bithynia dürfte allerdings manches sekundär verändert sein, so werden Visceral- und Abdominalganglien ursprünglich wohl zusammengehört haben, indem sie aus einer gemeinschaftlichen Anlage hervorgingen, ähnlich vielleicht die Pleural- und Pedalganglien; unzweifelhaft war das „Riechganglion“ ursprünglich paarig. Diese Verhältnisse müßten bei primitiveren Formen genau untersucht werden.

Exkretstoffe aufnehmen; zuerst werden diese Zellen als Phagocyten einzeln ihre Aufgabe erfüllt und sich erst allmählich unter besonderen Verhältnissen mit benachbarten vereinigt haben, wodurch intracelluläre Gänge entstanden sind, welche die Wassergefäße der Polycladen darstellen. Diese sind weiter aufwärts durch die Nephridien der Mollusken und Anneliden in Verbindung mit dem Cirkulationssystem substituiert. Es sind aber nicht nur die Nephridien, sondern auch noch andere Teile der ursprünglichen Fortpflanzungsorgane exkretorisch geworden, und außerdem werden dieselben durch oft sehr reichliche Phagocyten unterstützt.

Die Hohlräume der ursprünglichen Fortpflanzungsorgane können als sekundäres Cölom die primitive Leibeshöhle ersetzen. Während die Nemertinen, Nematoden und die verwandten Gruppen noch die letztere haben, besitzen die Anneliden eine secundäre.

Auch die Muskulatur der Ctenophoren wird von derjenigen der Cnidarier und der Polycladen substituiert. Die der letzteren kann möglicherweise weiterhin wieder, etwa bei Festsetzung, sich rückbilden und durch eine neue ersetzt werden.

Nach dieser Betrachtung kann ich im Ganzen KLEINENBERG beistimmen, wenn er (p. 222) sagt: „Der Annelidenorganismus ist keine Umbildung, sondern eine Substitution des Cölenteratenorganismus.“ Dagegen ist hervorzuheben, daß ich nicht auf dem von KLEINENBERG angegebenen Wege zu meinen Resultaten gelangt bin, und ich muß die Behauptung: „die vergleichende Anatomie wird sich mehr und mehr darauf beschränken müssen, die Probleme aufzuwerfen, während die exakte Fassung und Lösung derselben Sache der Entwicklungsgeschichte ist“, entschieden bestreiten. Von meinem Standpunkt aus ist die Entwicklungsgeschichte eher geeignet, Probleme aufzuwerfen, als sie zu lösen, da ihre Erscheinungen doch unzweifelhaft durch Verkürzungen und Fälschungen überaus häufig mißverständlich sind, weit mehr als diejenigen der vergleichenden Anatomie, darum halte ich die letztere für eine exakte Lösung solcher Fragen für weit geeigneter. Die Substitution von Organen ist nicht allein ein Problem der ontogenetischen Forschung, sondern auch der vergleichend-anatomischen, und verdient von beiden berücksichtigt zu werden.

Schluss.

Schließlich will ich einen Rückblick auf die im Anfange aufgeführten allgemeinen Gesetze und ihre Anwendung auf die hier

berücksichtigten Tierstämme werfen. Die Decentralisation der Organe ist der Grundplan, welcher sich in dem Organismus der Cölenteraten und der Polycladen ausspricht. Jedes Organsystem ist über den ganzen Körper ausgedehnt, der Verdauungstrakt und die Keimdrüsen, das centrale Nervensystem und die Wassergefäße. Den Polycladen gegenüber zeigen die höheren Bilaterien eine mehr oder weniger weitgehende Centralisation: die Darmäste bilden sich zurück, die zahlreichen Keimdrüsen fließen zusammen, es entstehen motorische Ganglienknoten, und während durch das neu entstandene Blut eine Verbreitung der Nähr- und Exkretstoffe durch den Körper zu Wege kommt, bilden sich an Stelle der Wassergefäße die ursprünglich mehr lokalisierten Nephridien aus; die Respiration der ganzen Oberfläche wird auf eigene Atmungsorgane beschränkt, von denen aus eine Röhrenleitung das arterielle Blut durch den Körper verteilt.

Das durch Wimperung bewirkte Schwimmen wird von Cnidariern und Poriferen, ebenso von den Bilaterien aufgegeben. Die Cilien sind bei den Schwämmen, bei Polycladen und den übrigen Turbellarien und den Nemertineu erhalten; sie bilden sich auf einem großen Teil des Körpers zurück bei Gastrotrichen und Rotatorien, bei Mollusken und Anneliden, und sie können in anderen Tiergruppen (Nematoden) ganz verschwinden. An ihrer Stelle sind mehr oder weniger starke Cuticularbildungen entstanden, welche den Tieren einen besseren Schutz gegen ungünstige äußere Einflüsse gewähren, was namentlich für die trägen Mollusken und für festsitzende Tiere von der größten Bedeutung sein mußte.

Hermaphroditismus ist durchweg erhalten bei Ctenophoren und Polycladen; erst bei den höheren Formen beginnt unter den Bilaterien der Gonochorismus. Die Solenogastres sind noch teilweise hermaphroditisch und einige größere Gruppen der Mollusken und der Anneliden, welche zwittrige Keimdrüsen besitzen, mögen sich hierin an die primitiven Verhältnisse anschließen. Der Gonochorismus von Cnidariern wie von Rotatorien ist ein secundäres Verhalten, wie nach meiner hier mitgetheilten Auffassung von den Verwandtschaftsbeziehungen dieser Tiere angenommen werden muß.

Berlin, im Mai 1890.

Verzeichnis der citierten Litteratur.

- 1) BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übers. von VETTER.
- 2) R. S. BERGH, Neue Beiträge zur Embryologie der Regenwürmer. Zool. Anzeiger, No. 332.
- 3) BOVERI, Über Entwicklung und Verwandtschaftsbeziehungen der Aktinien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49.
- 4) BROCK, Zur Neurologie der Prosobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 48.
- 5) CHUN, Monographie der Ctenophoren.
- 6) EISIG, Monographie der Capitelliden.
- 7) GRAFF, Neomenia und Chaetoderma. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28.
- 8) GROBBEN, Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten. Wiener Arbeiten, Bd. 7.
- 9) Derselbe, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Wiener Arbeiten, Bd. 5.
- 10) Derselbe, Die Perikardialdrüse der Opisthobranchier und Anneliden, sowie Bemerkungen über die perienterische Flüssigkeit der letzteren. Zoolog. Anzeiger, No. 260.
- 11) HAECKEL, Ursprung und Stammesverwandtschaft der Ctenophoren. Sitzungsber. der Jen. Ges. für Medizin und Naturw. 1879.
- 12) BÉLA HALLER, Die Morphologie der Prosobranchier. Morpholog. Jahrbuch 14.
- 13) HANSEN, Neomenia, Pronomenia und Chaetoderma. Bergens Museums Aarsberetning for 1888.
- 14) HARTLAUB, Zur Kenntnis der Cladonemiden. Zoolog. Anzeiger, No. 267.
- 15) HATSCHKE, Lehrbuch der Zoologie.
- 16) Derselbe, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Wiener Arbeiten, Bd. 6.
- 17) HEIDER, Zur Metamorphose der *Oscarella lobularis*. Wiener Arbeiten, Bd. 6.
- 18) O. und R. HERTWIG, Die Coelomtheorie. Jena 1881.
- 19) R. HERTWIG, Über den Bau der Ctenophoren. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 14.
- 20) HUBRECHT, Untersuchungen über Nemertinen. Niederländ. Arch. f. Zool., Bd. 2.
- 21) Derselbe, *Pronomenia Sluiteri*. Niederländ. Arch. f. Zool. Suppl. 1.
- 22) JATTA, La innervazione delle braccia dei Cefalopodi. Boll. della Soc. di Natural. in Napoli, Vol. 3.
- 23) KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44.

- 24) KOWALEVSKI, Étude sur l'embryogénie du Dentale. Ann. du Musée d'Histoire nat. de Marseille. Zool. T. 1.
- 25) Derselbe, Embryogénie du Chiton Polii. Ibid. T. 1.
- 26) LANG, Monographie der Polycladen.
- 27) Derselbe, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.
- 28) MAYAUX, Sur l'existence d'un rudiment céphalique, d'un système nerveux stomato-gastrique et quelques autres particularités morphologiques de la Pindatine (*Meleagrina margaritifera*). Bull. de la Soc. Phil. de Paris, Tome 10.
- 29) MÉNÉGAUX, Sur le coeur et la branchie de la *Nucula nucleus*. Ibid. Sér. 8, tome 1.
- 30) PELSENER, Sur la valeur morphologique des bras des Céphalopodes. Arch. de Biologie, t. 8.
- 31) PLATE, Über die Rotatorienfauna des bottnischen Meerbusens, nebst Beiträgen zur Kenntnis der Anatomie und der systemat. Stellung der Rädertiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49.
- 32) RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrbuch, Bd. 5.
- 33) REINHARD, Kinorhyncha (Echinoderes), ihr anatom. Bau und ihre Stellung im System. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45.
- 34) SARASIN, Entwicklungsgeschichte der *Bithynia tentaculata*. Würzb. Arb., Bd. 6.
- 35) Derselbe, Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon, Bd. 1.
- 36) SELENKA, Über einen Kieselschwamm von achtstrahl. Bau, und über Entwicklung der Schwammknospen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 33.
- 37) STEINER, Die Funktionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. Die Fische.
- 38) TESSIN, Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 44.
- 39) THIELE, Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49.
- 40) ZELINKA, Die Gastrotrichen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49.
- 41) ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea* Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41.

I n h a l t.

	Seite
Allgemeine phylogenetische Grundsätze	480
Entwicklung von Cölenteraten aus Flagellatenkolonien	489
Beziehung der Ctenophoren zu Spongien	492
Verhältnis der Ctenophoren zu Cnidariern	495
Ctenophoren und Bilaterien	501
Beziehung der Polycladen zu Mollusken	507
Verwandtschaftliche Beziehungen der Amphineuren	521
Ableitung der Trochophora	529
Über Substitution von Organen	537
Schluss	540

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [NF_18](#)

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

Artikel/Article: [Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Tiere. 480-543](#)