

*Über Symmetrie und Regularität als Eintheilungsprincipien
des Thierreichs.*

Von Dr. Gustav Jäger.

Schon im Beginne meines zoologischen Studiums wollte es mir nicht gelingen, die Gestalt eines Seeigels, einer Qualle oder eines Polypen unterzuordnen unter die mir bereits geläufige Vorstellung eines Gliederthieres, eines Wirbelthieres, oder eines Mollusken. Es blieben mir differente Vorstellungen, die ich wohl an einander reihen, aber nicht einander unterordnen konnte. Später erhielt ich Kenntniss von den Agassiz'schen Ansichten über den symmetrischen Bau der Echinodermen; aber ich wurde ebensowenig von der Richtigkeit seiner Ansichten überzeugt, als mich Jemand von der Symmetrie eines Kreises überzeugen kann, indem er mir sagt, er bestehe aus zwei Halbkreisen. Ich konnte mir einmal Thiere, die schlechterdings radiär gebaut waren, nicht in der Art symmetrisch denken, wie ein Wirbelthier oder Gliederthier.

Als ich die, in der zweiten Hälfte des vorigen Jahres erschienenen zoonomischen Briefe von Burmeister in die Hand bekam, gereichte es mir zu einer Art von Befriedigung, als ich die Differenz dieser zweierlei Erscheinungsformen eines Thieres zum zweiten Eintheilungsprincip erhoben sah; und ich war äusserst gespannt auf die dieser Ansicht zu Grunde liegenden Beweise. Allein diese meine Erwartung wurde nicht befriedigt. Ich fand in Burmeister keinen Beweis, sondern eine blosser Umschreibung dieser Erscheinungsformen. Aus Anlass eines Vortrages, in welchem ich über die Burmeister'sche Eintheilung des Thierreichs referiren wollte, suchte ich mir die Vorstellungen, die ich von einem radiären und von einem symmetrischen Thiere hatte, zu Definitionen, zu Begriffen umzugestalten. Da fielen mir die Grundzüge eines auf die Entwicklungsgeschichte gegründeten Beweises ein, dass ein radiäres und ein symmetrisches Thier principiell verschieden sind, und ich deutete in jenem Vortrage diese Grundzüge bereits an. Zur vollständigen

Entwicklung waren sie jedoch damals noch nicht gekommen. Ich halte es nun für zweckmässig, Ansichten, die einmal, wenn auch nur andeutungsweise öffentlich ausgesprochen worden sind, in der Wissenschaft sobald als möglich zu Protokoll zu geben, theils um die Priorität derselben zu wahren, theils um sie denen, die sie haben andeuten hören, zur Beurtheilung vorlegen zu können. Da ich aber, um diese Ansichten zur vollständigen, wissenschaftlichen Geltung zu bringen, mich in das genaueste Detail einlassen muss, so hielt ich es für passend, dieser Arbeit, die sehr lange Zeit in Anspruch nimmt, eine kurze, möglichst scharfe Entwicklung meiner Ansichten voranzugehen zu lassen. Ich übergebe deshalb einer hohen Akademie diese Arbeit als vorläufigen Bericht über eine Abhandlung, die ich im Laufe dieses Jahres zum Abschluss zu bringen und ebenfalls einer hohen Akademie vorzulegen gedenke.

Ich glaube, dass meine Ansichten am passendsten auf genetischem Wege entwickelt werden können und stelle deshalb den Satz voran: Es gibt symmetrische und radiäre Thiere. Dieser Satz ist gewiss nicht bloß der Ausdruck meiner eigensten, längst in mir vorhandenen Anschauungsweise, sondern auch die Überzeugung eines jeden, der ohne präoccupirtes Urtheil die einzelnen Glieder des Thierreichs betrachtet und wurde bereits von Cuvier mit voller Schärfe aufgestellt. Aber diesen Satz haben wissenschaftliche Auctoritäten unzustossen versucht, und es hat ihn noch Niemand gegen sie in einer bindenden Weise vertheidigt. Fragt man sich, wie es kommt, dass dieser Satz bezweifelt worden ist, so kommt man zu der Überzeugung, dass zwei Gründe dafür existiren. Der erste ist die bei allen im Binnenlande aufgewachsenen Menschen zur Gewohnheit gewordene Vorstellungs- und Benennungsweise der ihn zunächst umgebenden und natürlich auch den Ausgangspunkt der sich entwickelnden Zoologie bildenden vorzugsweise symmetrisch gebauten Thiere, eine Vorstellung, die man so gern auf alle Thiere überträgt und die noch unterstützt wird durch die früher allgemeine und jetzt noch manchem Zoologen inhärirende Ansicht von der Continuität der Thierreihe vom niedersten Infusorium bis hinauf zum Menschen. Dass dieses Vorurtheil der nächstliegende Grund ist, wird besonders klar durch folgende Worte von Agassiz, dem ersten, der den symmetrischen Bau der radiären Thiere nachgewiesen zu haben glaubt. Er sagt nämlich in den Mem. de la Soc. des scienc.

nat. de Neufchatell, Tom I, p. 69. „Die reguläre, strahlenartige Anordnung der Theile bei den meisten Radiaten ist die Ursache, warum die Terminologie so schwer festzustellen ist. Dies bestimmte mich mit dem Studium der Formen zu beginnen, welche dem strahligen Typus ferner liegen, wo sich eine vordere und hintere, eine obere und untere und demzufolge auch eine rechte und linke Seite ganz natürlich darstellen, um wo möglich durch die unmerklichen Übergänge dahin zu kommen, auch in den regelmässigen und selbst in den kugeligen und sternförmigen Formen dieselben Beziehungen zu erkennen.“

Der zweite Grund ist der, dass bis jetzt noch kein Zoologe eine klare, für alle Fälle passende Definition von radiär und symmetrisch gegeben hat. Um zu einer solchen Definition zu gelangen, ist es nöthig, zuerst die Definition für einen im Sinne der Zoologie symmetrischen und radiären, abstracten, das heisst mathematischen Körper festzustellen, um dann erst zu sehen, in wie weit diese Definition für den mit räumlichem Inhalte versehenen Körper, das Thier, gilt.

Zur Bestimmung eines Körpers gehören drei Dimensionen und jeder Dimension entsprechen zwei Flächen. Bei einem, im Sinne der Zoologie radiären Körper sind die einer Dimension angehörigen Flächen principiell verschieden; die den zwei andern Dimensionen entsprechenden Flächen unter sich principiell gleich. Bei einem symmetrischen Körper findet in zwei Dimensionen principielle Verschiedenheit der correspondirenden Flächen Statt und in der dritten Dimension principielle Gleichheit. Ich sage principiell verschieden und principiell gleich. Ich verstehe darunter, gleich oder verschieden in den wesentlichen naturhistorischen Eigenschaften. Principiell gleiche Flächen können formell sehr verschieden sein, z. B. zwei Flächen eines Krystalls in ihrer Ausdehnung, Wölbung und ihren Umrissen; aber wenn sie gleiche Härte, gleichen Glanz, gleiche optische, elektrische und magnetische Verhältnisse zeigen, so sind sie dennoch principiell gleich. Ebenso können zwei principiell gleiche Flächen an einem Thiere verschiedene Ausdehnungen, verschiedene Wölbungen, verschiedene Umrisse haben und dieser Formunterschied kann sich auch auf die Organe erstrecken; aber wenn sie die gleichen Organe und die gleichen thierischen Functionen besitzen, so sind sie dennoch principiell ein-

ander gleich, wenn auch formell verschieden. Umgekehrt gilt dasselbe von den principiell verschiedenen Flächen.

Ehe ich die obige Definition auf das Thier anwende, muss noch Einiges festgestellt werden. Wir haben in unserer Definition gleiche Flächen und verschiedene Flächen; wir müssen aber, um die Definition handhabbarer zu machen, diesen Flächen verschiedene Benennungen geben. Nach meiner Meinung kann man verschiedene Flächen am besten als polare, gleiche Flächen als parallele bezeichnen. Demnach würde jetzt, wenn ich statt der Adjectiva die Substantiva nehme, unsere Definition lauten: ein symmetrischer Körper ist ein solcher, der zwei Polpaare und ein Parallelenpaar hat. Ein regulärer Körper ist ein solcher, der ein Polpaar und zwei Parallelpaaire hat.

Sucht man nun die beiden, eine blosse Vorstellung gebenden Worte: radiär und symmetrisch, deren Fortgebrauch mir wegen der falschen Anwendung, die man in der Zoologie von ihnen gemacht hat, etwas ominös erscheint, durch Adjectiva, welche die Definition in sich aufnehmen, zu ersetzen, so geräth man in einige Verlegenheit. Das Wort polar ist in der mikroskopischen Anatomie missbraucht und deshalb unmöglich geworden. Man hat nämlich Nervenzellen mit Einem peripherischen Endfaden unipolar, mit zwei bipolar genannt. In dem Begriffe Pol liegt aber nothwendig das Vorhandensein zweier entgegengesetzter Punkte; denn ein Punkt ist nie ein Pol, ausser wenn ihm ein anderer Punkt polar entgegengesetzt ist. Ein Pol also ist undenkbar, und also auch ein in obiger Bedeutung unipolarer Körper ein Unding. Dieser Fehler ist in der Lehre von den Thieren begangen worden, also lässt sich hier dieses Adjectiv in seiner richtigen Bedeutung nicht mehr verwenden. Ich glaube deshalb, dass man sich hier blos durch eine Abstraction helfen kann, und zwar so, dass man je zwei polare Flächen durch eine Linie sich verbunden denkt, die man Axe nennt und das Wort Axe zur Adjectivbildung benützt. Warum ich zunächst nicht von dem Wort Parallele, sondern von dem Wort Pol ausgehe, wird die Folge lehren. Es ergibt sich demnach für den radiären Körper das Wort: einaxig, für den symmetrischen das Wort zweiaxig ¹⁾.

¹⁾ Das Wort Axe ist zwar hier in einem andern Sinne genommen als in der Krystallographie. In dieser Wissenschaft verbindet die Axe zwei gleiche Flächen,

Es fragt sich nun, wie ist diese, in Abstracto gegebene Definition auf den speciellen Fall, auf das Thier anzuwenden? Da wir es nicht mit einem mathematischen, inhaltslosen Raum, sondern mit einem Inhalt habenden Naturkörper, der in Bezug auf seinen Inhalt untersucht werden soll, zu thun haben: so muss auch die Definition eines solchen Körpers wirkliche Körpertheile mit räumlichem Inhalte als wesentliche Elemente der Definition in sich aufnehmen, deren Summe der ganze Thierkörper ist. Da nun unsere obige Definition mathematische Flächen zu wesentlichen Bestandtheilen hat, so müssen wir an die Stelle der Flächen Körpertheile setzen. Dies ist sehr leicht, allein die Benennung dieser Körpertheile unterliegt grossen Schwierigkeiten, weil noch keine Worte, keine einheitlichen Namen für sie existiren. Es ist überhaupt ein grosser Übelstand, dass die Benennungen der einzelnen Theile eines Thieres entweder von bestimmten Organen oder Organtheilen hergenommen, oder ihnen die Formen und Benennungen der Wirbelthiere zu Grunde gelegt worden sind. Die erstere Benennungsart ist aus zwei Gründen sehr misslich. Einmal können die Organe ihre Stelle wechseln, ohne dass deshalb die Pole oder Parallelen verrückt würden und dies ist besonders bei zwei Polen der Fall. Zweitens sind die Organe bis jetzt immer nach ihrer Function benannt, anstatt nach ihrer morphologischen Bedeutung; und nachgewiesenermassen können Organe, die dieselbe morphologische Bedeutung haben, differente Functionen haben, werden also bei einem Thiere so, bei einem andern anders genannt. Die Verwirrung ist noch vergrössert worden, da die Systematiker für jede einzelne Thierclassen eine specielle Nomenclatur construirt haben, ohne dabei auf die anderen Thierclassen Rücksicht zu nehmen. Die zweite Benennungsart, die von der Voraussetzung ausgeht, dass alle Thiere nach einem Plane construirt seien, ist eben deshalb falsch, weil diese Voraussetzung falsch ist. Man könnte sich deshalb auch hier versucht

hier zwei principiell verschiedene. Es wäre daher beinahe nöthig, ein ganz neues Wort zu bilden: allein das muss doch nach meiner Ansicht vermieden werden, wo es nur immer möglich ist. Den Vorzug hat jedenfalls diese Nomenclatur vor der obenerwähnten voraus, dass sie in der Zoologie noch nicht verbraucht ist; und ich glaube die Ausdrücke hinreichend erklärt zu haben, um nicht missverstanden zu werden. Da nun die obige Definition, wie wir später sehen werden, in der That auf die Thiere passt, so nenne ich schon jetzt die radiären Thiere einaxige, die symmetrischen zweiaxige.

fühlen, ganz neue Namen für diese Körpertheile zu schaffen; allein vor der Hand suche ich mich, wenn die Schaffung eines Namens absolut nöthig ist, an schon vorhandene Vorstellungen anzulehnen, obwohl ich mir bewusst bin, dass ich dabei nicht nach ganz streng wissenschaftlichen Principien verfare.

Ehe ich nun zur Schaffung der Namen und zur Erklärung dessen was ich darunter verstanden wissen will, übergehe, ist es nöthig, die Definition noch einmal ins Auge zu fassen. Wir haben in der Definition zwei Grössen, die sich so verhalten, dass, wenn die eine gegeben ist, die andere *eo ipso* auch gegeben ist; denn wenn ich sage, ein zweiaxiger Körper hat zwei Polpaare, so ist damit zugleich gegeben, dass die dritte Dimension Parallelen enthält, und wenn es bei einem einaxigen Körper heisst: er habe ein Polpaar, so ist damit auch gesagt, dass die übrigen Dimensionen Parallelen haben; umgekehrt, wenn man von einem symmetrischen Körper die Existenz eines Parallelpaares aussagt, so involvirt das die Polarität in den zwei anderen Dimensionen. Es scheint desshalb gleichgiltig zu sein, ob man bei dem Thier Parallelpaares sucht oder Polpaare; allein dies ist nicht der Fall. Man findet bei einem Thier entweder Polpaare oder Parallelpaares, aber nie beide zugleich als existirende Körpertheile. Wie das zu verstehen ist, wird unten klar werden.

Ich fasse zunächst die Polpaare ins Auge, benenne sie und erkläre, was ich darunter beim ausgewachsenen Thiere verstanden wissen will.

Ich wende mich zunächst zu dem Polpaar, das allen Thieren, die überhaupt Pole haben, zukommt. Der eine Pol ist der Theil des Thierkörpers, den man bei den zweiaxigen Thieren Kopf nennt. Er ist charakterisirt durch das Vorhandensein der Organe zur Nahrungsaufnahme; dass dies aber nicht immer der Fall ist, werden wir im speciellen Theile sehen; ferner und zwar hauptsächlich ist er charakterisirt durch jenen Centraltheil des Nervensystems, von dem die Nerven für die höheren Sinnesorgane ausgehen. Ich nenne diesen Pol also den Kopfpol, trotz dem dass bei den einaxigen Thieren diese Benennung nicht passt, weil man bei dem Worte Kopf immer an das Abgesetztsein vom übrigen Körper denkt und weil, wie unten gezeigt werden wird, diese Bezeichnung den beim einaxigen Thier darunter verstandenen Theil nicht vollständig erschöpft. Ich wähle also diesen Namen bloß nach dem Grundsatz: von zwei Übeln das kleinere. Den ihm entgegengesetzten Pol muss ich desshalb noth-

wendig Steisspol nennen. Dieser Pol bildet bei den einaxigen Thieren bald das obere, bald das untere Ende des Thieres, bei den symmetrischen fast ohne Ausnahme das hintere Ende. Sehr häufig liegt der After in diesem Pol; allein er ist durchaus kein constantes Organ desselben, denn er kann nicht nur fehlen, sondern sogar herausrücken bis in den Kopfpol hinein. Ein zweites bei der Mehrzahl der Thiere in ihm liegendes Organ ist die Mündung der Geschlechtstheile und die Copulationsorgane; allein auch die Lage dieser Organe ist keine constante, weil sie beim Embryo sich erst, nachdem der Körper zum Abschluss gekommen ist, entwickeln. Überhaupt zeigt dieser Pol eine weit grössere Inconstanz der Organe, als der ihm entgegengesetzte, und desshalb ist seine Benennung eine viel schwierigere.

Wenden wir uns nun zu dem zweiten Polpaar, das also blos zweiaxigen Thieren zukommt. Unter dem einen Pol verstehe ich den Körpertheil, der beim Wirbelthier den Rücken, beim Insect den Bauch bildet, und bei den Mollusken gewöhnlich Fuss genannt wird. Er ist dadurch scharf charakterisirt, dass er vorzugsweise die Organe der Ortsbewegung und den der Ortsbewegung zunächst vorstehenden Theil des Nervensystems besitzt. Es scheint mir desshalb am passendsten zu sein, ihn den animalen Pol zu nennen. Der ihm correspondirende Pol bildet bei den Wirbelthieren den Bauch mit den Eingeweiden, bei den Gliederthieren den Rücken sammt den Eingeweiden, beim Mollusk ebenfalls den die Eingeweide umhüllenden, am Rücken liegenden Mantelsack mit seinem Inhalt. Es ergibt sich desshalb als passendste Bezeichnung für diesen Pol die Bezeichnung: vegetativer Pol. Unter diesen Polen verstehe ich also nicht blos Flächen des Thierkörpers sondern wirkliche Körpertheile mit allen ihren Organen und Systemen. Der Kopfpol eines Wirbelthieres und eines Gliederthieres ist also der ganze Kopf mit seinen Knochen, Muskeln, Gehirn, Schlundganglion und Fresswerkzeugen. Der Kopfpol eines Echinoderms sind die Basalplatten, die Ambulacral- und Interambulacralplatten, der Mund mit seiner Zahnpyramide, dem Nerven- und Gefässring. Der Kopfpol eines Polypen ist der Mund mit seinen Tentakeln; der einer Meduse der Mantelrand mit den Tentakeln und der Mund mit seinen Fangarmen. Der animale Pol eines Wirbelthieres ist der ganze Rücken mit Muskeln, Knochen, Rückenmark und den secundär aus ihm sich entwickelnden Extremitäten; der des Gliederthieres

der Bauch mit Ganglienstrang und Extremitäten; der des Mollusks der Fuss mit seinen Ganglien u. s. f. Ich löse also den ganzen Körper der Thiere in Elemente auf, die ich bei den bis jetzt angeführten Thieren Pole nenne. In meiner Detailarbeit werde ich diese Auflösung mit jeder Thierfamilie vornehmen, vor der Hand begnüge ich mich damit, es angedeutet zu haben. Wir finden also bei einer Reihe von Thieren in der That polar sich verhaltende Körpertheile, das heisst Pole, und zwar bei den einen ein Polpaar, bei den andern zwei. Untersuchen wir nun, ob sich auch Parallelen finden, als abgegrenzte, für sich existirende Körpertheile. Bei den Wirbelthieren finden wir in der Richtung der dritten Dimension bloß Enden von Polen, die sich parallel verhalten, aber keine abgegrenzten Körpertheile, also auch keine Parallelen; der ganze Körper ist uns in Polpaaren aufgegangen. Ebensowenig ist dies bei den Gliederthieren, Cephalopoden und Cephalophoren der Fall; dagegen bei den Acephalen und Brachiopoden finden wir in einer Dimension Parallelen, als existirende, gut charakterisirte Körpertheile. Wir haben je eine Mantelhälfte mit ihrer Schale, Tentakeln, Kiemenblättern etc. Dagegen Pole finden wir weder bei Acephalen, noch Brachiopoden; denn es wird wohl keinem Menschen einfallen z. B. bei einer Anadonta von einer Rückenfläche und Bauchfläche oder von einem Kopf und einem Steisse, als isolirten Körpertheilen zu reden, sondern er redet von einer rechten und linken Fläche und diese Flächen sind parallel; in den zwei anderen Dimensionen findet er bloß polare Enden dieser Parallelen (bei den Brachiopoden in einer Dimension polare, in der zweiten parallele Enden); der ganze Körper löst sich in zwei parallele Theile auf. Wir werden auf diese Verhältnisse weiter unten noch einmal zu sprechen kommen. Unsere Definition lautet also jetzt folgendermassen: ein zweiachsiges Thier ist entweder ein solches, das aus zwei Polpaaren besteht, oder ein solches, das aus einem Parallelenpaar besteht; ein einachsiges Thier ist ein solches, das aus einem Polpaar besteht.

Nachdem ich nun so die in Abstracto gegebene Definition auf das Thier angewendet und die Elemente der Definition erklärt habe, entsteht die Frage: wie tritt ein einachsiges Thier und wie ein zweiachsiges in die Erscheinung? Und der Systematiker fragt: woran erkennt man, ob ein Thier einachsig ist oder

zweiachsig? Auf die erste Frage zu antworten, halte ich desshalb nicht für nöthig, weil das Allgemeine dieser zwei Erscheinungsformen seit Cuvier's Zeiten in den meisten Handbüchern der Zoologie mehr weniger ausführlich angegeben ist. Die beste Beschreibung gibt Burmeister in seinen zoonomischen Briefen. Aber die zweite Frage zu beantworten, halte ich aus zwei Gründen für sehr nöthig. Einmal, weil sehr häufig am ausgewachsenen Thiere die Pole sich nicht mehr deutlich erkennen lassen und desshalb die Aufstellung einiger sicheren Kriterien nöthig ist. Zweitens, weil ich den wesentlichen Punkt, auf den es ankommt, in keinem Werke hervorgehoben finde und die Ausserachtlassung dieser Punkte ist es gerade, die Agassiz und theilweise auch Johannes Müller veranlasst hat, die radiären Thiere auch als symmetrische aufzufassen.

Die Definition sagt, die correspondirenden Pole sind principiell verschieden, das heisst, auf das Thier angewandt, ein Organ, das an einem Pol liegt, kann nicht zugleich auch am andern vorhanden sein. Hat man also an einem Thiere an zwei, wenn auch formell verschiedenen Flächen, gleiche Organe, so verhalten sich diese Flächen nicht polar, sind also auch keine Pole. Als Beispiel führe ich die Holothurien an. Eine Holothurie hat an dem sogenannten Bauche und an dem sogenannten Rücken Ambulacren: daraus geht hervor, dass diese Flächen nicht principiell verschieden, also auch nicht Pole sind; diese Thiere sind also einachsig.

Ferner geht aus der Definition folgendes hervor: eine Axe verbindet principiell verschiedene Punkte, und die Punkte, die in der Axe liegen, sind verschieden von den seitwärts von der Axe liegenden. Die ausserhalb der Axe liegenden Punkte müssen in gleichen Entfernungen von der Axe entsprechende gleiche Punkte haben, und zwar können sie, wo blos eine Axe vorhanden ist, ebensoviel entsprechende Punkte haben, als gleiche Entfernungen von der Axe sich denken lassen. Wenden wir diese Sätze auf das Thier an, so müssen wir an die Stelle von Punkten Körpertheile setzen, und dies sind eben die Organe und nicht blos diese, sondern auch die Bestandtheile der Körperwand. Dann gestalten die Sätze sich folgendermassen: ein Organ, das in der Axe liegt, ist unpaar, da es von allen ausser der Axe liegenden Theilen verschieden ist und in einer Axe blos ein Organ liegen kann; alle

Organe, die ausser der Axe liegen, müssen in der Mehrzahl vorhanden sein, und zwar können sie eben so oft vorhanden sein, als gleiche Entfernungen von der Axe sich denken lassen; diese Anzahl hat aber für jedes Thier eine bestimmte Grösse, da sich eine unbestimmte Wiederholung eines Organs im Thiere nicht denken lässt; die Zahlen, die vorkommen, lehrt uns die Erfahrung. Die häufigsten Zahlen sind: 4, 5, 6, 8 etc. Daraus geht als sicheres Merkmal für ein eiaxiges Thier hervor: es hat nur ein unpaares sogenanntes Axenorgan und alle anderen Organe sind in der Mehrzahl vorhanden in einer zur Axe senkrechten Ebene.

Gehen wir nun zum zweiaxigen Körper über. Bei diesem kreuzen sich die Axen. Durch diese Kreuzung wird eine Axenebene bestimmt, die lauter differente Theile unter sich verbindet. Von dieser Axenebene gilt das Gleiche, wie von der Axe, das heisst, alle Organe, die in der Axenebene liegen und alle aus einem solchen Organe in der Richtung der Axenebene sich secundär entwickelnden Organe sind unpaar, weil sie innerhalb der Axenebene sich nicht wiederholen können und weil sie von den ausser der Axenebene liegenden Organen verschieden sind. Die ausser der Ebene liegenden Organe haben in gleicher Entfernung von der Ebene entsprechende Organe, da aber jeder Entfernung auf der einen Seite der Ebene, eine auf der andern entspricht, so muss die Zahl aller, nicht in der Ebene liegenden Organe durch 2 dividirbar sein und ebenso auch die Zahl der Organe, die aus einem Axenorgane nicht in der Richtung der Axenebene secundär sich entwickeln. Es müssen also die nicht in der Ebene liegenden Organe paarig vorhanden sein. Ferner, da eine Ebene mehrere Theile in sich aufnehmen kann, so kann auch ein zweiaxiges Thier mehr als ein Axenorgan haben, es muss sogar mehr als eines haben und damit stimmt auch die Erfahrung; denn wir haben bei den zweiaxigen Thieren in der That neben dem allgemein vorhandenen Axenorgan, dem Darm, noch ein zweites dem vegetativen Pol zukommendes, das Herz, und bei den Wirbelthieren ein drittes, das dem animalen Pol angehört, die *Chorda dorsalis*.

Geht man von den Parallelen aus, so gestaltet sich das Raisonnement folgendermassen: Aus dem Begriff der Parallele geht mit

Nothwendigkeit hervor, dass jedem Punkte in der einen Parallele ein Punkt in der andern Parallele entspricht; es muss also jedes Organ in der Zweizahl oder einem Multiplum von Zwei vorhanden sein. Unpaar kann ein Organ blos dann sein, wenn es in der Berührungsebene der beiden Parallelen liegt und dann kann es entweder vollkommen unpaar sein, oder die zwei den beiden Parallelen angehörig Theile können so in Eins verschmolzen sein, dass noeh eine Duplicität zu erkennen ist. Aber diese Duplicität liegt nie in der Linie vom Mund zum After, sondern in der senkrecht daraufstehenden. Durch diese Anschauung lässt sich sehr schön die eigenthümliche Bildung des Herzens bei den Acephalen, dass nämlich die Vorhöfe rechts und links von der Kammer und nicht davor liegen wie bei den Cephalophoren, und die merkwürdige Duplicität des Herzens bei Area erklären. Aus der Polarität der Parallelen in den zwei andern Dimensionsrichtungen geht hervor, dass sich innerhalb Einer Parallele ein Organ nicht wiederholen kann; bei den Brachiopoden dagegen, deren Parallelen nicht in beiden Dimensionen polar, sondern in der einen polar, in der andern parallel sich verhalten, muss nothwendig jede Parallele in der Richtung ihrer parallelen Dimension in gleichen Abständen von beiden parallelen Enden zwei gleiche Punkte haben, also muss jede Parallele ein Paar von Organen oder paarige Organe haben; also muss die Zahl der Organe innerhalb der Parallele durch vier dividirbar sein. Die Organe dagegen, welche in der Berührungsfäche der beiden Parallelen liegen, müssen doppelt sein. Ein unpaares Organ kann blos in einer Linie liegen, welche entsteht, wenn man die Berührungsebene der Parallelen sich durch eine die beiden Parallelen halbirende Ebene geschnitten denkt. Da aber in einer Linie blos ein Organ liegen kann, so hat ein Brachiopode blos Ein Axenorgan, den Darm. Die Zahl aller anderen Organe muss durch zwei oder durch vier dividirbar sein. Dass dem so ist, lehrt die vergleichende Anatomie.

Wenn wir also die Brachiopoden vorderhand bei Seite setzen, so ergeben sich kurz gefasst folgende charakteristische Merkmale: wenn ein Thier blos ein Axenorgan hat, ist es einaxig, hat es mehr als eines, so ist es zweiaxig; wenn bei einem Thier die Zahl der Organe nicht durch 2 theilbar ist, so ist es einaxig. Mit diesen zwei Sätzen können wir in jedem gegebenen Falle bestimmen, ob das Thier ein-

axig ist oder zweiaxig. Scheinbare Unpaarigkeit eines Organs kann dadurch entstehen, dass es der Axe oder der Mittelebene so nahe rückt, dass die correspondirenden Theile verschmelzen; aber diese Unpaarigkeit ist nie zu verkennen.

Dieses Raisonement ist hinreichend, die ganze Agassiz'sche Theorie von dem symmetrischen Baue der Echinodermen und Polypen vollständig umzustossen. Ich setze seine eigenen Worte hierher, er sagt am oben angegebenen Orte p. 169; „wenn man die Anordnung der Theile z. B. bei den Spatangoiden verfolgt, so erkennt man leicht, dass die mehr weniger längliche Form von der Stellung des Mundes und des Afters, die an den beiden Enden gelagert sind, herrührt, und dass vier Ambulacralreihen und eine gleiche Anzahl von Interambulacralreihen paarig sind und symmetrisch zu beiden Seiten einer Ebene liegen, welche, vom Mund zum After ziehend, das Thier in zwei gleiche Theile theilt, während eine fünfte derartige Reihe unpaar ist. Diese unpaare Ambulacralreihe, die über den Mund hinzieht, ist folglich sicher die vordere Reihe, während an der hinteren Partie des Körpers eine unpaare Interambulacralreihe liegt, welche die Mitte der Scheibe einnimmt; und gerade zwischen den Platten dieser letzten Reihe liegt bei diesem Thiere constant der After.“ Ich glaube, dass jeder, der diese Worte von Agassiz, auf die sich die ganze Theorie stützt, zusammenhält mit dem, was ich oben als Kennzeichen für ein symmetrisches Thier angegeben habe, sich selbst von der Haltlosigkeit der ganzen Theorie überzeugen kann; denn ein Organ, das in der That unpaar, also ein Axenorgan, ist, kann blos in der Einzahl vorkommen; ist ein solches Organ jedoch in der Mehrzahl vorhanden, so ist es auch kein Axenorgan, also auch nicht unpaar. Von fünf Ambulacralreihen den einen unpaar zu nennen, ist ein Unding. Ein Echinoderm hat blos ein unpaares Organ, den Darm; alle anderen Organe und Körpertheile sind in der Mehrzahl vorhanden und desshalb ist es einaxig.

Sucht man nun mit Hilfe dieser Kriterien zu eruiren, welche Thiere einaxig sind und welche zweiaxig, so überzeugt man sich leicht, dass die Wirbelthiere, Gliederthiere und Mollusken zweiaxig, die Echinodermen, Medusen und Polypen einaxig sind, und in meiner späteren Arbeit werde ich dies für alle, nur etwas zweifelhaften Familien beweisen. Es zerfällt also die ganze Reihe der Thiere in drei grosse Gruppen, von denen die eine zweiaxig

die zweite einaxig und die dritte axenlos ist (diese dritte, axenlose Gruppe sind die Infusorien und Rhizopoden, von diesen werde ich seiner Zeit beweisen, dass sie weder Pole, noch Parallelen, noch Axen haben).

Betrachtet man diese Gruppen genauer, so findet man, dass sie alle wohl abgegrenzt sind und keine in die andere übergreift, dass sie den Anforderungen entsprechen, die man an sogenannte natürliche Gruppen stellt, und dass ihre Definition und ihre Benennung die wesentlichsten und in die Augen springendsten naturhistorischen Eigenschaften, soweit sie sich auf die Gestalt nicht bloß in toto, sondern auch im Detail beziehen, in sich begreift. Es liegt deshalb bereits jetzt der Schluss sehr nahe, dass diese zwei Thiergruppen (ich sehe vor der Hand ab von den axenlosen) principiell verschieden sind, dass die Einaxigkeit und die Zwei-axigkeit die adäquaten Ausdrücke für zwei verschiedene Bildungstypen des Thierreichs darstellen. Um diesen Satz jedoch zur vollständigen Gewissheit erheben zu können, hat der Zoologe an den vergleichenden Anatomen die Frage zu richten: ob die Einaxigkeit und die Zwei-axigkeit schon in der Entwicklungsgeschichte begründet ist oder nicht? denn die Embryologie hat ihm gezeigt, dass alle Thiere, die nach einem Schema gebildet sind, schon im Ei durch einen analogen Entwicklungsgang als zusammengehörig sich manifestiren, und man kann deshalb mit Recht die Embryologie den Probirstein für die systematische Zoologie nennen. Die Beantwortung dieser Frage, die bis jetzt noch Niemand aufgeworfen hat, eben deshalb, weil die systematische Zoologie dieser Grundunterschiede bei dem fertigen Thier sich noch nicht bewusst geworden ist, bildet eigentlich die Hauptaufgabe meiner Arbeit.

Ehe ich an die Beantwortung dieser Frage gehe, ist es nöthig, zuvor genau zu eruiren, was die Frage involvirt. Die Frage lautet zunächst, praktisch gefasst, so: Ist die oben gegebene Definition von einaxig und zwei-axig schon auf die ersten Elemente des Thieres, die sich bei seiner Entwicklung erkennen lassen, anwendbar? das heißt: lassen sich beim Embryo eines zwei-axigen Thieres zwei Polpaare oder ein Parallelenpaar und beim ein-axigen Thiere ein Polpaar, als mehr weniger abgegrenzte Körpertheile unterscheiden? Um mich nicht dem Vorwurf

auszusetzen, als sei meine Deutung der Embryonalformen eine gezwungene, werde ich, wo es ohne zu grosse Weitschweifigkeit geschehen kann, immer die *verba ipsissima* der einzelnen Detailforscher anführen, da man diesen ein präoccupirtes Urtheil in dieser Richtung nicht wohl zuschreiben kann und in meiner späteren Arbeit werde ich mich auch zur Erläuterung meiner Behauptungen der von ihnen gegebenen Abbildungen bedienen. Vor der Hand werde ich mich damit begnügen, von den wichtigsten Familien Beispiele anzuführen.

Die Wirbelthiere zeigen einen so übereinstimmenden Entwicklungsgang, dass ich mich mit der Anführung eines Beispiels begnüge. Bischoff sagt in seiner Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen p. 104: „Ebenso bemerke ich schon vom Anfang an zu beiden Seiten der Rinne ein Paar nicht wulstartige, sondern flächenhafte dunklere Ansammlungen, welche in dem durchsichtigen Hofe zuerst ein Oval bilden, in dessen Axe eben die Rinne liegt; allein ich kann mit Reichert darin nicht übereinstimmen, dass dieses die Urhälften des Centralnervensystems seien, sondern ich habe mich überzeugt, dass diese Platten wirklich die Anlage des Körpers des Embryo sind. Sie verändern mit dem durchsichtigen Fruchthof ebenfalls ihre Gestalt; so lange dieser ein Oval ist, stellen sie ebenfalls ein Oval dar; wird jener birnförmig, so zeigen sie dieselbe Gestalt. Sehr kurze Zeit darnach wird der durchsichtige Hof biscuit- oder gitarrenförmig, und ebenso diese beiden Ansammlungen zu beiden Seiten der Primitivrinne. Dann nähern sich dieselben mit ihren freien Rändern über der Rinne einander und vereinigen sich zuerst in der schmalsten Gegend der gitarrenförmigen Figur bald aber auch weiter nach aufwärts und abwärts und bilden dadurch an der Stelle der Rinne einen Canal, in welchem sodann alsbald unter Entwicklung von Zellen das Material für das Centralnervensystem, Rückenmark, Gehirn und seine Häute abgelagert wird. Zu beiden Seiten des eben geschlossenen Canals erscheinen dann, ebenfalls zuerst an der eingezogenen Mitte in jenen Ansammlungen kleine, dunkle, viereckige Plättchen, die Bogenstücke der künftigen Wirbel.“ Ferner sagt er am angegebenen Orte S. 105: „Sobald sich das Kopfende des Embryo als solches durch Erweiterung des Canals für das Rückenmark zu erkennen gegeben hat, fängt es auch sogleich schon an, sich über die Ebene der Keimblase zu erheben, gleichsam von ihr abzuschnüren und zugleich sich in einem scharfen, fast

rechten Winkel vorn überzubiegen, so dass die Ausbuchtung des Canals und der sich in ihnen abgelagernden Nervensubstanz nicht mehr in eine gerade Linie zu liegen kommen, sondern gerade in der mittleren dieser Ausbuchtungen die Umbeugung nach vorn stattfindet.“ Ganz genau so beschreibt Baer das erste Auftreten des Vogelembryos und Rathke das des Fischebryos. Aus dieser Schilderung geht hervor, dass der Embryo sogleich nach seinem Auftreten eine Biscuitform bekommt, das heisst, dass er aus zwei durch eine schmälere Brücke verbundenen Theilen besteht. Diese beiden Theile stellen sich später durch Knickung in dem schmälern Verbindungsstück rechtwinklig zu einander und jeder Theil macht nun seinen eigenen Entwicklungsgang fort, der eine wird zum Schädeltheil des Kopfes, der andere zum Rücken. das heisst, der eine ist der Kopspol, der andere der animale Pol. Die beiden anderen Pole sind repräsentirt durch den Dotter.

Für die Gliedertiere führe ich Rathke an. Er sagt in seinen Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere, im 2. Heft p. 72 über den *Oniscus asellus*: „Der übrige und mittlere Theil der Keimschichte dagegen nimmt indessen an einigen Stellen an Dicke und Undurchsichtigkeit zu, und es erscheinen dann an der äussern Fläche dieser Schichte mehrere flache und überhaupt nur kleine Hervorragungen, die ersten Andeutungen besonderer Organe eines jetzt bestehenden Embryos. Zuvörderst aber machen sich zehn solcher Hervorragungen bemerkbar, und diese haben eine solche Stellung zu einander, dass sie eine Ellipse beschreiben, und dass an beiden Seiten der Axe dieser Figur ihrer immer je zwei einander paarweise gegenüber liegen. Das eine und an dem einen Ende der Ellipse befindliche Paar deutet die künftigen grösseren Fühlhörner an, das zweite und an dem andern Ende der Ellipse gelagerte Paar bezeichnet die Anfänge der Unterlippe, und die drei übrigen Paare kündigen die künftigen Kinnbacken und Kinnladen an. Ein wenig später entstehen zu beiden Seiten der verlängerten Axe jener Ellipse, und zunächst sich an die Unterlippe anschliessend, zwölf andere kleine Hervorragungen, nämlich an jeder Seite sechs, und von diesen immer eine dicht hinter der andern. Sie alle aber liegen ohne Unterschied dicht neben der Axe jener Ellipse, und sind die ersten Andeutungen der Beine.“ Hier haben wir also wieder als die ersten Anfänge des Embryo eine Scheibe

aus der der Kopf wird, und an sie sich anschliessend, aber deutlich von ihr gesondert, die Bauchseite, aus der die Beine sprossen; also als zwei unterschiedene Theile, den Kopfpol und den animalen Pol. Ferner sagt Rathke am angegebenen Orte p. 89 von *Daphnia pulex*: „Der Schnabel entsteht nicht etwa auf die Weise, dass die Leibeswand sich an dem einen Ende zuspitzt und dass diese Spitze dann nach unten sich umbiegt, sondern kommt gleich Anfangs an der Bauchseite zum Vorschein, und wird theils durch einen verstärkten auf eine kleine Stelle der Keimhaut beschränkten, und nach aussen gehenden, Absatz plastischen Stoffes erzeugt, theils dadurch, dass die Bauchwand, indess der Dotter zu schwinden beginnt, in ihrem vordersten Theile einen kleinen Einschlag (Falte) macht. Gleichfalls als ein Auswuchs der Leibeswand kommt auch der Schwanz zum Vorschein.“ Hier bemerkt Rathke sogar ausdrücklich, der Schnabel, das heisst, der Kopf sei nicht das vordere Ende der primären Bauchseite, sondern schon von Anfang an ein selbständiger Theil. Kann man deutlicher die Existenz der zwei Pole, des Kopfpols und des animalen Pols ausdrücken?

Die frühesten Stadien in der Entwicklungsgeschichte der Würmer sind noch sehr unvollständig gekannt und die meisten, mir bis jetzt zu Gesicht gekommenen Arbeiten sind gerade in den Punkten, auf die es mir hauptsächlich ankommt, unvollständig oder übergehen sie mit Stillschweigen. Jedoch es ist nicht sehr schwer, aus den Abbildungen und den Textworten zu erkennen, dass ein Kopfpol und ein animaler Pol vorhanden sind, nur scheint die Schliessung der Leibeswand von diesen Polen aus so rasch vor sich zu gehen, dass die Präexistenz der ersteren Pole vor den ihnen entgegenge-setzten sich der Beobachtung meistens entzogen hat; aber die Abgrenzung eines Kopfpols geht z. B. aus den Worten von Max Schultze über *Arenicola piscatorum* in den Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle 1855, p. 266 hervor: „Ich konnte die Entwicklung an Ort und Stelle leider nicht verfolgen, sondern erst 9 Tage später an den mitgenommenen Eierklumpen die Beobachtungen wieder aufnehmen. Da fand sich denn, dass der Furchungsprocess bei den meisten abgelaufen war und die ovalen Embryonen eben einen Besatz äusserst feiner Wimpern in Form eines breiten Bandes, nahe dem, wie sich später herausstellte, vordern Körperende erhielten.“ Das Wimpernband grenzt den Kopfpol

ab, und ein am entgegengesetzten Ende entstehendes Cilienband den Steisspol; der dazwischenliegende übrige Theil enthält den vegetativen und animalen Pol zusammen; und in dieser Beziehung sind eben die Angaben ungenügend. Bei den Bluteiern dagegen geht die Präexistenz des animalen Pols vor dem vegetativen aus den Worten Burmeister's in seinen zoonomischen Briefen, Band II, p. 199, hervor: „Gewöhnlich wird auf diese Art der Dotter gleichzeitig zum Embryo, mitunter dagegen bildet sich, wie beim Bluteier, zuerst eine Bauchscheibe, welche den Dotter allmählich überwächst.“ Auch in den Untersuchungen von Max Müller über *Polynoe* (Müll. Arch. 1851) lässt sich namentlich an den Abbildungen der animale Pol mit seinen Fussstummeln sehr schön von dem den Magen und Darm enthaltenden vegetativen Pol schon bei der Larve unterscheiden. Die Helminthen und Gephyrei werden uns seiner Zeit Anlass zu ganz interessanten Erörterungen geben.

Ganz eigenthümlich sind die Entwicklungsverhältnisse bei den Cephalopoden, und ich werde in meiner Detailarbeit auf sie ganz speciell eingehen, da sich wichtige Schlussfolgerungen für die systematische Stellung dieser Thiere ergeben. Ich führe hier bloß an, dass es nicht schwer ist, an den Abbildungen, welche Kölliker in seiner Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden und Duges in den *Ann. des sc. nat.*, 2. Serie, 8. Band gibt, zu erkennen, dass der Embryo schon in frühester Zeit aus zwei Theilen zusammengesetzt ist, deren einer der Kopfpol, der andere der animale Pol ist; und später werde ich zeigen, dass bei diesen Thieren der animale Pol rückenständig ist, wie bei den Wirbelthieren, wesshalb sie sich an diese zunächst anschliessen.

Gehen wir nun über zu den Cephalophoren: von Linnaeus sagt Karsch in Wiegmann's Archiv, 1846, p. 258: „Dann aber, mit dem 2. — 3. — 6. Tage oder noch viel später, lockert sich die Kugel mehr auf, es erscheinen deutliche Zellen und die körnige Structur concentrirt sich mehr nach dem einen Ende hin, d. h., sie bleibt hier vorwaltend, wo denn auch der Dotter dunkler erscheint, so dass der sonst homogene Dotter nunmehr aus zwei heterogenen Theilen, einem mehr zelligen und einem mehr körnigen, opakern besteht,“ und p. 266: „Der Kopftheil scheidet sich desshalb immer deutlicher vom Lebertheile ab und schon gegen den 6. Tag frühestens, meist aber bedeutend später, bemerkt man an demselben die Anfänge der

dreieckigen platten Tentakel als rundliche Auswüchse und des ebenfalls dreieckigen, nun noch mehr rundlich erscheinenden Fusses.“ Hier haben wir also auch zwei entgegengesetzte Theile, einen körnigen und einen zelligen und der letztere sondert sich sehr bald in zwei Abschnitte, deren einer zum Kopf, deren anderer zum Fuss wird, es ist also auch hier von jedem Polpaar der eine Pol vorhanden in dem zelligen Theile, nämlich der Kopfpol und der animale Pol; der körnige repräsentirt die beiden andern. Um noch ein anderes Beispiel, das die Sache noch klarer ins Licht stellt, zu wählen, citire ich Leuekart, der im 3. Hefte seiner zoologischen Untersuchungen p. 66 sich folgendermassen über die Heteropoden äussert: „Aber nur eine kurze Zeit behält dieser Körper seine ursprüngliche sphärische Gestalt. Er plattet sich ab, zunächst an dem einen Pole, dann aber auch, wenngleich in geringerem Grade, an dem andern. Schon früher hat man an einer Stelle der Dotterkugel eine grubenförmige Vertiefung beobachten können. Sie entspricht dem polaren Zwischenraume zwischen den vier ersten grossen Furchungskugeln und hat dadurch ihren Ursprung genommen, dass die Umhüllung derselben von Seiten der kleinen Furchungskugeln an dieser Stelle nur unvollständig vor sich gegangen ist. Diese grubenförmige Vertiefung nimmt jetzt an dem abgeplatteten Dotter die Mitte der grössern Abflachung ein. Statt zu verschwinden, wird sie immer tiefer, bis sie nach Art eines Blindsackes bis in die Mitte der Dotterkugel hineinragt. An der gegenüberliegenden zweiten Abflachung hat sich inzwischen ein ähnlicher Eindruck gebildet, der allmählich gleichfalls in die Tiefe eindringt“ — „bald entsteht eine Aushöhlung im Innern des Embryo, die schliesslich mit den beiden eben erwähnten Vertiefungen in einen Zusammenhang tritt. Das Gebilde, das auf solche Weise seinen Ursprung genommen hat, ist der Darm; die eine Öffnung desselben, die am frühesten vorhanden war, die Mundöffnung, die andere der After.“ — „Mund und After liegen in der Mitte der beiden Parallelfächen, der erstere in der breitern, der andere in der schmälern. Die vorderen Ecken dieser Bauchfläche, die den Mund zwischen sich nehmen, verwandeln sich nun allmählich in ein Paar halbmondförmiger Segel, die freilich nicht jene gewaltige Grösse erreichen, wie bei vielen andern Schneckenlarven, sich aber doch wie hier, mit einer Reihe langer und kräftiger Cilien besetzen. Ziemlich gleichzeitig bildet sich an dem hintern Ende dieser Fläche eine

halbkugelige Aufwulstung, die unterhalb des Afters nach aussen vorspringt und sonder Zweifel als die erste Anlage des Fusses betrachtet werden darf.“ Hier haben wir also drei primitive Körpertheile und zwar sind diese: der Kopfpol, der Steisspol und der animale Pol. Ausserdem erwähne ich noch die Beobachtungen von O. Schmidt über *Limax*, von Leydig über *Paludina*, M. Schultze über *Tergipes* und Vogt über *Actaeon*, aus denen das allerdings nicht immer in der gleichen Zeitfolge vor sich gehende Auftreten der Pole als Rückenplatte, Bauchplatte, Wimperplatte, Schwanzblase etc. erhellt; und seiner Zeit werde ich den Einfluss dieser Verhältnisse auf die spätere Gestaltung des Thieres zeigen.

Ehe wir nun weiter gehen, ist es nöthig, einen Rückblick auf die Entwicklungsvorgänge der bisher betrachteten Thiere zu werfen. Wir haben gefunden, dass die ersten Körpertheile, die beim Embryo auftreten und die man bei den Wirbelthieren und bei den Gliederthieren Embryonalanlage genannt hat, je dem einen Pol der beiden Polpaare entspricht, und dass von diesen Polen die Bildung der Leibeswand fortschreitet nach den ihnen entgegengesetzten Polen; und eben die secundären, durch den Schluss der Leibeswand um den Dotter herum entstehenden Körpertheile bilden mit den aus dem Dotter unmittelbar hervorgehenden Eingeweiden die den ersteren entgegengesetzten Pole, den vegetativen Pol und den Steisspol, deren Trennung von einander jedoch nie so scharf ist, wie die der anderen Pole. Die primären Pole sind: der Kopfpol und der animale Pol, also eben die Pole, welche sich durch die Constanz und die animale Dignität ihrer Organe vor den beiden anderen Polen auszeichnen. Will man deshalb den Kopfpol und den animalen Pol von dem vegetativen Pol und Steisspol durch eine besondere Benennung unterscheiden, wozu nach dem Obigen genügender Grund vorhanden ist, so wäre die nächstliegende Bezeichnung, die als primäre und secundäre Pole. Allein mit dem Worte Pol verträgt sich die Benennung positiv und negativ besser, deshalb nenne ich den Kopfpol und den animalen Pol positiv, die beiden anderen negativ. Wir können also für alle bisher betrachteten Thiere den Satz aufstellen: die Uranfänge des Embryo sind die positiven Pole, die negativen werden durch die Dottermasse repräsentirt.

Wir kommen nun zu den Acephalen. Bereits oben haben wir gesehen, dass die Definition des zweiaxigen Körpers bei ihnen

anders zu fassen ist, dass man nämlich nicht von der Ungleichheit der Flächen in zwei Dimensionen, das heisst, nicht von den Polen sondern von der Gleichheit der Flächen in der dritten Dimension, das heisst, von den Parallelen ausgehen muss. Dass dies in der That das richtige ist, zeigt uns die Entwicklungsgeschichte dieser Thiere in einer eclatanten Weise. Liest man nämlich die Untersuchungen von Carus in den Nova acta, VIII. 1 und von Quatrefayes, in den Ann. des scienc. naturell. 2. Serie, 7. Band durch, so findet man, dass das Erste, was vom Embryo als differenzirter Körpertheil auftritt, die beiden Mantelhälften mit den Schalen sind, und zwar treten sie zu beiden Seiten eines Eindrucks auf, der dem Schalen-schloss entspricht und an ihren zugewendeten Flächen entwickeln sich die Kiemen; also die Urtheile der Acephalen sind ein Parallelen-paar. Diese Thatsache tritt besonders deutlich in den Abbildungen auf der 4. Tafel zu der Abhandlung von Carus hervor. Wie schön sich daraus die Körperform der Acephalen, besonders die der doppelt-symmetrischen sich Nähernde der Monomyien erklären lässt, und welche Bedeutung dies für die Systematik hat, werde ich seiner Zeit genauer aus einander setzen. Zunächst stelle ich blos den Satz auf: es gibt zwei Erscheinungsformen eines zwei-axigen Thieres; die erste Form besteht aus zwei Polpaaren und jeder Pol verhält sich in der Richtung der dritten Dimension parallel, die zweite Form besteht aus einem Parallelen-paar, das sich entweder in beiden übrigen Dimensionen polar verhält (Acephalen), oder in der einen polar, in der zweiten parallel (Brachiopoden). Ein Satz, der vollständig stimmt mit der aus der Betrachtung des fertigen Thieres gewonnenen oben ausgeführten Auffassung.

Die Tunicaten lasse ich hier absichtlich ganz bei Seite. Nach meiner Anschauung bilden sie sowohl, als die Brachiopoden eine eigene von den Acephalen zu sondernde Thierklasse, welche das Bindeglied zwischen den einaxigen und zwei-axigen Thieren bildet und zwar in der Art, dass ich sie trotz ihrer fast ganz symmetrischen Erscheinungsform den einaxigen Thieren beizähle. Überhaupt habe ich eine von den bisherigen Ansichten abweichende morphologische Anschauung der Organe, indem ich nämlich den vordern Abschnitt der Kiemenhöhle als Mundhöhle, den hintern Abschnitt, wo er vorhanden ist, in Übereinstimmung mit Leuckart

und Anderen als Kloakhöhle auffasse. Dies sind natürlich Ansichten, die einer eingehenden Besprechung und Beweisführung bedürfen und deshalb passen sie nicht in diese blosse Umriss gebende Arbeit, werden aber dafür eine um so ausführlichere Erörterung in meiner späteren Arbeit erfahren, um so mehr, als gerade die Tunicaten die schönsten Belege für gewisse am Schlusse dieser Arbeit ausgesprochene allgemeine Sätze bilden.

Wir gehen jetzt über zu den einaxigen Thieren. Dabei ist es aber nöthig, Einiges voranzuschicken, das zur Feststellung der Gesichtspunkte für die Untersuchung dient. Ich habe in meiner Definition gesagt: das einaxige Thier hat ein Polpaar, das zwei-axige zwei Polpaare. Wollte man darunter verstehen, dass dem einaxigen Thier wirklich ein ganzer Körpertheil abgehe, so wäre das nicht richtig; sie haben dieselben wesentlichen Körpertheile, aber die Polpaare decken sich so, dass bloß noch ein Polpaar vorhanden ist, aber dieses Polpaar enthält alle Elemente, die beim zwei-axigen Thier auf zwei Polpaare vertheilt sind, d. h., das ganze Thier löst sich in ein Polpaar auf. Über die Stellung dieser Pole und ihr gegenseitiges Verhalten zu einander, aus dem sich sehr interessante Resultate für die Betrachtungsweise dieser Thiere ergeben, werde ich seiner Zeit ausführlich handeln.

Ferner finden wir bei diesen Thieren Larvenformen und Fortpflanzung durch Knospung. Wir haben also, um unsere Definition zu beweisen, zunächst diese secundären Entwicklungsformen des Individuums ins Auge zu fassen und nicht den im Ei befindlichen Embryo, auf diesen werden wir erst später zu reden kommen.

Fassen wir zunächst die Echinodermen ins Auge, deren Entwicklungsgeschichte durch Johannes Müller in den Abhandlungen der Berliner Akademie 1846—1853 eine so umfassende und meisterhafte Behandlung erfahren hat, so finden wir, dass, so verschieden auch die Larvenformen sind, so verschieden die Stellen sind, an denen das Echinoderm aus der Larve sich entwickelt und so verschieden auch das Verhalten des Echinoderms zu der Larve in der Folge sich gestaltet, doch als charakteristisches, gemeinsames Merkmal: der Körpertheil des Echinoderms, der zuerst auftritt, ist immer Ein Pol, der nie ein Zusammengesetztsein aus zwei ungleichen Theilen zeigt, wie die Embryonalanlage der Wirbel-, Gliederthiere und Cephalophoren und ebensowenig ein Zusamme-

gesetzt sein aus 2 gleichen Theilen, wie bei den Acephalen und Brachiopoden, sondern der zusammengesetzt ist aus 5—6 etc. principiell gleichen, im Kreise gestellten Theilen, die blos in einer Dimension sich polar verhalten und in deren Mitte gewöhnlich der Mund durchbricht. Dies geht besonders deutlich aus den Abbildungen, aber auch aus den Worten des Textes hervor. Ich führe hier einige Stellen von Müller an. Er sagt am angegebenen Orte, Jahrgang 1846, p. 86: „Die erste Erscheinung des Seeigels in den Larven gibt sich durch eine scheibenförmige Platte zu erkennen. Diese Scheibe liegt auf dem Darm und ist durch eine 5blättrige Figur in 5 klappenartige Felder getheilt“. Ferner in der gleichen Abhandlung p. 291: „Durch die hier befindliche, mit Pigment gesprengelte Haut (sc. der Larve) erkannte ich ein fünftheiliges Feld mit fünfeckiger Mitte.“ Weiter sagt er von der Entwicklung des Echinoderms aus der Brachiolaria genannten Larve in seiner zweiten Abhandlung p. 97: „Das Echinoderm entsteht im Innern, als eine zuerst rundliche und dann blättrig radiale Knospe“. In der gleichen Abhandlung p. 97: „Bei Auricularia ist die erste Erscheinung des Echinoderms eine kleine, kreisförmige Scheibe mit Doppelcontouren zur Seite des Schlundes, später wirft die Membrane dieser Figur unter Vergrößerung einen 5blättrigen Stern auf“. Und wenn er auch in seiner 3. Abhandlung p. 40 von Auricularia sagt: „Dies war nicht richtig, ich weiss jetzt aus directer Beobachtung, dass der Stern von Blinddärmchen (der aus der oben genannten kreisförmigen Scheibe wird) nur die Anlage der Mundtentakeln des Echinoderms ist, welches jetzt die Gestalt einer sternförmigen Mütze hat“; so wirft dies den Satz, dass beim Echinoderm der Kopfpol der primäre Embryonaltheil ist, nicht um, sondern setzt ihn im Gegentheil in noch schärferes Licht. Ferner geht aus der vierten Abhandlung hervor, dass auch bei den Holothuriern der primäre Embryonaltheil der Tentakelkranz des Mundes, folglich der Kopfpol ist. Die eigenthümliche ohne Larvenstadium vor sich gehende Entwicklung, wie sie Sars und Agassiz bei Asteroiden und Krohn bei *Ophiolepis* beschrieben, bildet keinen Einwand gegen meine Anschauung, denn der Embryo entwickelt sich festsitzend. Ich glaube, dass dieses genügt, um die Richtigkeit meiner obigen Behauptung, dass die Echinodermen einaxige Thiere sind, zu beweisen.

Man wird nun zunächst die Frage aufwerfen: woher kommt die scheinbare Symmetrie der Radiaten? Darauf gibt es ebensoviele Antworten, als specielle Fälle. Ich gebe hier die wichtigsten. Die Symmetrie der Holothurien kommt davon her, dass diese Thiere in Folge der beträchtlichen Verlängerung in der Richtung ihrer Axe, die für das einaxige Thier natürliche Stellung, nämlich mit der Axe senkrecht zur Oberfläche, nicht einhalten, sondern sich so stellen, wie die zweiaxigen Thiere, d. h. mit der durch den Darm repräsentirten Axe wagrecht. In Folge davon wird die untere Seite formell verschieden von der obern und Organe, die sich erst entwickeln, wenn das Thier diese Stellung angenommen hat, wie das baumförmige Respirationsorgan und die Fortpflanzungswerkzeuge, entwickeln sich nach dem Typus der symmetrischen Thiere. Ein Spatangoide ist desshalb scheinbar symmetrisch, weil der Mund sich nicht in der Mitte des positiven Pols öffnet, sondern seitwärts. Die Galeritiden, die Dysasteriden sind aus dem Grunde scheinbar symmetrisch, weil der After sich nicht im dorsalen Pol öffnet, sondern seitwärts davon; denn das junge Echinoderm sitzt zur Zeit, wo der After durchbricht, mit dem negativen Pol wahrscheinlich noch fest an der Larve. Die letzte Frage ist die: warum sind die meisten Echinodermenlarven entschieden symmetrisch? — Weil sie das Ei verlassen und frei umher schwimmen, ehe ihr Körper irgend ein Organ zeigt (Echinaster, dessen Embryo sich sogleich festsetzt, hat keine symmetrische Larvenform). Ich werde auf diesen Satz weiter unten noch zurückkommen.

Die Discophoren und Siphonophoren lassen sich im Zusammenhang betrachten. Beide sprossen ganz eben so aus einem Stamm hervor, wie die Echinodermen aus dem Darmcanal ihrer Larve. Es kommt eine warzenförmige Erhöhung an dem Stamme zum Vorschein, die den Mantelrand mit seinen Tentakeln vorstellt, die also als Kopfpol aufzufassen ist, da sich in der That auch der Mund in der Mitte derselben öffnet. Auch zeigt sich sehr häufig schon früh eine Theilung in eine bestimmte Anzahl kreisförmig angeordneter Abschnitte, z. B. bei Cladocera. Die Medusen verhalten sich also ganz wie die Echinodermen. Das freie Ende der Knospe repräsentirt den Kopfpol, das festsitzende den Steisspol. Andere Pole sind nicht da, also sind auch die Thiere einaxig, mögen sie am Stamme sitzen bleiben, wie bei den Siphonophoren, oder abfallen, wie bei den meisten Discophoren. Ganz

dasselbe gilt auch bei den durch Knospung entstehenden Polypen-Individuen. Betrachten wir die Entwicklung der Polypen und der ammenten Polypenformen der Medusen aus dem Ei, so sehen wir, dass der homogene Embryo sich festsetzt, ehe irgend eine Organisation sich zu erkennen gibt und für ihn repräsentirt nun die festsitzende Fläche den Steisspol, die freie den Kopfpol, in welchem letzterem sich auch thatsächlich der Mund öffnet. Der After freilich kann sich, wo er zum Durchbruch kommt, nicht im Steisspole öffnen, weil dieser festsitzt. Wo nun ein auf die eben beschriebene Weise entstandener Polyp in einer zu seiner Axe senkrechten Richtung sich theilt und die einzelnen Stücke zu Medusen werden, wie bei *Cyanea aurita*, da ist der einaxige Bau der Meduse selbstverständlich. Die Beobachtungen über Entwicklung der Discophoren ohne Larvenstadium und die wenigen über Entwicklung der Ctenophoren sind durchaus noch nicht resultatreif, weil einmal über Festsitzen oder Freischwimmen (und zwar in welcher Stellung) nichts angegeben ist und auch die wenigen Beobachtungen noch nicht alle Stadien vom Eie an umfassen. Die bei *Stomobrachium* beobachtete Vermehrung durch senkrechte Theilung bildet, wie ich später zeigen werde, keinen Einwurf gegen meine Auffassung. Dass übrigens die Ctenophoren einaxig sind, wird wohl aus dem früher aufgestellten von selbst erhellen. Einer eingehenden Betrachtung bedürfen die Bryozoen, wesshalb ich diese vor der Hand bei Seite setze.

Es bleiben nun noch die Rhizopoden und Infusorien übrig. Bei diesen finden wir weder beim fertigen Thier, noch an dem Embryo, wenn man überhaupt von einem solchen reden kann, einen Körpertheil, der als Pol einem andern gegenüber stünde. Wir haben also bei diesen Thieren weder einen Pol, noch eine Axe; ich nenne sie deshalb *axenlose* Thiere.

Zunächst kommen wir jetzt zu dem, für unsere Definition wichtigen Schluss: bei allen Thieren, welche einem Axengesetze unterliegen, kann man als Uranfang des Embryos einen gewissen Körpertheil erkennen, von dem aus mehr oder weniger rasch der Abschluss der Körperwand ausgeht. Man könnte diesen Theil Embryonalanlage nennen, aber darunter versteht man blos die Grundlage des Wirbel- und Gliederthier-Embryos, ich habe ihm desshalb schon früher die Benennung positiver Pol gegeben und in der Embryologie könnte

man diesen Körpertheil positiven Embryonalpol nennen (der Dotter ist der negative).

Wollen wir nun vom Standpunkte der Embryologie aus eine Definition der einaxigen und zweiaxigen Thiere construiren, so würde sie etwa so lauten: beim zweiaxigen Thier besteht der Embryonalpol entweder aus zwei positiven in ihrer Form und ihrer spätern Entwicklung differenden Polen, die in der Richtung der Längsaxe des spätern Thieres aneinander gefügt sind und deren Ränder sich in einer zu dieser Längsaxe senkrechten Richtung gleich sind; oder er besteht aus zwei gleichen, in einer zur spätern Längsaxe des Körpers senkrechten Richtung an einander gefügten Theilen, also Parallelen, deren Ränder in einer, zu dieser Richtung senkrechten Linie ungleich sind. Beim einaxigen Thier besteht der Embryonalpol aus im Kreise angeordneten gleichen Theilen oder einer kreisförmigen Scheibe, deren Peripherie in der Richtung einer für jedes Thier bestimmten Anzahl von Radien gleich ist.

Wir haben nun noch eine zweite, weiter gehende Frage an die Embryologie zu richten, nämlich die: lassen sich schon, ehe der Embryo auftritt, durchgreifende Unterschiede zwischen dem einaxigen und zweiaxigen Typus auffinden? Auf diese Frage gibt es zwei Antworten, für deren erste die Frage übrigens etwas anders formulirt werden muss. 1. Ein wesentlicher Unterschied ist der, dass der Embryo eines einaxigen Thieres organisationslos das Ei verlässt; der des zweiaxigen dagegen die Anfänge seiner Organisation schon im Ei erhält. 2. Bei dem zweiaxigen Thier erkennt man nach Vollendung der Dotterfurchung einen peripherischen, membranartigen Theil und einen centralen, die Dotterkugel. Der erstere Theil bildet die Grundlage des Perisoms, der zweite die Grundlage zu den Eingeweiden. Beim einaxigen Thier resultirt aus der Dotterfurchung ein homogener Embryo, der weder eine peripherische noch eine centrale Substanz an sich unterscheiden lässt. Übrigens halte ich die Beantwortung dieser Frage für noch nicht vollständig durchführbar, da in dieser Richtung die Embryologie noch viel zu unvollständig ist. Ich setze diese Frage und die Beant-

wortung, die mir die bisherigen Quellenstudien gegeben haben, blos deshalb hierher, um die Embryologen auf diesen Punkt aufmerksam zu machen und werde erst in meiner späteren Arbeit genauer darauf eingehen.

Ich glaube jetzt nicht blos gezeigt zu haben, dass die oben gegebenen Definitionen sich auf alle Thiere, mit Ausnahme der Protozoen anwenden lassen und dass alle Thiere unter die eine oder die andere dieser Bezeichnungen subsumirt werden können; sondern ich bin der Überzeugung, auch bewiesen zu haben, dass die schon in der äussern Erscheinung so auffallend verschiedenen Formen, die ich als einaxig und zweiaxig bezeichnete und die Andere vor mir radiär und symmetrisch genannt haben, wirklich zwei grosse, verschiedene Bildungstypen des Thierreichs ausdrücken, dass demnach die Thiere eingetheilt werden müssen in axenlose, einaxige und zwei-axige. (Burmeister's Bezeichnung: irregulär, regulär und symmetrisch, halte ich für unlogisch und habe sie schon aus diesem Grunde durch die obigen Benennungen ersetzt, um so mehr, als diese die Definition dieser Thiere in sich aufnehmen.)

Diese Eintheilung scheint mir nicht blos aus rein mathematischen Gründen die richtige zu sein, sondern auch ebenso im Einklang mit der Morphologie und Physiologie zu stehen, wie die Eintheilung der Pflanzen in Cryptogamen, Monocotylen und Dicotylen, und seiner Zeit werde ich nachweisen, dass diese Bildungstypen der Pflanzen mit den obenangeführten der Thiere in einem ganz merkwürdigen Zusammenhange stehen. Ich werde nämlich darzuthun versuchen, dass aus morphologischen und embryologischen Gründen die Cryptogamen den axenlosen Thieren, die Monocotylen den einaxigen, und die Dicotylen den Brachiopoden, der untersten Form der zwei-axigen Thiere, das heisst also, dass alle festsitzenden oder durch Knospung oder Theilung aus festsitzenden oder durch Knospung aus freischwimmenden Mutterformen sich entwickelnden Thiere den Pflanzen formell vollkommen parallel, in Wahrheit Zoophyten sind.

Ferner geht aus dem Obigen hervor, dass ich jetzt schon die Elemente einer noch weiter ins Detail gehenden Eintheilung des Thierreichs erhalten habe, die ungefähr (die Mollusken ausgenommen) mit den Cuvier'schen Classen übereinstimmt und zwar so, dass ich für jede dieser Classen eine scharfe in Einen Satz eingehende Definition

erhalte, welche, nicht bloß für das erwachsene Thier, sondern auch für den Embryo geltend, alle auf die Gestalt im Allgemeinen und die Zahl und Lagerung der Organe insbesondere sich beziehenden Verhältnisse mathematisch zusammenfasst.

Endlich ergaben sich mir einige allgemeine Sätze, die ich natürlich hier bloß als Aphorismen hinstellen und erst später einer ausführlichen Betrachtung und Begründung unterwerfen kann. 1. Wenn ein Thier organisationslos, d. h. als *Embryo homogenius*, das Ei verläßt und in freischwimmendem Zustand einen Darmcanal erhält, der sich wagrecht (zum Erdradius senkrecht) stellt, so bekommt es eine symmetrische Form, setzt es sich dagegen vor der Differenzirung eines Darmes fest, so wird es radiär. 2. Ein einaxiges Thier sitzt bei seiner Bildung immer fest, und ein zweiaxiges Thier, das sich frühzeitig festsetzt, nähert sich, je früher dies geschieht, um so mehr dem einaxigen Typus. Beispiel: die Röhrenwürmer, Brachiopoden und Monomyien; daraus geht der Satz hervor: dass das Festsitzen eines Thieres die Ursache der radiären Körperform desselben ist. 3. Bloß ein einaxiges Thier kann sich durch Knospung fortpflanzen, ein zweiaxiges nie. 4. Beinahe alle zweiaxigen Thiere tragen die, den Kopf- und Steisspol verbindende Axe wagrecht, die einaxigen senkrecht zu ihrer Unterlage. Dieser Satz tritt schärfer hervor und wird ergänzt durch den Satz. 5. Wenn ein Thier diese ihm naturgemässe Stellung verläßt, so nähert es sich in seiner Erscheinungsform dem Typus, dessen charakteristische Stellung es annimmt und Organe, die sich in dieser Zeit erst entwickeln, erinnern häufig in ihrer Zahl und Lage an diesen ihnen ursprünglich fremden Typus.

Alle diese Sätze zusammengenommen fordern uns auf, die Natur gewisser formgebender Einflüsse, die bei der Bildung des Thieres thätig sind, zu untersuchen und gehen uns auch einige Anhaltspunkte für diese Untersuchung. Wir sehen nämlich, dass der einen Axenrichtung entweder der Darmcanal, oder der Dotter, oder eine Ausstülpung des Darms (Echinodermenbildung) oder des gemeinschaftlichen Nahrungscanals (Polypen und Medusen) entspricht; der andern Axenrichtung dagegen eine Summe gewisser physicalischer Agentien, von denen ich hauptsächlich das Licht aufführe, welche bei allen Organismen, die noch organisationslos ihnen unterworfen werden, einen Unterschied zwischen Ober- und Unterseite hervor-

rufen, der an die Erscheinungsweise erinnert, die durch einen, in dieser Richtung liegenden Embryonalpol bedingt wird. Es wäre nun Aufgabe der Physik, alle die hiebei in Betracht kommenden physikalischen Agentien aufzusuchen und ihre Wirkungen auf die Organismen (Thiere und Pflanzen) im Verein mit der Physiologie zu studiren und die Physiologie hätte zu eruiren, welche und ob ähnliche Agentien bei den Thieren, die ihre Organisation in dem Mutterthiere oder im Ei enthalten, an die Stelle dieser äussern polarisirenden Agentien treten; denn mit der Annahme einer gewissen, dem Ei inhärenten Bildungsrichtung darf sich heutzutage die Naturforschung nicht mehr über die Ergründung der Natur jener geheimen Ursachen wegsetzen, welche die Gestalt des Thieres im Ganzen und im Einzelnen bedingen. Ich werde mich bemühen alle Thatsachen aus der vergleichenden Anatomie zu sammeln, die zur Formulirung und Lösung dieser Fragen beitragen können und werde diese Zusammenstellung¹⁾ entweder in einer eigenen Arbeit niederlegen, oder sie in die Arbeit einzuflechten versuchen, deren Prolog die vorliegende Abhandlung bildet.

Obwohl also diese kleine Abhandlung kein völlig in sich geschlossenes Ganze ist und erst später zu einem solchen verarbeitet werden soll, so glaube ich sie doch, so wie sie ist, der wissenschaftlichen Begutachtung übergeben zu können, weil sie einen bisher noch nicht betretenen Weg, die Resultate der Embryologie für die Systematik zu verwenden, zeigt und vielleicht im Stande ist, Untersuchungen und Controversen hervorzurufen, welche zur Beleuchtung und Berichtigung dieses Weges und zur Erklärung einer Menge wichtiger Thatsachen beitragen können. Sollte dieses gelingen, so wäre der Zweck dieser Abhandlung erreicht.

¹⁾ Ich werde in dieser Arbeit auch das für die Zoologie Wichtige der allgemeinen Principien zu verwerthen suchen, die Mohs in der Einleitung zu seiner Mineralogie, auf welches Werk mich aufmerksam zu machen Herr Prof. Schrötter so freundlich war, aufstellt und die mir bereits für diese Arbeit nicht unwichtige Gesichtspunkte an die Hand gegeben haben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1857

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Jäger Gustav

Artikel/Article: [Über Symmetrien und Regularität als Eintheilungsprincipien des Thierreiches. 338-365](#)