

Systematische Phylogenie.

Entwurf eines
Natürlichen Systems der Organismen
auf Grund ihrer Stammesgeschichte

von

Ernst Haeckel

(Jena).

Zweiter Theil:
Systematische Phylogenie
der
wirbellosen Thiere
(Invertebrata).



Berlin
Verlag von Georg Reimer.
1896.

Systematische Phylogenie

der

Wirbellosen Thiere

(Invertebrata).

Zweiter Theil

des Entwurfs einer systematischen

Stammesgeschichte.

Von

Ernst Haeckel

(Jena).



Berlin

Verlag von Georg Reimer.

1896.

Vorwort.

(Abdruck des Vorworts zum ersten Theil.)

Der erste Entwurf zu der vorliegenden Systematischen Phylogenie wurde vor dreissig Jahren niedergeschrieben und lieferte die Grundlage zu der »Systematischen Einleitung in die allgemeine Entwicklungsgeschichte«, welche bald darauf (1866) im zweiten Bande meiner Generalen Morphologie erschien (»Genealogische Uebersicht des natürlichen Systems der Organismen«). Da dieser erste Versuch, die neu begründete Descendenz-Theorie auf das gesammte Gebiet der organischen Formenlehre und Systematik anzuwenden, unter den Fachgenossen sehr wenig Anklang fand, versuchte ich, die wichtigsten Theile derselben in mehr populärer Form einem grösseren Leserkreise in meiner »Natürlichen Schöpfungsgeschichte« vorzulegen (1868). Der Erfolg dieses populären Buches, welches in acht Auflagen und zwölf verschiedenen Uebersetzungen erschien, bewies das lebhafteste Interesse weiterer Kreise an unserer neuen Entwicklungslehre. Ein Vergleich der beträchtlichen Veränderungen, welche das phylogenetische System in jeder der acht Auflagen erfuhr, kann zugleich als Zeugniss für das schnelle Wachsthum unserer Erkenntnisse angesehen werden.

Indessen musste sich die dort gegebene Uebersicht des natürlichen Systems auf die kurze Darstellung der wichtigsten Verhältnisse beschränken; nur für die Hauptgruppen der organischen Formen (die Classen und Ordnungen) konnte der vermuthliche historische Zusammenhang angedeutet werden. Dagegen musste ich auf die nähere Begründung der zahlreichen, dabei aufgestellten phylogenetischen Hypothesen verzichten. Diese Begründung versucht nun das vorliegende Werk zu geben; ich habe darin die bedeutendsten Resultate der stammes-

geschichtlichen Forschungen zusammengefasst, welche inzwischen an der Hand ihrer drei wichtigsten empirischen Urkunden, der Palaeontologie, Ontogenie und Morphologie, in grosser Ausdehnung angestellt worden sind.

Selbstverständlich ist und bleibt unsere Stammesgeschichte ein Hypothesen-Gebäude, gerade so wie ihre Schwester, die historische Geologie. Denn sie sucht eine zusammenhängende Einsicht in den Gang und die Ursachen von längst verflossenen Ereignissen zu gewinnen, deren unmittelbare Erforschung uns unmöglich ist. Weder Beobachtung noch Experiment vermögen uns directe Aufschlüsse über die zahllosen Umbildungs-Processse zu gewähren, durch welche die heutigen Thier- und Pflanzen-Formen aus langen Ahnen-Reihen hervorgegangen sind. Nur ein kleiner Theil der Erzeugnisse, welche jene phylogenetischen Transformationen hervorgebracht haben, liegt uns in greifbarer Form vor Augen; der weitaus grössere Theil bleibt uns für immer verschlossen. Denn die empirischen Urkunden unserer Stammesgeschichte werden immer in hohem Maasse lückenhaft bleiben, wie sehr sich auch im Einzelnen ihr Erkenntniss-Gebiet durch fortgesetzte Entdeckungen erweitern mag.

Aber die denkende Benutzung und kritische Vergleichung jener drei Stammes-Urkunden ist dennoch im Stande, uns schon jetzt einen klaren Einblick in den allgemeinen Gang jenes historischen Entwicklungs-Processes und in die Wirksamkeit seiner wichtigsten Factoren, der Vererbung und Anpassung, zu gewähren. Auf ihrer Wechselwirkung im Kampf um's Dasein beruht der phyletische Zusammenhang der mannichfaltigen organischen Formen. Den einfachsten und klarsten Ausdruck desselben liefert uns die Aufstellung ihres hypothetischen Stammbaums. Als ich 1866 in der Generellen Morphologie den ersten Entwurf der organischen Stammbäume unternahm, und als ich dieselben in den verschiedenen Auflagen der Natürlichen Schöpfungsgeschichte beständig zu verbessern mich bemühte, stiessen diese schwierigen ersten Versuche ein Decennium hindurch fast allgemein auf lebhaften Widerspruch. Erst allmählig brach sich das Verständniss ihrer Bedeutung als heuristischer Hypothesen langsam Bahn. Im Laufe der letzten beiden Decennien sind fast in allen Gebieten des zoologischen und botanischen Systems so werthvolle Versuche zu einer

genaueren Erforschung des phylogenetischen Zusammenhangs der verwandten Formen-Gruppen gemacht worden, dass ich unter kritischer Benutzung derselben die neuen, in dieser Systematischen Phylogenie aufgestellten Stammbäume für wesentlich verbessert halten darf. Natürlich bleiben aber auch diese Schemata, ebenso wie die neuen, Hand in Hand damit vervollkommenen systematischen Tabellen, immer nur Versuche, tiefer in die Geheimnisse der Stammesgeschichte einzudringen; sie sollen nur den Weg andeuten, auf welchem — nach dem jetzigen beschränkten Zustande unserer empirischen Kenntnisse — die weitere phylogenetische Forschung wahrscheinlich am besten vorzudringen hat. Ich brauche daher hier wohl kaum die Versicherung zu wiederholen, dass ich meinen Entwürfen von Stammbäumen und System-Tabellen keinen dogmatischen Werth beimesse; jeder einzelne Zweig des Stammbaums bedeutet nur eine bestimmte Frage nach dem vermuthlichen genealogischen Zusammenhang der verknüpften Formengruppen. Wo dieser Zusammenhang heute noch unsicher oder ganz zweifelhaft erscheint, habe ich häufig zwei concurrirenden Hypothesen gleichzeitig einen neutralen Ausdruck gegeben; dadurch erklären sich die Widersprüche, welche der aufmerksame Leser öfter bei Vergleichung verschiedener Tabellen und Stammbäume einer und derselben Formengruppe antreffen wird.

Wie weit es möglich ist, für einen einzelnen Organismus die ganze Reihe seiner Vorfahren im historischen Zusammenhang zu erkennen, habe ich vor zwanzig Jahren in meiner Anthropogenie zu zeigen mich bemüht. Die thierische Ahnenkette des Menschen, welche ich dort aufstellte, versuchte ich durch die Bildungsgeschichte der einzelnen Organe an der Hand des biogenetischen Grundgesetzes zu erläutern. Dadurch glaubte ich am besten die vielbestrittene Berechtigung zur Aufstellung meiner Stammbäume begründen zu können. Der Leser, welcher die unvollkommene Darstellung der ersten Auflage der Anthropogenie (1874) mit der ausgeführten Umarbeitung der letzten Auflage (1891) vergleicht, wird sich leicht überzeugen, wie sehr sich gerade in diesem wichtigen Special-Gebiete der Phylogenie unsere Erkenntnisse geklärt und gefestigt haben.

Dass der vorliegende Entwurf einer systematischen Phylogenie kein Lehrbuch sein kann und will, braucht wohl kaum hervorgehoben

zu werden. Ich habe daher auch auf alle Litteratur-Hinweise und Abbildungen verzichtet; um so mehr, als jetzt an guten und reich illustrierten Lehrbüchern der Zoologie und Botanik kein Mangel ist. Zur Zeit sind die einzelnen Theile unserer Stammesgeschichte doch noch zu ungleichmässig bearbeitet, und die Hypothesen der einzelnen Geschichtsforscher noch zu widerspruchsvoll, um eine ausgeführte und einigermaassen abgerundete Darstellung derselben in Form eines Lehrbuchs geben zu können. Vielmehr trägt mein »Entwurf« noch durchweg den Character eines subjectiven Geschichts-Bildes, welches in knappem Rahmen einen Ueberblick über das Gesamtgebiet der organischen Stammesgeschichte nach meiner persönlichen Auffassung geben soll. Dass die einzelnen Theile desselben sehr ungleich ausgeführt sind, bald kaum angedeutet, bald im Einzelnen weiter ausgearbeitet, erklärt sich aus zwei Gründen: objectiv durch den sehr ungleichen Grad des Interesses und der Reife, welchen die bereits gewonnenen Resultate der phylogenetischen Forschung in den verschiedenen Abtheilungen des Thier- und Pflanzen-Reichs darbieten; subjectiv durch das sehr ungleiche Maass der Kenntnisse, welche ich selbst in den verschiedenen Abtheilungen dieses endlos ausgedehnten Gebiets besitze. Trotz dieser empfindlichen, mir wohl bewussten Mängel hoffe ich dennoch, dass dieser neue Entwurf zur Förderung und Ausbreitung jener wahren »Natur-Geschichte« beitragen wird, die nach meiner Ueberzeugung zur Lösung der höchsten wissenschaftlichen Aufgaben berufen ist.

Jena, den 18. October 1894.

Ernst Haeckel.

Inhaltsverzeichnis.

Vorwort	Seite V
-------------------	------------

Erstes Kapitel.

Generelle Phylogenie der Metazoen.

§ 1. Begriff der Metazoen	1
§ 2. Classification der Metazoen	3
§ 3. Coelenterien und Coelomarien (Acoelomien und Bilaterien)	4
§ 4. Stämme der Coelenterien	6
§ 5. Stämme der Coelomarien	8
§ 6. System der Metazoen	10
§ 7. Stammbaum der Metazoen	11
§ 8. Phylogenetische Urkunden der Metazoen	9
§ 9. Palaeontologische Urkunden	13
§ 10. Positive Daten der Palaeozoologie	15
§ 11. Negative Lücken der Palaeozoologie	17
§ 12. Historische Succession der Metazoen	19
§ 13. Ontogenetische Urkunden	18
§ 14. Palingenetische Gastrulation	20
§ 15. Cenogenetische Gastrulation	22
§ 16. Synopsis der Gastrulations-Moden	25
§ 17. Morphologische Urkunden	26
§ 18. Individualität der Metazoen	27
§ 19. Individualitäts-Stufen	30
§ 20. Grundformen der Metazoen	29
§ 21. Synopsis der Grundformen	34
§ 22. Phylogenie der Metazoen-Organe	33
§ 23. Phylogenie der animalen Organe	38
§ 24. Phylogenie der vegetalen Organe	39
§ 25. Phylogenie der Metazoen-Gewebe	40
§ 26. Keimblätter und Gewebe	42
§ 27. Phylon I: Gastraeada. Urdarmthiere	43
§ 28. Classis I: Gastremaria	45
§ 29. Classis II: Cyemaria	46
§ 30. Classis III: Physemaria	47

Zweites Kapitel.

Systematische Phylogenie der Spongien.

	Seite
§ 31. Phylon II: Spongiae (= Porifera). Schwammthiere	49
§ 32. Individualität der Spongien	50
§ 33. Grundformen der Spongien	52
§ 34. Organologie der Spongien	53
§ 35. Histologie der Spongien	55
§ 36. Gastrocanal-System der Spongien	57
§ 37. Gastrocanal-System der Asconaten	59
§ 38. Gastrocanal-System der Camaroten	60
§ 39. Syconal-Typus der Camaroten	61
§ 40. Rhagonal-Typus der Camaroten	63
§ 41. Gonodermal-System der Spongien	66
§ 42. Skeletbildungen der Spongien	67
Phylogenie der Kieselspikeln	69
Phylogenie der Kalkspikeln	71
§ 43. Ontogenie der Spongien	73
§ 44. Palaeontologie der Spongien	75
§ 45. Classification der Spongien	76
§ 46. System der Spongien	78
§ 47. Stammbaum der Spongien	79
§ 48. Classis I: Malthosa (= Malthospongiae). Korkschwämme	81
§ 49. Classis II: Silicosa (= Silicispongiae). Kieselschwämme	84
§ 50. Classis III: Calcarosa (= Calcispongiae). Kalkschwämme	87

Drittes Kapitel.

Systematische Phylogenie der Cnidarien.

§ 51. Phylon III: Cnidaria (= Acalephae). Nesselthiere	91
§ 52. Hydrozoen und Scyphozoen	93
§ 53. Polypen und Medusen	93
Uebersicht über die Classen der Cnidarien	95
§ 54. Körperbau der Cnidarien	95
§ 55. System der Cnidarien	98
§ 56. Stammbaum der Cnidarien	99
§ 57. Gastrocanal-System der Cnidarien	100
§ 58. Gastrocanal-System der Personen und Cormen	101
§ 59. Centraldarm und Coronaldarm	102
§ 60. Neurodermal-System der Cnidarien	103
§ 61. Tentakeln der Cnidarien	105
§ 62. Augen und Hörorgane	108
§ 63. Muskelsystem der Cnidarien	111
§ 64. Skeletsystem der Cnidarien	112
§ 65. Geschlechtsorgane der Cnidarien	113
Hermaphroditismus und Gonochorismus	114
§ 66. Ontogenie der Cnidarien	115
A. Primäre Hypogenese	115
B. Typische Metagenese	116
C. Secundäre Hypogenese	117

	Seite
§ 67. Gastrulation der Cnidarien	118
§ 68. Palaeontologie der Cnidarien	120
§ 69. Cladoma I: Hydrozoa (= Ectocarpa)	121
§ 70. Classis I: Hydropolypi (= Hydroidea)	122
§ 71. Ergonomie und Polymorphismus	124
§ 72. Hydromenen und Hydrophaenen	124
§ 73. System der Hydropolypen	127
§ 74. Ordo I: Archydrariae. Urpolypen	126
§ 75. Ordo II: Hydrocorallia. Steinpolypen	129
§ 76. Ordo III: Sertulariae. Reihenpolypen	131
§ 77. Ordo IV: Graptolariae. Graptopolypen	132
§ 78. Ordo V: Tubulariae. Röhrenpolypen	133
§ 79. Ordo VI: Campanariae. Glockenpolypen	135
§ 80. Classis II: Hydromedusae (= Craspedotae)	136
§ 81. Leptolinen und Trachylinen	138
§ 82. Polyphyletischer Ursprung der Craspedoten	139
§ 83. Gastrocanal-System der Craspedoten	140
§ 84. Neurodermal-System der Craspedoten	142
§ 85. Ontogenie der Hydromedusen	143
§ 86. System der Craspedoten	145
§ 87. Ordo I: Anthomedusae. Blumenquallen	144
§ 88. Ordo II: Leptomedusae. Faltenquallen	147
§ 89. Ordo III: Trachymedusae. Kolbenquallen	148
§ 90. Ordo IV: Narcomedusae. Spangenquallen	149
§ 91. Classis III: Siphonophorae. Staatsquallen	150
§ 92. Ergonomie und Polymorphismus der Siphonophoren	151
§ 93. Ontogenie der Siphonophoren	153
§ 94. Siphonanthen und Disconanthen	154
§ 95. System der Siphonophoren	156
§ 96. Ordo I: Calyconectae (= Calycophoridae)	155
§ 97. Ordo II: Physonectae (= Physophoridae)	158
§ 98. Ordo III: Auronectae (= Aurophoridae)	159
§ 99. Ordo IV: Cystonectae (= Pneumatophoridae)	160
§ 100. Ordo V: Disconectae (= Discophoridae)	160
§ 101. Classis IV: Ctenophorae. Rippenquallen	161
§ 102. Grundform der Ctenophoren	163
§ 103. Gastrocanal-System der Ctenophoren	165
§ 104. Neurodermal-System der Ctenophoren	166
§ 105. Ontogenie der Ctenophoren	169
§ 106. Ursprung der Ctenophoren	170
§ 107. Ctenophoren und Hydromedusen	171
§ 108. Ctenophoren und Anthozoen	174
§ 109. Ctenophoren und Turbellarien	175
§ 110. System der Ctenophoren	179
§ 111. Ordo I: Cydippeae (= Saccatae)	180
§ 112. Ordo II: Cestoideae (= Taeniatae)	181
§ 113. Ordo III: Bolinaceae (= Lobatae)	181
§ 114. Ordo IV: Ctenoplaneae (= Herpocteniae)	182
§ 115. Ordo V: Beroideae (= Eurystomae)	183

	Seite
§ 116. Cladoma II: Scyphozoa (= Endocarpa)	184
§ 117. Classis V: Scyphopolypti (= Taeniolata)	185
§ 118. Ordo I: Scyphostomaria. Urcorallen	186
§ 119. Ordo II: Tabulata. Tafelcorallen	187
§ 120. Classis VI: Anthozoa. Corallen	189
§ 121. Alcyonarien und Zoantharien	191
§ 122. Grundformen und Grundzahlen der Corallen	191
Regulär-pyramidale Grundformen	192
Amphitecte Grundformen	193
Amphipleure Grundformen	193
§ 123. Gastrocanal-System der Corallen	194
§ 124. Neurodermal-System der Corallen	198
§ 125. Ontogenie der Corallen	200
§ 126. System der Corallen	202
§ 127. Stammbaum der Corallen	203
§ 128. Legio I: Alcyonaria. Kranzcorallen	204
§ 129. Ordo I: Staurocorallia (Tetramerale Alcyonarien)	204
§ 130. Ordo II: Octocorallia. (Octomerale Alcyonarien)	206
§ 131. Ordo III: Anticorallia. (Hexamerale Alcyonarien)	209
§ 132. Legio II: Zoantharia. Sterncorallen	210
§ 133. Ordo IV: Tetracorallia. (Tetramerale Zoantharien)	212
§ 134. Ordo V: Mesocorallia. (Octomerale Zoantharien)	214
§ 135. Ordo VI: Hexacorallia. (Hexamerale Zoantharien)	217
§ 136. Classis VII: Scyphomedusae (= Acraspedae)	219
§ 137. Tesseronien und Ephyronien	220
§ 138. Monophyletischer Ursprung der Acraspeden	221
§ 139. Gastrocanal-System der Acraspeden	222
§ 140. Neurodermal-System der Acraspeden	228
§ 141. Ontogenie der Scyphomedusen	226
§ 142. System der Acraspeden	228
§ 143. Ordo I: Stauromedusae. Kreuzquallen	229
§ 144. Ordo II: Peromedusae. Taschenquallen	230
§ 145. Ordo III: Cubomedusae. Würfelquallen	231
§ 146. Ordo IV: Discomedusae. Scheibenquallen	233
IV A. Cannostomae. Rohrmündige Scheibenquallen	235
IV B. Semostomae. Fahnenmündige Scheibenquallen	236
IV C. Rhizostomae. Wurzelmündige Scheibenquallen	236

Viertes Kapitel.

Systematische Phylogenie der Platyten.

§ 147. Phylon IV: Platyten (= Plathelminthes). Plattenthiere	238
§ 148. Platyten und Platyteninien	239
§ 149. Ursprung und Stammverwandschaft der Platyten	242
§ 150. Gastrocanal-System der Platyten	243
§ 151. Neurodermal-System der Platyten	245
§ 152. System der Platyten	246
§ 153. Stammbaum der Platyten	247

	Seite
§ 154. Classis I: Platodaria (= Archelminthes)	248
§ 155. Ordo I: Archicoela. Urwürmer	249
§ 156. Ordo II: Pseudacoela. Markwürmer	250
§ 157. Classis II: Platodinia (= Plathelminthes)	252
§ 158. Ordo I: Turbellaria. Strudelwürmer	253
§ 159. Ordo II: Trematoda. Saugwürmer	255
§ 160. Ordo III: Cestoda. Bandwürmer	256

Fünftes Kapitel.

Systematische Phylogenie der Vermaliden.

§ 161. Phylon V: Vermalia (= Helminthes). Wurmthiere	259
§ 162. Classification der Vermaliden	261
§ 163. System der Vermaliden	264
§ 164. Stammbaum der Vermaliden	265
§ 165. Phylogenetische Urkunden der Vermaliden	266
§ 166. Tegument und Skelet	270
§ 167. Nervensystem und Sensillen	272
§ 168. Darmcanal der Vermaliden	275
§ 169. Coelom und Gonaden	278
§ 170. Pronephridien und Nephridien	280
§ 171. Blutgefäß-System. (Circulations-Apparat)	282
§ 172. Cladoma I: Rotatoria (= Trochelminthes). Radwürmer	284
§ 173. Classis I: Provermalia (= Archipygia)	287
§ 174. Classis II: Gastrotricha (= Ichthydina)	288
§ 175. Classis III: Trochozoa (= Trochophoralia)	289
§ 176. Classis IV: Rotifera (= Räderthiere)	291
§ 177. Cladoma II: Strongylaria (= Nemathelminthes). Rundwürmer	292
§ 178. Classis V: Echinocephala. Igelwürmer	295
§ 179. Classis VI: Acanthocephala. Kratzwürmer	297
§ 180. Classis VII: Nematoda. Fadenwürmer	299
§ 181. Classis VIII: Chaetognatha. Pfeilwürmer	301
§ 182. Cladoma III: Prosopygia (= Brachelminthes). Buschwürmer	302
§ 183. Classis IX: Bryozoa (= Polyzoa)	307
§ 184. Classis X: Brachiopoda (= Spirobranchia)	310
§ 185. Classis XI: Phoronaria (= Phoronia)	313
§ 186. Classis XII: Sipuncularia (= Gephyrea)	315
§ 187. Cladoma IV: Frontonia (= Rhynchelminthes). Rüsselwürmer	316
§ 188. Classis XIII: Nemertina (= Schnurwürmer)	320
§ 189. Classis XIV: Enteropneusta (= Eichelwürmer)	322
§ 190. Classis XV: Prochordonia (= Chordawürmer)	325
§ 191. Phylon VI: Chordonia (= Chordata). Chordathiere	328
§ 192. Subphylum: Tunicata. Mantelthiere	329
§ 193. Organisation der Tunicaten	331
§ 194. Ontogenie der Tunicaten	334
§ 195. Classification der Tunicaten	336
§ 196. System der Tunicaten	338
§ 197. Stammbaum der Tunicaten	339

	Seite
§ 198. Classis I: Copelata (= Larvacea)	340
§ 199. Classis II: Ascidiae (= Ascidiacea)	342
§ 200. Classis III: Thalidiae (= Thaliacea)	345

Sechstes Kapitel.

Systematische Phylogenie der Echinodermen.

§ 201. Phylon VII: Begriff der Echinodermen (Sternthiere)	348
§ 202. Organisation der Astrolarva	349
§ 203. Organisation des Astrozoon	351
§ 204. Astrogenese (Pentactale Metamorphose)	353
§ 205. Pentactaea-Theorie	355
§ 206. Phylogenetische Urkunden der Echinodermen	358
§ 207. Palaeontologische Urkunden	359
§ 208. Historische Stammfolge der Echinodermen	362
§ 209. Ontogenetische Urkunden	361
§ 210. Palingenetische und cenogenetische Astrolarven	364
§ 211. Morphologische Urkunden	366
§ 212. Classification der Echinodermen	368
§ 213. Monorchonia und Pentorchonia	371
§ 214. Anolena und Olenata	373
§ 215. Charaktere der acht Classen	376
§ 216. System der Echinodermen	378
§ 217. Stammbaum der Echinodermen	379
§ 218. Stammbaum der Monorchonien	380
§ 219. Stammbaum der Pentorchonien	381
§ 220. Grundformen der Echinodermen	375
Bilaterale Grundform	383
Triradiale Grundform	384
Pentaradiale Grundform	384
Multiradiale Grundform	387
§ 221. Rücken und Bauch der Echinodermen	388
§ 222. Phylogenie der Echinodermen-Organe	390
§ 222. Tegument der Echinodermen	390
§ 223. Skelet der Echinodermen	391
§ 224. Musculatur der Echinodermen	394
§ 225. Nerven-System der Echinodermen	396
§ 226. Sensillen (Sinnes-Organe)	398
§ 227. Subvectiv-System der Echinodermen	400
§ 228. Ambulacral-System (= Hydrocanal-System)	402
§ 229. Anthodium und Ambulacra	406
§ 230. Blutgefäß-System (Lacunar-System)	408
§ 231. Respirations-Organe der Echinodermen	410
§ 232. Darm-System der Echinodermen	411
§ 233. Coelom-System (Leibeshöhle)	414
§ 234. Paraxadenia (Paraxon-Drüse)	418
§ 235. Genital-System (Gonaden)	420
§ 236—275. Phylogenie der Echinodermen-Classen	423
§ 236. Classis I: Amphoridea . Urnensterne	423

	Seite
§ 237. Skelet der Amphorideen	425
§ 238. Malacom der Amphorideen	427
§ 239. Classification der Amphorideen	428
§ 240. System der Amphorideen	430
§ 241. Classis II: Holothuria (= Thuroidea) . Gurkensterne	429
§ 242. Skelet der Holothurien	433
§ 243. Malacom der Holothurien	434
§ 244. Classification der Holothurien	438
§ 245. System der Holothurien	442
§ 246. Classis III: Cystoidea . Beutelsterne	443
§ 247. Skelet der Cystoideen	445
§ 248. Malacom der Cystoideen	448
§ 249. Classification der Cystoideen	450
§ 250. System der Cystoideen	451
§ 251. Classis IV: Blastoidea . Knospensterne	452
§ 252. Skelet der Blastoideen	453
§ 253. Malacom der Blastoideen	456
§ 254. Classification der Blastoideen	460
§ 255. System der Blastoideen	462
§ 256. Classis V: Crinoidea . Palmensterne	462
§ 257. Skelet der Crinoideen	465
§ 258. Malacom der Crinoideen	467
§ 259. Classification der Crinoideen	468
§ 260. System der Crinoideen	473
§ 261. Classis VI: Echinoidea . Igelsterne	474
§ 262. Skelet der Echinideen	475
§ 263. Malacom der Echinideen	479
§ 264. Classification der Echinideen	481
§ 265. System der Echinideen	488
§ 266. Stammbaum der Echinideen	489
§ 267. Classis VII: Ophiodea (= Ophiuræ) . Schlangensterne	487
§ 268. Skelet der Ophiodeen	491
§ 269. Malacom der Ophiodeen	493
§ 270. Classification der Ophiodeen	494
§ 271. Classis VIII: Asteridea . Seesterne	496
§ 272. Skelet der Asterideen	498
§ 273. Malacom der Asterideen	500
§ 274. Classification der Asterideen	502
§ 275. System der Ophiodeen und Asterideen	504

Siebentes Kapitel.

Systematische Phylogenie der Mollusken.

§ 276. Phylon VIII: Begriff der Mollusken (Weichthiere)	504
§ 277. Promollusken (ursprüngliche Stammformen)	506
§ 278. Ursprung des Mollusken-Stammes	507
§ 279. Zweige des Mollusken-Stammes	509
§ 280. System der Mollusken	512
§ 281. Stammbaum der Mollusken	513

	Seite
§ 282. Palaeontologie der Mollusken	511
§ 283. Ontogenie der Mollusken	515
§ 284. Grundform der Mollusken	518
§ 285. Metamerie der Mollusken	519
§ 286—297. Phylogenie der Mollusken-Organen	522
§ 286. Tegument und Musculatur	522
§ 287. Mantel der Mollusken (Pallium)	523
§ 288. Schale der Mollusken (Concha)	525
§ 289. Fuss der Mollusken (Podium)	528
§ 290. Respiratorien der Mollusken	530
§ 291. Nervensystem der Mollusken	533
§ 292. Sensillen der Mollusken	536
§ 293. Darmsystem der Mollusken	539
§ 294. Lacunom und Coelom	541
§ 295. Circulations-System der Mollusken	543
§ 296. Nephridien der Mollusken	545
§ 297. Geschlechtsorgane der Mollusken	546
§ 298. Classis I: Amphineura . Urweichtiere	549
Promollusken, Placophoren, Solenogastren	550
§ 299. Classis II: Gastropoda (= Anisopleura) . Schnecken	551
§ 300. Procochlides. Urschnecken	553
§ 301. Prosobranchia = Streptoneura	555
§ 302. Opisthobranchia = Orthoneura	558
§ 303. Pulmonata = Lungenschnecken	560
§ 304. Classis III: Saccopallia . Sackschnecken	561
§ 305. Classis IV: Scaphopoda . Schaufelschnecken (Solenogastres)	563
§ 306. Classis V: Acephala (= Bivalva) . Muscheln	566
§ 307. Classification der Acephalen	568
§ 308. Ordnungen der Acephalen	571
§ 309. Classis VI: Cephalopoda . Kraken	574
§ 310. Entstehung der Cephalopoden	575
§ 311. Richttaxen der Cephalopoden	577
§ 312. Phylogenie der Cephalopoden-Schale	579
§ 313. Classification der Cephalopoden	580
§ 314. System der Cephalopoden	584
§ 315. Stammbaum der Cephalopoden	585
§ 316. Ordo I: Archolenae = Proteuthodes	583
§ 317. Ordo II: Teutholenae = Palateuthyes	587
§ 318. Ordo III: Nautolenae = Nautilades	588
§ 319. Ordo IV: Octolenae = Octopodales	591
§ 320. Ordo V: Decolenae = Decapodales	593

Achstes Kapitel.

Systematische Phylogenie der Articulaten.

§ 321. Phylon IX: Begriff der Articulaten (Gliederthiere)	596
§ 322. Anneliden und Arthropoden	597
§ 323. Classification der Articulaten	598
§ 324. System der Articulaten	600
§ 325. Stammbaum der Articulaten	601

	Seite
§ 326. Metamerie der Articulaten	602
§ 327. Podien oder Extremitäten	604
§ 328. Körper-Regionen der Articulaten	605
§ 329. Palaeontologie der Articulaten	608
§ 330. Historische Stammfolge der Articulaten	612
§ 331. Ontogenie der Articulaten	611
§ 332—341. Phylogenie der Articulaten-Organe	614
§ 332. Tegument und Skelet	614
§ 333. Respiratorien der Articulaten	616
§ 334. Muskel-System der Articulaten	618
§ 335. Nerven-System der Articulaten	619
§ 336. Sensillen der Articulaten	620
§ 337. Darm-System der Articulaten	623
§ 338. Coelom-System der Articulaten	624
§ 339. Lacunom oder Blutgefäß-System	625
§ 340. Nephridien der Articulaten	626
§ 341. Geschlechts-Organe der Articulaten	628
§ 342. Cladoma I: Annelida. Ringelthiere	630
§ 343. System der Anneliden	634
§ 344. Stammbaum der Anneliden	635
§ 345. Classis I: Archannelida. Stammringelwürmer	636
§ 346. Classis II: Chaetopoda. Borstenwürmer	638
§ 347. Classis III: Stelechopoda. Spinnenwürmer	641
§ 348. Classis IV: Hirudinea. Egelwürmer	643
§ 349. Cladoma II: Crustacea. Krustenthiere	645
§ 350. System der Crustaceen	650
§ 351. Stammbaum der Crustaceen	651
§ 352. Classis I: Aspidonia. Schildthiere	652
Legio I: Trilobita	653
Ordo I: Archiaspides = Protrilobita	653
Ordo II: Pygidiata = Eutrilobita	654
Legio II: Merostoma	654
Ordo I: Gigantostraca	655
Ordo II: Xiphosura	655
§ 353. Classis II: Caridonia. Krebsthiere	656
Legio I: Phyllopoda (= Branchiopoda)	657
Legio II: Cirripedia (= Pectostraca)	658
Legio III: Copepoda	659
Legio IV: Leptostraca (Phyllocarides)	660
Legio V: Arthrostraca (Edriophthalma)	661
Legio VI: Thoracostraca (Podophthalma)	661
§ 354. Cladoma III: Tracheata. Luftrohrthiere	662
§ 355. System der Tracheaten	666
§ 356. Stammbaum der Tracheaten	667
§ 357. Classis I: Protracheata. Urluftrohrthiere	668
§ 358. Classis II: Myriapoda. Tausendfüßer	670
§ 359. Classis III: Arachnida. Spinnenthiere	672
Legio I: Solpugonia (Solifugae)	676
Legio II: Scorpionida (Arthrogastres)	677

	Seite
Legio III: Araneonia (Araneae)	679
Legio IV: Acaronia (Acaridea)	679
§ 360. Classis IV: Insecta. Hexapoda	680
Gliederung des Insecten-Körpers	681
Mundtheile der Insecten	684
Flügel der Insecten	688
Ontogenie der Insecten	690
Palaeontologie der Insecten	694
Classification der Insecten	696
Synopsis der Insecten-Ordnungen	698
Ordo I: Apterota (= Apterygota)	698
Ordo II: Archiptera (= Pseudoneuroptera)	699
Ordo III: Orthoptera	700
Ordo IV: Neuroptera	701
Ordo V: Strepsiptera (= Rhipiptera)	702
Ordo VI: Coleoptera	702
Ordo VII: Hemiptera (= Rhynchota)	703
Ordo VIII: Diptera	704
Ordo IX: Aphaniptera (= Siphonaptera)	705
Ordo X: Hymenoptera	706
Ordo XI: Trichoptera	707
Ordo XII: Lepidoptera	708
System der Insecten	710
Stammbaum der Insecten	711
Historische Stammfolge der Insecten	712

Erklärung der Zeichen in den palaeontologischen Tabellen,
betreffend die historische Stammfolge der grösseren
Gruppen.

- V** bedeutet, dass die betreffende Formen-Gruppe noch heute lebende Vertreter besitzt;
+ bedeutet, dass die betreffende Formen-Gruppe erloschen und nur durch fossile Vertreter bekannt ist;
— (fetter Strich) bedeutet, dass die betreffende Formen-Gruppe in der angegebenen Periode stark entwickelt war;
— (dünner Strich) bedeutet, dass dieselbe zur angegebenen Zeit schwach entwickelt war;
? bedeutet, dass dieselbe zur angegebenen Zeit wahrscheinlich existirte, obwohl versteinerte Ueberreste aus dieser Periode nicht bekannt sind;
⊙ bedeutet, dass die betreffende Formen-Gruppe in der angegebenen Periode sicher (oder doch höchst wahrscheinlich) existirte, obwohl fossile Documente dafür fehlen.

Erstes Kapitel.

Generelle Phylogenie der Metazoen.

§ 1. Begriff der Metazoen.

Das Reich der *Metazoen* umfaßt alle vielzelligen und gewebebildenden Thiere, alle *Histones animales*. Es entspricht mithin dem Begriffe des Thierreiches im engeren Sinne, wenn man die einzelligen, nicht gewebebildenden *Protozoen* ausschliesst und zu dem Protisten-Reiche stellt (vergl. Theil I, §§ 35—44). Die systematische Grenze dieser beiden grossen Gruppen ist sowohl anatomisch als ontogenetisch fest und scharf bestimmt. Der entwickelte Körper aller Metazoen besteht aus Geweben, und zwar mindestens aus zwei verschiedenen epithelialen Zellschichten: *Exoderm* und *Entoderm*. Diese histologische Zusammensetzung fehlt noch sämtlichen Protozoen; ihr Körper bleibt entweder zeitlebens eine einfache Zelle (*Monobion*), oder er erreicht nur die Bildungsstufe eines lockeren, aus gleichartigen Zellen bestehenden Zellvereines (*Coenobion*). Ebenso fehlt den Protozoen allgemein der bedeutungsvolle Process der *Gastrulation*, jener Modus der Keimbildung, durch welchen die „zweiblättrige“, ausschliesslich den Metazoen zukommende Keimform der *Gastrula* entsteht.

Der Inhalt des *Metazoen*-Begriffes wird demnach ganz klar und scharf durch die ontogenetische Bildung der *Gastrula* (— phylogenetisch *Gastraea* —) bestimmt, eines vielzelligen Organismus, dessen Körper ursprünglich aus zwei einfachen, unter sich verschiedenen Zellschichten besteht (*Exoderm* und *Entoderm*) und eine einfache Höhlung umschliesst (*Urdarm* und *Urmund*). Nachdem wir in unserer *Gastraea*-Theorie (1872) den Nachweis geführt hatten, dass die so mannichfaltigen jüngsten Keimformen sämtlicher Thiere (— mit Ausnahme

der einzelligen *Protozoen* —) trotz bedeutender Verschiedenheiten sich auf dieselbe gemeinsame Urform der *Gastrula* zurückführen lassen, war damit zugleich der Inhalt des *Metazoen*-Begriffes, sowie sein absoluter Gegensatz gegen den *Protozoen*-Begriff gegeben: „Die *Protozoen* oder „*Urthiere*“ sind entweder permanent einfache Zellen oder lockere Zellvereine (*Zellgemeinden*, *Coenobien*), also „*Individuen* erster oder zweiter Ordnung“; sie besitzen keinen Darm und bilden keine Keimblätter und Gewebe. Die *Metazoen* oder „*Gewebthiere*“ dagegen sind vielzellige *Thiere*, welche im entwickelten Zustande als *Personen* oder *Cormen* erscheinen, als „*Individuen* dritter oder vierter Ordnung“; sie besitzen ursprünglich eine ernährende *Darmhöhle* und bilden *Keimblätter* und *Gewebe*. Wenn in einigen niederen Gruppen der *Metazoen* die *Darmhöhle* fehlt, so liegt nachweislich *Rückbildung* derselben vor, kein ursprünglicher *Mangel* (wie bei den *Protozoen*).

Der Umfang des *Metazoen*-Begriffes wird ebenso scharf und klar durch die *Gastraea*-Theorie bestimmt, wie sein Inhalt. Die Grenzlinie des *Metazoen*-Reiches wird nach unten gegen das *Protozoen*-Reich unzweideutig durch die *Gastrula* festgesteckt; alle *Thiere*, oder alle *Plasmophagen* (Theil I, § 37), welche einen *Gastrula*-Keim und zwei „*primäre Keimblätter*“ bilden (*Exoderm* und *Entoderm*), sind echte *Metazoen*, und ebenso alle diejenigen „*darmlosen Thiere*“ (*Cestoden*, *Acanthocephalen*, *Rhizocephalen* u. A.), welche nachweisbar aus *darmführenden Metazoen* durch *Rückbildung* hervorgegangen sind. Dagegen bringt es kein einziges *Protozoon* zur Bildung einer wirklichen *Darmhöhle* und von zwei differenten *Keimblättern*. Nur eine einzige Gruppe der *Protozoen* zeigt hier eine bedeutungsvolle *Annäherung* und einen unmittelbaren phylogenetischen Anschluss an die *Metazoen*, jene „*Zellvereine*“ nämlich, welche die charakteristische Form einer *Hohlkugel* annehmen, deren *Wand* eine einfache *Zellenschicht* bildet (die *Catallacten* und *Polycyttarien* unter den *plasmophagen Protozoen*, und ebenso die morphologisch gleichen *Volvocinen* und *Halosphaereen* unter den *plasmodomen Protophyten*; vergl. Theil I, § 49). Diese *Sphaeral-Coenobien* der *Protisten* sind von höchstem Interesse für die *Phylogenie* der *Metazoen*; denn sie haben genau dieselbe typische Form und Zusammensetzung, wie die *ontogenetischen Hohlkugeln*, welche vorübergehend als wichtige *Keimform* in der *Ontogenese* der *Metazoen* auftreten: *Blastula* oder *Blastosphaera* (vergl. § 14). Ebenso wie sich vor unseren Augen noch heute die *Gastrula* der *Metazoen* durch *Invagination* aus der *Blastula* entwickelt, ebenso ist vor vielen Jahr-Millionen die erste *Gastraea*, die gemeinsame Stammform aller *Metazoen*, durch *Invagination* aus einem *plasmom-*

phagen Sphaeral-Coenobium entstanden (*Blastaea*). Diese fundamentalen Betrachtungen ergeben zugleich die Berechtigung unserer monophyletischen Auffassung des Metazoen-Reiches, unserer Annahme, dass sämtliche Metazoen aus einer und derselben gemeinsamen Stammform hervorgegangen sind (vergl. Theil I, §§ 44, 157).

§ 2. Classification der Metazoen.

Die genauere Kenntniss der Organisation und Entwicklung der Metazoen, welche wir den ausgedehnten Forschungen der letzten dreissig Jahre verdanken, hat unsere Anschauungen von der natürlichen Verwandtschaft ihrer grossen Hauptgruppen und deren systematischer Classification wesentlich verändert. Wir können in der Geschichte derselben im Laufe unseres Jahrhunderts drei Hauptabschnitte unterscheiden, nämlich A. die ältere und B. die neuere Typen-Theorie, endlich C. die Gastraea-Theorie.

A. Die ältere Typen-Theorie (1812); *anatomische Classification*: Das Thierreich besteht aus vier selbständigen, im inneren Körper-Bau wesentlich verschiedenen Hauptgruppen oder Typen, welche unter sich keinerlei Zusammenhang haben: I. Strahlthiere (*Radiata*), II. Weichthiere (*Mollusca*), III. Gliederthiere (*Articulata*), IV. Wirbelthiere (*Vertebrata*). Die charakteristische Bildung und Lagerung der wichtigsten Organ-Systeme (besonders des Nerven-Systems, des Skelet-Systems und des Gefäss-Systems) ist in allen Thieren eines und desselben Typus wesentlich dieselbe, aber ganz verschieden von derjenigen in den drei anderen Typen. Innerhalb jedes Typus giebt es niedere und höhere Thiere von sehr verschiedener Stufe der Vollkommenheit.

B. Die neuere Typen-Theorie (1848); *morphologische Classification*. Neben der vergleichenden Anatomie ist auch die Histologie und die Entwicklungsgeschichte als Grundlage der Eintheilung zu verwerthen und dabei besonders die Differenzen der Organisations-Höhe in den niederen und höheren Typen der Thiere zu berücksichtigen. Der Typus der „Radiata“ ist als eine unnatürliche Vereinigung von drei ganz verschiedenen Hauptgruppen zu betrachten: Urthiere (*Protozoa*), Pflanzenthier (Coelenterata) und Stachelthiere (*Echinoderma*). Auch der Typus der „Articulata“ wird aufgelöst und in zwei Typen getrennt, Würmer (*Vermes*) und Gliederfüsser (*Arthropoda*). Neben diesen fünf Typen bleiben die beiden Hauptgruppen der Mollusken und Vertebraten als gleichwerthige Zweige des Thierreichs bestehen, so dass die Zahl der selbständigen Typen nunmehr von vier auf sieben gestiegen ist. Diese Classification des Thierreichs war die herrschende während 25 Jahren, von 1848 bis 1872.

C. Die *Gastraea*-Theorie (1872); *phylogenetische Classification*. Nachdem die reformirte Descendenz-Theorie (1859) das Species-Dogma zerstört und den genealogischen Zusammenhang aller Lebensformen erwiesen hatte, musste die Typen-Theorie aufgegeben und an ihrer Stelle ein neues „Natürliches System“ auf Grund der Stammesgeschichte errichtet werden. Der erste unvollkommene Versuch eines solchen „genealogischen Systems“, den wir (1866) in unserer „Generellen Morphologie“ unternommen hatten, wurde bald dadurch wesentlich verbessert, dass wir die Homologie der Keimblätter im ganzen Thierreiche nachwiesen und die verbesserte Keimblätter-Theorie, unter Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes, für die Construction eines „Stammbaumes des Thierreiches“ verwertheten. Als die „wichtigste und bedeutungsvollste Embryonal-Form des Thierreichs“ erkannten wir die *Gastrula* und schlossen „aus der Identität der *Gastrula* bei Repräsentanten der verschiedensten Thierstämme, von den Spongien bis zu den Vertebraten, nach dem biogenetischen Grundgesetze auf eine gemeinsame Descendenz der animalen Phylen von einer einzigen unbekanntem Stammform, welche im Wesentlichen der *Gastrula* gleichgebildet war: *Gastraea*“ (Biologie der Kalkschwämme, 1872, p. 467). Indem wir hier zugleich den einzelligen *Protozoen* die gewebebildenden *Metazoen* gegenüberstellten, und unter den letzteren die niederen *Acoelomien* von den höheren *Coelomaten* schieden, gelangten wir zu jener phylogenetischen Gruppierung von acht Metazoen-Stämmen, deren ontogenetische Begründung wir in unseren „Studien zur *Gastraea*-Theorie“ (1873—1877) weiter ausgeführt haben. Die fundamentalen Ansichten über den Ursprung und die Verwandtschaft der verschiedenen Metazoen-Stämme, die wir damals (vor 24 Jahren) zuerst geltend machten, sind seitdem von den meisten Zoologen im Wesentlichen acceptirt worden; sie sind auch in der nachstehenden „Systematischen Phylogenie der Metazoen“ in allen Hauptpunkten dieselben geblieben und nur insofern vielfach verbessert worden, als die grossen Fortschritte der vergleichenden Anatomie und Ontogenie während der letzten beiden Decennien viele wichtige, damals noch dunkle Punkte aufgeklärt und werthvolle neue Gesichtspunkte eröffnet haben.

§ 3. Coelenterien und Coelomarien.

(Acoelomien und Bilaterien.)

Als zwei Hauptabtheilungen der Metazoen unterscheiden wir zunächst auf Grund unserer *Gastraea*-Theorie die beiden Subregna der *Coelenterien* und *Coelomarien*. Die *Coelenteria* oder Niederthiere entsprechen den *Coelenterata* im weiteren Sinne; sie um-

fassen erstens die „eigentlichen Coelenteraten“ (im engeren Sinne!), *Spongien* und *Cnidarien*, und zweitens die beiden Stämme der *Gastraeaden* und *Platoden*. Alle übrigen Metazoen gehören zu dem zweiten Unterreiche, den Coelomaria oder Oberthieren. Als gemeinsame Stammgruppe dieser letzteren betrachten wir die *Vermalien* („Wurmthiere oder Helminthen“, im engeren Sinne!); aus verschiedenen Zweigen derselben sind die fünf höheren, typischen Thierstämme hervorgegangen, einerseits die *Mollusken* und *Articulaten*, andererseits die *Echinodermen*, *Tunicaten* und *Vertebraten*.

Beide Subregna der Metazoen unterscheiden sich durch eine Anzahl von anatomischen Merkmalen, deren wichtigste folgende sind: I. Den Coelenterien fehlt allgemein eine echte Leibeshöhle (*Coeloma*); diese kommt erst bei den Coelomarien zur Ausbildung. Alle Hohlräume im Körper der Coelenterien hängen direct oder indirect mit der Darmhöhle zusammen und bilden mit ihr das „Gastrocanal-System oder Gastrovascular-System“. Die Leibeshöhle der Coelomarien dagegen ist ein selbständiger Hohlraum zwischen Darmwand und Leibeswand, welcher mit der Darmhöhle in keiner Verbindung steht. II. Ebenso allgemein fehlt allen *Coelenterien* das Blutgefäß-System (*Vasculat* oder *Vasarium*), jenes geschlossene System von communicirenden Hohlräumen oder Röhren, welches die ernährende Blut-Flüssigkeit in allen Theilen des Körpers umherführt und im Stoffwechssl aller höheren Thiere eine so bedeutende Rolle spielt. Dagegen ist ein solches Vasarium bei allen fünf typischen Phylen der Coelomarien mehr oder weniger entwickelt, und ebenso auch schon bei einem Theile ihrer gemeinsamen Stammgruppe, den *Vermalien*; nur bei den niedersten Gruppen der letzteren ist dasselbe noch nicht zur Ausbildung gelangt. III. Ein dritter, allen *Coelenterien* gemeinsamer, negativer Character ist der Mangel des Afters; diese zweite, für die vollkommene Form der Verdauung so wichtige Darm-Oeffnung kommt auch erst bei den *Vermalien* zur Ausbildung und hat sich von diesen auf die fünf typischen höheren Thierstämme vererbt. Allerdings fehlt ein After auch in einzelnen kleineren Formen-Gruppen der *Coelomarien*; allein dann liegt nachweislich Verlust desselben durch Rückbildung vor (z. B. die Testicardines unter den Brachiopoden, die Ophiuren unter den Echinodermen). In anderen Fällen kann ja auch der Darm selbst mit beiden Oeffnungen rückgebildet werden (Acanthocephalen, Rhizocephalen, männliche Rotiferen u. A.).

Abgesehen von diesen drei Hauptmerkmalen, unterscheiden sich die tiefer stehenden *Coelenterien* von den höher entwickelten *Coelomarien* auch dadurch, dass die typischen Stamm-Charactere der letzteren den ersteren vollständig fehlen. Bei keiner einzigen Gruppe der

Coelenterien findet sich eine Spur von der typischen Mantel-Bildung der Mollusken, von dem gegliederten Bauchmark der Articulaten, von dem Ambulacral-System der Echinodermen, von der Chorda und dem Medullar-Rohr der Chordonier (Tunicaten und Vertebraten). Auch fehlt den „unvollkommenen Niederthieren“ noch allgemein jene höhere morphologische Differenzirung der Organe und Gewebe, welche von den „vollkommeneren Oberthieren“ erst später durch weiter gehende physiologische Arbeitstheilung derselben allmählich erworben wurde.

In engem causalen und historischen Zusammenhange mit den angeführten Differenzen beider Metazoen-Gruppen steht endlich noch der wichtige histologische und ontogenetische Unterschied, welcher sich im Verhalten ihrer Keimblätter zeigt. Die *Coelenterien* bilden im Laufe ihrer Ontogenese entweder nur zwei oder drei Blastophylle. *Diploblastica* (oder *Diblasteria*, mit zwei permanenten Keimblättern) sind die Gastraeaden, Spongien (?) und die niederen Cnidarien; *Triploblastica* (oder *Triblasterien*, mit drei Keimblättern) die höheren Cnidarien und die Platoden. Dagegen sind alle *Coelomarien* *Tetraplastica* (oder *Tetrablasteria*, mit vier Keimblättern). Indem sich zwischen Darmwand und Leibeshöhle entwickelt, legt sich das äussere (parietale) Blatt der Coelom-Taschen an die Leibeshöhle an, das innere (viscerale) an die Darmwand.

§ 4. Stämme der Coelenterien.

(*Coelenterata* ss. ampl. = *Anaemaria* = *Acoelomia*, Niederthiere.)

Die vier Hauptgruppen der Niederthiere oder *Coelenterien*, welche wir als selbständige Stämme oder Phylen in diesem Unterreiche betrachten, besitzen alle gemeinsam drei negative Merkmale, durch welche sich dieselben von den höher organisirten „Oberthieren“ (*Coelomaria*) unterscheiden, den Mangel der Leibeshöhle, des Blutgefäßsystems und des Afters. Unter sich aber weichen die vier Stämme der Coelenterien sehr bedeutend von einander ab. Nach unserer Ansicht bilden die Gastraeaden die gemeinsame Stammgruppe, aus welcher die drei anderen Phylen divergent hervorgegangen sind. Die Haupteigenschaften derselben lassen sich kurz in folgender Charakteristik zusammenfassen.

I. Stamm: **Gastracades**, Urdarmthiere. Der länglich-runde, höchst einfach gebaute Körper bleibt zeitlebens auf der primitiven Bildungsstufe der Gastraea stehen und besteht bloss aus den beiden primären Keimblättern: Exoderm und Entoderm. Der einfache Hohlraum des Körpers ist der Urdarm, die Oeffnung an einem Pole seiner

Axe der Urmund. Den Gastraeaden fehlen noch sämtliche differenzierte Organe der übrigen Thier-Stämme, insbesondere Nerven und Muskeln, ebenso fehlen ihnen die Dermal-Poren der Spongien, die Tentakeln der Cnidarien, die Nephridien der Platoden.

II. Stamm: **Spongiae** (= *Porifera*), Schwammthiere. Der Körper des Schwammes ist ursprünglich ein einfacher Schlauch vom Bau der Gastraea (= *Olynthus*), gewöhnlich aber ein voluminöser Cormus, welcher aus zahlreichen derartigen Olynthen (— oder „Geisselkammern“ —) zusammengesetzt ist. Zahlreiche mikroskopische Poren öffnen sich an der äusseren Oberfläche und gestatten den Eintritt von Wasser, welches den Körper durchströmt. Wie bei den Gastraeaden fehlen noch alle differenzierten Organe der höheren Thierstämme, namentlich Nerven und Muskeln; ebenso fehlen die Nesselorgane der Cnidarien, die Nephridien der Platoden.

III. Stamm: **Cnidaria** (= *Acalephae*), Nesselthiere. Der Körper der ältesten und einfachsten Cnidarien (*Hydra*, *Protohydra*, *Haleremita*) ist ein einfacher Schlauch, der sich von einer primitiven *Gastraea* und einem *Olynthus* nur sehr wenig unterscheidet, hauptsächlich durch Besitz von Nesselorganen (Cnidocysten) in der Haut, und durch Tentakeln, welche den Mund umgeben. Von diesen primitiven *Hydrarien* aus entwickeln sich in grösster Mannichfaltigkeit zwei mächtige divergente Stämme, die Hydrozoen (mit einfachem Gastralraum) und die Scyphozoen (mit gastral Taeniolen); in jedem der beiden Stämme bleibt eine festsitzende Gruppe auf niederer Bildungsstufe stehen, in Form von *Polypen*, während eine freischwimmende Gruppe einen hohen Grad organologischer und histologischer Ausbildung erlangt, in Form von *Medusen*.

IV. Stamm: **Platodes** (= *Plathelminthes*), Plattenthiere. Dieses Phylon theilt zwar noch mit den drei vorhergehenden Stämmen den Mangel der Leibeshöhle, des Blutgefäss-Systems und des Afters; es entfernt sich aber von ihnen und bildet den Uebergang zu den Coelomarien (*Vermalien*) durch die vollkommene Ausbildung der bilateralen Symmetrie, die Differenzirung von Rücken und Bauch, den Besitz von Rechts und Links; ferner durch die Erwerbung von ein Paar Nephridien und einem Scheitelhirn (Acroganglion). Die ältesten Formen dieses Stammes, die epitelialen *Platodarien*, leiten wir direct von bilateralen Gastraeaden ab, durch Anpassung an kriechende Lebensweise. Aus ihnen haben sich die mesenchymalen *Turbellarien* entwickelt, und aus diesen durch Anpassung an parasitische Lebensweise die *Trematoden*, weiterhin die *Cestoden*.

§ 5. Stämme der Coelomarien.

(*Coelomata* = *Bilateria* ss. str. = *Bilaterata*, Oberthiere.)

Die sechs Hauptgruppen der Oberthiere oder *Coelomarien*, welchen wir den Werth selbständiger Stämme in diesem Unterreiche zugestehen, haben alle ursprünglich gemeinsam den Besitz einer Leibeshöhle (*Coeloma*); dieser wichtige, vom Darmcanal geschiedene Hohlraum des Körpers fehlte den „Niederthieren“ (*Coelenteria*) noch vollständig. Ferner besitzen die Coelomarien gewöhnlich auch ein selbständiges, mit Blut gefülltes Blutgefäss-System, sowie zwei Oeffnungen des Darmcanals: Mund und After. Sodann ist die geometrische Grundform der Person bei allen *Coelomarien* ursprünglich dipleurisch oder bilateral-symmetrisch (— daher *Bilateria* oder *Bilaterata* —), wenn auch in einem Stamme (bei den Echinodermen) dieselbe später radial umgebildet wird. Abgesehen von diesen gemeinsamen Merkmalen aller Bilaterien, entfernen sich aber die sechs Stämme dieses Unterreiches beträchtlich von einander in ihrer typischen Organisation. Nur ein einziges Phylum erscheint mehr indifferent und schliesst sich zugleich eng an die Coelenterien (— Platoden —) an, der Stamm der Wurmthiere (*Vermalia*); er bildet nach unserer Ansicht die gemeinsame Stammgruppe, aus welcher sich die fünf anderen, typischen Stämme divergent entwickelt haben. Die Hauptmerkmale derselben können wir kurz in folgender Charakteristik zusammenfassen:

I. Stamm: **Vermalia** (= *Helminthes* im engeren Sinne!), Wurmthiere. Diese gemeinsame Stammgruppe der Coelomarien schliesst sich unmittelbar an die Platoden (Turbellarien) an, aus welchen sie durch Ausbildung einer Leibeshöhle und eines Afters hervorgegangen ist. Der Stamm umfasst einen grossen Theil der sogenannten Würmer (*Vermes*) im Sinne der neueren Systematik, jedoch mit Einschluss der (höchst unpassend so genannten) *Molluscoiden*, dagegen mit Ausschluss der *Platoden* und *Anneliden*. In dem so begrenzten Umfange gehören zu den Vermalien die wichtigen Cladome der Rotatorien, Strongylarien, Prosopygier und Rhynchelminthen. Gemeinsamer Character derselben ist der relativ einfache Bau des bilateralen Coelomarien-Körpers, und die Abwesenheit der typischen Stamm-Charactere, welche die fünf höheren (typischen) Stämme der Coelomarien auszeichnen. Es fehlen allen Vermalien: 1) der dorsale Mantel (*Pallium*) und die von diesem ausgeschiedene Schale (*Conchylium*) der Mollusken; 2) die äussere Metamerie, der gegliederte Chitin-Panzer und das metamere Bauchmark der Articulaten; 3) das Ambulacral-System und das

radiale, ein Kalkskelet einschliessende Perisom der Echinodermen; 4) die Chorda und das dorsale Medullar-Rohr der Chordonier; 5) die innere Gliederung und Wirbelbildung der Vertebraten. Das Central-Nerven-System der Vermalier besteht entweder nur aus einem einfachen Scheitelhirn oder einem von diesem ausgehenden Schlundring.

II. Stamm: **Mollusca** (= *Malacozoa*), Weichthiere. Der Körper der ungegliederten bilateralen Person bildet am Rücken einen Mantel (*Pallium*), welcher eine cuticulare Kalkschale (*Conchylium*) ausscheidet. Zur Locomotion dient eine ventrale Muskel-Platte (Fuss, *Podium*). Nerven-Centrum ein Schlundring mit drei Knoten-Paaren.

III. Stamm: **Articulata** (= *Arthrozoa*), Gliederthiere. Der bilaterale Körper der langgestreckten Person ist äusserlich gegliedert und scheidet eine cuticulare Chitinhülle aus. Locomotion meistens durch segmentale Anhänge (Borsten oder Füsse). Nerven-Centrum ein Schlundring mit Hirnknoten und gegliedertem Bauchmark.

IV. Stamm: **Echinoderma** (= *Astronia*), Sternthiere. Die jugendliche Larve der Person (Astrolarve) ist bilateral, von Vermalierbau, das Reifethier dagegen (Astrozoon) radial, meistens pentaradial. Nerven-System des letzteren ein Schlundring mit 3—5 oder mehr Perradial-Stämmen. Ein eigenthümliches, aus dem Coelom entstandenes Ambulacral-System führt Wasser in den Körper und füllt hohle Tentakeln und locomotorische Füsschen.

V. Stamm: **Chordonia** (= *Chordata*), Chordathiere. Aus der Rückenwand des Darmrohrs entwickelt sich ein eigenthümlicher Axenstab (*Chorda*), welcher zwischen diesem und dem dorsalen Nervenrohr (Medullar-Rohr) liegt. Der vordere Darm-Abschnitt wird von Spalten durchbrochen (Kiemen-Darm). Der formenreiche monophyletische Stamm der Chordathiere spaltet sich schon an der Wurzel in zwei divergente Stämme von sehr verschiedenem Werthe: *Tunicaten* und *Vertebraten*. Bei den tief stehenden **Tunicata** (*Urochorda* oder Mantelthiere) bleibt die bilaterale Person ungegliedert und wird von einem eigenthümlichen Cellulose-Mantel (*Tunica*) umhüllt. Bei den hoch aufstrebenden **Vertebrata** dagegen (*Cephalochorda*) erfährt der Körper eine durchgreifende innere Gliederung (Metamerie der Muskeln, Nerven, Wirbel etc.)

(§§ 6 und 7 auf S. 10 und 11.)

§ 8. Phylogenetische Urkunden der Metazoen.

Die empirischen Urkunden, auf welchen wir das umfassende Hypothesen-Gebäude unserer Stammesgeschichte der Metazoen aufbauen, entnehmen wir in erster Linie drei mächtigen Erkenntniss-Gebieten:

§ 6. System der Metazoen.

Subregna der Metazoen	Typischer Stamm-Character	Typisches Nerven-System	Stämme oder Phylen:
<p>Erstes Unterreich:</p> <p>Coelentera, Niederthiere (<i>Coelenterata</i>) = Anaemaria, (<i>Acoelomia</i>). Metazoen ohne Leibeshöhle, ohne Blut, ohne After. (Zwei oder drei Keimblätter.)</p>	<p>1. Person ein Bläschen, nur aus den beiden primären Keimblättern gebildet</p> <p>2. Person monaxon, ohne Tentakeln und Nesselorgane, mit Hautporen</p> <p>3. Person radial, ohne Hautporen, ohne Nephridien, mit Tentakeln und Nesselorganen</p> <p>4. Person bilateral, mit Nephridien, oft mit Nesselorganen, ohne Hautporen</p>	<p>{ Ohne Nerven und Muskeln, ohne Hautporen und Nesselorgane.</p> <p>{ Ohne Nerven u. Muskeln, ohne Sinnesorgane und Nephridien.</p> <p>{ Nerven-System und Muskel-System radial, bald sehr einfach, bald hoch entwickelt.</p> <p>{ Nerven-System bilateral, ein Scheitelhirn und ein Paar Längsfäden.</p>	<p>{ 1. Gastraeades Stammthiere (= <i>Prometazoa</i>)</p> <p>{ 2. Spongiae Schwammthiere (= <i>Porifera</i>)</p> <p>{ 3. Cnidaria Nesselthiere (= <i>Acalephae</i>)</p> <p>{ 4. Platodes Plattenthiere (= <i>Plathelminthes</i>)</p>
<p>Zweites Unterreich:</p> <p>Coelomaria, Oberthiere (<i>Bilaterata</i>) = Bilateria (<i>Haemataria</i>). Metazoen mit Leibeshöhle, gewöhnlich auch mit Blut und mit After. (Meist vier secundäre Keimblätter: Zwischen Exoderm und Entoderm die beiden Blätter des Mesoderms, der Coelom-Taschen).</p>	<p>5. Person ungegliedert mit Hautmuskelschlauch, ohne die positiven Charactere der übrigen Stämme</p> <p>6. Person ungegliedert mit Dorsal-Mantel und Kalkschale, mit ventralem Podium</p> <p>7. Person mit äusserer Gliederung und cuticularem Hautskelet</p> <p>8. Person als Larve bilateral, später radial. Ambulacral-System. Dermal-Skelet im Corium</p> <p>9. Person ungegliedert mit Chorda und Kiemen-Darm. Ventral-Herz</p> <p>10. Person mit innerer Gliederung, mit Chorda und Kiemen-Darm. Ventral-Herz</p>	<p>{ Nerven-System bilateral, ein Scheitelhirn oder Schlundring, mit ein Paar Längsfäden.</p> <p>{ Nerven-System ein Schlundring und zwei Paar Längsstämme.</p> <p>{ Nerven-System ein gegliedertes Bauchmark mit Schlundring.</p> <p>{ Nerven-System ein radiales (meist fünfstrahliges) Sternmark, mit Mundring.</p> <p>{ Nerven-System ein dorsaler Hirnknoten (rückgebildetes Medullar-Rohr).</p> <p>{ Nerven-System ein gegliedertes dorsales Medullar-Rohr, meist in Gehirn und Rückenmark gesondert.</p>	<p>{ 5. Vermalia Wurmthiere (= <i>Helminthes</i>)</p> <p>{ 6. Mollusca Weichthiere (= <i>Malacozoa</i>)</p> <p>{ 7. Articulata Gliederthiere (= <i>Arthrozoa</i>)</p> <p>{ 8. Echinoderma Sternthiere (= <i>Astronia</i>)</p> <p>{ 9. Tunicata Mantelthiere (= <i>Urochorda</i>)</p> <p>{ 10. Vertebrata Wirbelthiere (= <i>Cephalochorda</i>)</p>

Palaeontologie, Ontogenie und Morphologie. Ausser diesen drei grossen Haupt-Urkunden des „*phylogenetischen Archives*“ können wir in zweiter Linie (— besonders bei der Erforschung kleinerer Gruppen —) auch Thatsachen anderer biologischer Gebiete benutzen, namentlich der *Chorologie* und *Oecologie* oder *Bionomie*. Die allgemeinen Grundsätze, nach welchen wir bei der Benutzung dieser Urkunden zu verfahren haben, sowie die empirischen und philosophischen Methoden, welche wir dabei anzuwenden haben, sind bereits im ersten Theile dieses Werkes auseinander gesetzt worden (vergl. insbesondere dessen erstes Kapitel: „Generelle Principien der Phylogenie“, §§ 2—15, ferner §§ 176—199, sowie im dritten Theile die Betrachtungen über die „Phylogenetischen Urkunden der Vertebraten“, §§ 17—150).

Indem wir uns hier auf die dort festgestellten Gesichtspunkte beziehen, wollen wir hier nur nochmals besonders hervorheben, dass für die Begründung einer „Systematischen Phylogenie“ von dauerndem Werthe die gleichmässige Berücksichtigung aller drei Urkunden die erste Vorbedingung ist. Nur wenn wir die empirischen Ergebnisse aller drei Archive beständig im Zusammenhange vor Augen behalten, wenn wir sie kritisch vergleichen und zur gegenseitigen Ergänzung benutzen, dürfen wir hoffen, befriedigende Einblicke in den geheimnissvollen Gang der Stammesgeschichte zu gewinnen. Leider sind im Reiche der *Metazoen*, ebenso wie im Reiche der Metaphyten, alle drei Archive reich an Lücken und Fehlerquellen. Niemals wird uns die Palaeontologie irgend Etwas sagen können über die grosse Mehrzahl der Metazoen, welche einst auf unserem Erdballe gelebt haben, über jene Hunderttausende von ausgestorbenen Thier-Arten, welche vor der cambrischen Zeit existirten, oder welche später lebten, aber wegen Mangels fester Skelettheile keine Spur hinterlassen konnten. Niemals wird uns die Ontogenie irgend eine unmittelbare Kunde von der individuellen Entwicklung, von den Larven und Metamorphosen aller jener ausgestorbenen Arten geben. Niemals wird die vergleichende Anatomie im Stande sein, uns den Körperbau derselben, die Zusammensetzung ihrer Weichtheile und Gewebe, vollständig zu demonstrieren. Aber durch umfassende Vergleichung der bekannten Thatsachen, durch kritische Analyse und philosophische Synthese derselben werden wir in den Stand gesetzt, die werthvollen Ergebnisse der drei grossen Archive zur gegenseitigen Ergänzung zu benutzen und ihre vielen Lücken theilweise auszufüllen. Hier öffnet sich in der Stammesgeschichte der Metazoen dem denkenden Beobachter ein ungeheures Forschungsgebiet voll der interessantesten und wichtigsten Aufgaben. Es genügt, darauf hinzuweisen, dass auch unser eigener menschlicher Organismus dem Reiche der Metazoen angehört, und dass

der Mensch, ebenso wie durch den anatomischen Körperbau und die embryonale Entwicklung, auch durch seine Stammesgeschichte sich als ein Glied des Vertebraten-Stammes erweist (vergl. Theil III, §§ 444—460).

Wenn heute noch viele Zoologen die Phylogenie als ein werthloses Hypothesen-Gebäude betrachten oder ihren Ergebnissen einen bleibenden Werth absprechen, so liegt dies nur theilweise an der modernen Zersplitterung der wissenschaftlichen Thierkunde, an der übermässigen Arbeitstheilung ihrer zahlreichen Zweige und dem bedauerlichen Mangel an philosophischer Vorbildung. Zum grösseren Theile liegt jene Unterschätzung der Stammesgeschichte an der einseitigen oder falschen Behandlung derselben; den meisten Palaeontologen sind die werthvollen Schätze der vergleichenden Anatomie und Ontogenie zu wenig bekannt, die meisten Embryologen ignoriren die Thatsachen der Palaeontologie und unterschätzen den Werth der vergleichenden Anatomie, aber auch unter den Anatomen und Systematikern ist die Mehrzahl nicht genügend vertraut mit den bedeutungsvollen Erfahrungen der Palaeontologie und Ontogenie. Es ist daher für die Fortschritte der systematischen Phylogenie unerlässlich, dass die Arbeiter auf diesem hochinteressanten Gebiete sich mit allen empirischen Hilfsmitteln desselben genau bekannt machen, und dass sie alle drei Urkunden gleichmässig und zusammenhängend kritisch verwerthen.

§ 9. Palaeontologie der Metazoen.

Versteinerte Ueberreste und Abdrücke von ausgestorbenen Thieren sind uns in allen Sediment-Gesteinen, vom Cambrium an bis zur Gegenwart, massenhaft erhalten; sie liefern unmittelbar den handgreiflichen Beweis, dass das Thierleben auf unserem Erdball sich seit vielen Millionen von Jahren höchst mannichfaltig entwickelt hat, und dass in den grösseren und kleineren Perioden dieser organischen Erdgeschichte viele verschiedene Formen-Gruppen nach einander auftreten. Indem die Descendenz-Theorie diesen historischen Formenwechsel durch langsame, ununterbrochene Umbildung oder Transformation erklärt, benutzt sie zugleich die Petrefacten als die wichtigsten „Denkmünzen der natürlichen Schöpfungsgeschichte“, als die zuverlässigsten empirischen Urkunden für die Construction der hypothetischen Stammesgeschichte und für die Unterscheidung ihrer einzelnen Abschnitte. Die fossilen *Metazoen* besitzen in dieser Beziehung eine weit höhere Bedeutung als die fossilen *Protisten* und *Metaphyten* (vergl. Theil I, §§ 3—5, 46, 177—179). Indessen darf auch in diesem Reiche der Organismen die Benutzung der positiven Daten, welche uns die

Palaeontologie in die Hand giebt (§ 10), immer nur mit stetem Hinblick auf die störenden negativen Lücken geschehen (§ 11), und mit möglichster Ergänzung der letzteren durch die Urkunden der vergleichenden Anatomie und Ontogenie. Unter dieser Voraussetzung werden wir durch kritische und denkende Verwerthung der *Palaeontologie* der Metazoen unmittelbar die sichersten und werthvollsten Aufschlüsse über den geheimnissvollen Gang ihrer *Phylogenie* erhalten; wir werden die hohe Bedeutung der ersteren für die letztere dabei ebenso wenig unterschätzen (gleich vielen Zoologen), als überschätzen (gleich vielen Geologen).

Als wir im ersten Theile dieses Werkes die „Generellen Principien der Phylogenie“ erörterten und dabei die „Zeitrechnung der Stammesgeschichte“ (§ 18) kritisch beleuchteten, unterschieden wir im „System der geologischen Formationen“ (§ 19) vier über einander liegende Geosysteme, und diesen entsprechend vier auf einander folgende „Zeitalter der organischen Erdgeschichte“ (§ 20—24). Indem wir die dort angenommene Eintheilung der geologischen Perioden und Formationen auch hier beibehalten, möchten wir noch besonders auf die allgemeine Charakteristik derselben verweisen, sowie auf die sehr verschiedene Länge der vier Zeitalter. Wir führten dort an (§ 20), dass nach neueren geologischen Schätzungen die durchschnittliche Mächtigkeit der vier grossen Schichten-Systeme ungefähr innerhalb folgender Grenzen schwankt:

IV. Caenolith-System :	1000— 1200 Meter
III. Mesolith-System :	3000— 5000 „
II. Palaeolith-System :	15000—20000 „
I. Archolith-System :	20000—33000 „
<hr/>	
Runde Summe ungefähr	: 40000—60000 Meter

Die beiden archozoischen Perioden (*Laurentische* und *Cambrische*) waren demnach länger als die vier palaeozoischen Perioden (*Silurische*, *Devonische*, *Carbonische*, *Permische*); diese letzteren zusammen hatten wiederum eine viel grössere Länge als die nachfolgenden drei mesozoischen Perioden (*Trias*, *Jura*, *Kreide*); viel kürzer dagegen waren die beiden jüngsten, caenozoischen Perioden (*Tertiäre* und *Quartäre*). Nun ergibt sich aber aus der allgemeinen Uebersicht der Metazoen-Entwicklung in diesen vier Haupt-Perioden, dass die Stammesgeschichte ihrer zehn Stämme innerhalb derselben sehr ungleichmässig verlief. In den ältesten Petrefacten-haltigen Sedimenten, welche wir bis jetzt kennen, in der Cambrischen Formation, finden sich nicht allein die niederen Coelenterien-Classen bereits vertreten (*Spongien* und *Cnidarien*), sondern auch

bereits verschiedene Stämme der höheren Coelomarien: die Vermalier durch *Brachiopoden*, die Articulaten durch Crustaceen (*Trilobiten*), die Echinodermen durch *Amphorideen* und *Cystoideen*; ja von den *Mollusken* treten sogar alle drei Hauptgruppen (Muscheln, Schnecken und Kracken) im Cambrium schon neben einander auf. Sowohl diese Cephalopoden, als jene Trilobiten gehören bereits zu den vollkommensten und höchst organisirten wirbellosen Thieren. Schon diese eine Thatsache beweist (neben vielen anderen), dass der Entstehung dieser Cambrischen Metazoen eine lange Reihe von niederen Ahnen-Formen vorausging, deren historische Entwicklung viele Hunderttausende, wenn nicht Millionen von Jahren in Anspruch annahm. Es ist daher durchaus unzulässig, wie es selbst noch in manchen der besten und neuesten palaeontologischen Lehrbücher geschieht, die Cambrischen Petrefacten als die ältesten Zeugen organischen Lebens zu betrachten, und z. B. von den *Trilobiten* zu sagen: „Sie gehören überhaupt zu den ersten Organismen, welche unseren Planeten bewohnt haben.“ Vielmehr liegen die fossilen Reste unzähliger älterer Organismen (*Protisten*, *Metaphyten* und *Metazoen*) in den mächtigen Schichten der Laurentischen Formation oder der „*archaischen Gruppe*“ begraben, welche oft (ganz unpassend!) als „*azoische*“ bezeichnet wird. Leider sind nur die Sediment-Schichten dieses „Urschiefer- und Gneiss-Systems“ durch Metalithose oder Gestein-Metamorphismus so sehr verändert worden, dass die Formen der darin enthaltenen „laurentischen Petrefacten“ nicht mehr zu erkennen sind.

§ 10. Positive Daten der Palaeozoologie.

Die zahlreichen versteinerten Reste und Abdrücke, welche uns die Metazoen von der cambrischen Zeit bis zur Gegenwart hinterlassen haben, besitzen einen sehr verschiedenen Werth für die Phylogenie. Wir können in dieser Beziehung drei Gruppen unterscheiden:

I. Höchst wichtig für die Stammes-Geschichte sind die massenhaft erhaltenen Petrefacten nur in drei von den zehn Stämmen der Metazoen, nämlich 1) den *Mollusken*, 2) den *Echinodermen* und 3) den *Vertebraten* (von den Fischen aufwärts bis zum Menschen). II. Zahlreiche und gut erhaltene fossile Reste, aber von geringerer oder gar keiner Bedeutung für die Erkenntniss der Phylogenie, haben uns ausserdem drei andere Stämme hinterlassen, nämlich: 1) die *Spongien*, 2) die *Cnidarien* (Hydropolyphen, Korallen) und 3) die *Articulaten* (besonders die Crustaceen). III. Von den vier übrigen Stämmen ist nur ein Theil der Vermalier (die *Bryozoen* und *Brachiopoden*) durch sehr zahlreiche Versteinerungen bekannt, welche jedoch auch

keinen besonderen Werth für deren Stammesgeschichte besitzen; die grosse Mehrzahl der Vermalien bestand aus weichen und skeletlosen Thieren, die keine fossilen Reste hinterlassen konnten, und dasselbe gilt für die drei Stämme der *Gastraeaden*, *Platoden* und *Tunicaten*.

Hieraus geht hervor, dass die grosse Mehrzahl der Thiere, welche seit Jahr-Millionen auf unserem Erdballe gelebt haben, keine fossilen Urkunden oder auch nur Spuren ihrer Existenz hinterlassen hat. Aber auch die positiven Daten, welche uns die bekannten Petrefacten der Minderzahl liefern, besitzen für deren Stammesgeschichte einen sehr ungleichen Werth; in dieser Beziehung sind folgende Unterschiede hervorzuheben: 1) Die fossilen Spongien sind zwar zahlreich und gut conservirt, geben aber keine wichtigen Aufschlüsse über die Organisation dieser niedersten Coelenterien, welche wir als „*Gastraea-Cormen*“ auffassen (vergl. § 32). — 2) Die versteinerten Cnidarien haben nur in einer Classe dieses formenreichen Stammes ein bedeutendes historisches Interesse, in der Classe der Korallen; die palaeozoischen Vertreter derselben (Tabulaten, Tetracorallen) sind wesentlich verschieden von den mesozoischen Epigonen (Hexacorallen etc.); auch unter diesen lässt sich die historische Umbildung der Formen-Reihen theilweise verfolgen. Bei den übrigen fossilen Cnidarien (Hydropolyphen) ist dies nicht der Fall. — 3) Die wohl erhaltenen Kalkschalen der *Bryozoen* und *Brachiopoden*, der einzigen versteinerten Glieder des Vermalien-Stammes, sind zwar in palaeozoischen und mesozoischen Formationen massenhaft und durch mehrere Tausend Arten vertreten; sie sind auch von hohem geologischen Interesse, geben aber über die Organisation und Geschichte dieser Thiere wenig Auskunft. — 4) Die Versteinerungen von Articulaten, die wir kennen (wenige *Anneliden*, zahlreiche *Crustaceen* und *Tracheaten*), bilden jedenfalls nur einen kleinen Bruchtheil von der ungeheuren Arten-Zahl dieses formenreichsten Stammes; sie sind aber theilweise von hohem phylogenetischen Interesse, besonders die Aspidonien (*Trilobiten* und *Merostomen*), auch die palaeozoischen und mesozoischen Insecten. — 5) Die fossilen Mollusken besitzen unter allen Versteinerungen die grösste Wichtigkeit für die Geologie, da sich Tausende von Arten wohlerhalten in allen Petrefacten-führenden Sedimenten, vom Cambrium bis zur Gegenwart finden; viele derselben dienen als wichtige „Leitmuscheln“ zur Charakteristik der einzelnen Schichten, indem sie eine ausgedehnte horizontale, aber nur beschränkte verticale Verbreitung besitzen. Dies gilt von allen drei Hauptgruppen der Weichthiere, von den Muscheln (*Conchades*), den Schnecken (*Cochlides*) und den Kracken (*Teuthodes*). Viel geringer ist der Werth der fossilen Mollusken-Schalen für die Phylogenie dieses Stammes; denn erstens ist deren äussere Form oft nicht

characteristisch für den inneren Körperbau und die systematische Stellung, und zweitens treten alle drei Hauptgruppen schon im Cambrium neben einander auf; ihre Entstehungsgeschichte fällt also in die praecambrische Zeit. — 6) Die versteinerten Echinodermen dagegen, welche ebenfalls sehr zahlreich in allen Sediment-Gebirgen vom Cambrium an sich finden, sind von höchster Wichtigkeit für die Phylogenie dieses Stammes; denn ihr vortrefflich erhaltenes Dermal-Skelet giebt uns unmittelbar die wichtigsten Aufschlüsse über ihre innere Organisation und systematische Verwandtschaft; auch sind von den acht Classen dieses Stammes die drei ältesten (Amphorideen, Cystoideen, Blastoideen) nur aus palaeozoischen Schichten bekannt. — 7) Noch wichtiger endlich, und die bedeutungsvollsten aller Versteinerungen, sind die fossilen Vertebraten (vergl. Theil III, §§ 18—21).

§ 11. Negative Lücken der Palaeozoologie.

Die bedauerliche Unvollständigkeit der palaeontologischen Urkunden, welche deren Werth für die Phylogenie so bedeutend herabsetzt, ist im Reiche der Metazoen durch dieselben biologischen und geologischen Ursachen bedingt, wie sie auch für alle übrigen Organismen gelten; wir haben dieselben bereits im Allgemeinen betrachtet, als wir die „Generellen Principien der Phylogenie“ erörterten (Theil I, § 5). Für die verschiedenen Gruppen der Metazoen ist hier noch Folgendes zu bemerken. Gar keine Versteinerungen haben uns drei von den zehn Stämmen der Metazoen hinterlassen, nämlich 1) die *Gastreaeden*, 2) die *Platoden* und 3) die *Tunicaten*; alle Angehörigen dieser drei Phylen haben einen weichen Körper und schliessen keine festen, der Versteinerung fähigen Skelet-Gebilde ein. Dasselbe gilt aber auch von vielen Gruppen der sieben übrigen Thier-Stämme, nämlich: 1) unter den Spongiern die zahlreichen Formen ohne Mineral-Skelet (*Malthosa*); — 2) unter den Cnidarien viele zarte *Hydropolypen* und *Korallen* ohne Mineral-Skelet, ferner die *Medusen*, sämmtliche *Siphonophoren* und *Ctenophoren* (— von einzelnen Medusen haben sich ausnahmsweise Abdrücke im lithographischen Jura-Schiefer erhalten —); — 3) unter den Vermalien alle Classen, mit nur zwei Ausnahmen: *Bryozoen* und *Brachiopoden*; — 4) unter den Mollusken alle skeletlosen Formen, die „Nacktschnecken“ und die nackten Cephalopoden; — 5) unter den Articulaten die grosse Mehrzahl der *Anneliden*, viele kleine und zarthäutige *Crustaceen*, die grosse Mehrzahl der *Tracheaten* (Onychophoren, Myriapoden, Arachniden, Insecten); bei den landbewohnenden und luftathmenden Tracheaten, deren Arten-Zahl diejenige aller anderen Metazoen übertrifft, war schon durch die Lebensweise

meistens die Möglichkeit der Versteinerung ausgeschlossen, abgesehen von der geringen Grösse und zarten Beschaffenheit des Körpers; — 6) unter den Echinodermen die meisten *Holothurien*, sowie die cambrische Stammgruppe dieses Phylon, die weichhäutigen *Eocystiden*; — 7) unter den Vertebraten alle *Acranier* und *Cyclostomen*, sowie von den Fischen die ältesten *Selachier*.

Schon aus dieser kurzen Uebersicht der Hauptgruppen ergibt sich die zweifellose Thatsache, dass die grosse Mehrzahl der ausgestorbenen Thier-Arten keine fossilen Reste hinterlassen hat; aber auch von der Minderzahl, deren Körper feste Skelettheile besass und an sich der Versteinerung fähig war, blieben viele Arten (— wahrscheinlich die meisten! —) nicht erhalten, aus den geologischen und biologischen Gründen, die wir früher bereits erörtert haben (Theil I, §§ 3—5, 177—179, Theil III, §§ 18—21). Besonders ist noch hervorzuheben, dass uns die zahllosen Jugendformen, Embryonen und Larven der ausgestorbenen Metazoen wegen ihrer zarten Consistenz fast niemals fossil erhalten bleiben konnten; diese empfindliche Lücke ist um so mehr zu bedauern, als deren Kenntniss für die Phylogenie von höchstem Werthe sein würde.

(§ 12 auf S. 19.)

§ 13. Ontogenie der Metazoen.

Die Ontogenie oder individuelle Entwicklungsgeschichte besitzt bei allen Metazoen einen unschätzbaren Werth für die Erkenntniss ihrer Phylogenie, — und zwar ganz besonders für diejenigen frühesten Stufen der historischen Entwicklung, über welche uns die Palaeontologie, der Natur der Sache nach, keinerlei Auskunft geben kann. Dies gilt in erster Linie von denjenigen Anfangs-Stadien der individuellen oder biontischen Entwicklung, welche wir unter dem Begriff der *Gastrulation* zusammenfassen („Eifurchung und Keimblätter-Bildung“). Die principielle Uebereinstimmung sämmtlicher Metazoen in diesem ersten Hauptabschnitte der Ontogenese, bis zur Ausbildung der *Gastrula*, ist eine phylogenetische Thatsache ersten Ranges; sie lässt sich am einfachsten durch die *monophyletische* Auffassung dieses Reiches erklären, durch die Annahme einer Abstammung aller Metazoen von einer ursprünglichen gemeinsamen Stammform: *Gastraea*.

Von nicht geringerer Bedeutung ist aber auch weiterhin die Kenntniss der nachfolgenden Keimformen, welche sich aus der *Gastrula* zunächst entwickeln, seien es frei lebende Larven, oder seien es *Embryonen*, welche innerhalb der Eihüllen oder des mütterlichen

§ 12. Historische Succession der Metazoen.

Thier-Stämme	Eozoa	Archozoa	Palaeozoa	Mesozoa	Caenozoa	Nynozoa
	Laurent.	Cambr.	Si. Dv. Cb. Pm.	Tr. Ju. Cr.	Ec. Mc. Plc.	Praesentia
1. Gastraeades						
1 A. Gastremaria	○	○	○	○	○	
1 B. Cyemaria	○	○	○	○	○	
2. Spongiae						
2 A. Malthosa	○	○	○	○	○	
2 B. Silicosa	○					
2 C. Calcarosa	0	?				
3. Cnidaria						
3 A. Hydrozoa	○					
3 B. Scyphozoa	0	0				
4. Platodes						
4 A. Platodaria	○	○	○	○	○	
4 B. Platodinia	0	0	?	○	○	
5. Vermalia						
5 A. Rotatoria	○	○	○	○	○	
5 B. Strongylaria	?	?	○	○	○	
5 C. Prosopygia	?					
5 D. Frontonia	?	○	○	○	○	
6. Mollusca						
6 A. Cochlides	?					
6 B. Conchades	?					
6 C. Teuthodes	?					
7. Articulata						
7 A. Annelida	0					
7 B. Crustacea	0					
7 C. Tracheata	0	0				
8. Echinoderma						
8 A. Monorchonia	?					
8 B. Pentorchonia	0	?				
9. Tunicata						
9 A. Copelata	0	○	○	○	○	
9 B. Acopeta	0	?	?	○	○	
10. Vertebrata						
10 A. Acrania	0	○	○	○	○	
10 B. Craniota	0	0				

Körpers sich ausbilden. Sowohl die eigentliche *Embryologie*, welche die Umbildung der Embryonen, als die *Metamorphologie*, welche die Verwandlung der Larven verfolgt, werden in den verschiedenen Stämmen der Metazoen zu phylogenetischen Urkunden ersten Ranges. Dasselbe gilt auch von dem Generationswechsel (*Metagenesis*), welcher besonders in den niederen Stämmen der Metazoen so mannichfaltige und merkwürdige Erscheinungen darbietet; er wirft oft noch hellere Streiflichter in das Dunkel der Stammesgeschichte, als die *Hypogenesis* (oder die sogenannte „directe Entwicklung“), welche in den höheren Stämmen überwiegt. So hoch wir aber auch, gestützt auf das biogenetische Grundgesetz, im Allgemeinen den phylogenetischen Werth aller dieser ontogenetischen Erscheinungen anschlagen dürfen, so müssen wir doch jenes Gesetz stets mit scharfer Kritik anwenden und beständig im Sinne behalten, dass dasselbe zwei verschiedene Seiten hat, eine cenogenetische und eine palingenetische. Nur die palingenetischen Prozesse, welche durch zähe Vererbung in der Kette der Generationen sich bis heute getreu erhalten haben, liefern uns unmittelbar die wichtigsten Aufschlüsse über entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der Ahnen; dies ist aber nicht oder nur in beschränktem Maasse der Fall bei den cenogenetischen Processen, bei jenen „secundären Erscheinungen“ in der Keimesgeschichte, welche durch Anpassung der Embryonen oder Larven an die besonderen Bedingungen der Keimes-Entwicklung bewirkt worden sind (vergl. Theil I, §§ 6—8, 180—183; Theil III, §§ 22—38).

§ 14. Palingenetische Gastrulation.

Als ursprüngliche Bildungsstufen sämmtlicher Metazoen, welche in den empirisch erkannten Erscheinungen ihrer Ontogenese uns noch heute einen Auszug oder eine „Recapitulation“ von entsprechenden Vorgängen ihrer hypothetischen Phylogenese geben, betrachten wir vor Allem die Thatsachen der primordialen Gastrulation oder der ursprünglichen „archiblastischen Eifurchung“; sie erscheinen in vollkommen reiner und typischer Form noch heute bei manchen niederen Metazoen, welche kleine Eier ohne besonderen Nahrungsdotter besitzen, so z. B. bei pelagischen Medusen, Chaetognathen, Echinodermen, Tunicaten, unter den Vertebraten nur bei Amphioxus. Wir unterscheiden folgende Hauptstufen: I. Cytula oder Stammzelle (— sogenannte „erste Furchungszelle oder befruchtete Eizelle“ —), eine einfache kugelige Zelle mit Kern, das Product der Befruchtung oder geschlechtlichen Zeugung (Copulation von mütterlicher Eizelle und väterlicher Spermazelle). II. Morula oder Maulbeerkeim; durch wiederholte

regelmässige Zweitheilung sind aus der einfachen Cytula 2, 4, 8, 16, 32 Zellen u. s. w. (in geometrischer Progression) hervorgegangen; das Ergebniss ist die Bildung eines kugeligen, dichten Keimes von der Form einer Maulbeere oder Brombeere, zusammengesetzt aus lauter gleichartigen, kugeligen oder polyedrischen Zellen. III. Blastula oder *Blastosphaera* (Blasenkeim oder Keimblase, *Vesicula blastodermica*); im Inneren der Morula sammelt sich Gallerte oder Flüssigkeit an, während die Zellen derselben sämmtlich an die Oberfläche treten und sich in eine einfache zusammenhängende Schicht ordnen; der innere, mit Gallerte oder Wasser erfüllte Raum der Hohlkugel ist die „Keimhöhle“ oder Furchungshöhle (*Blastocoel*); die einfache Zellschicht, welche die Wand der Hohlkugel bildet, ist die Keimhaut oder das „Urkeimblatt“, *Blastoderma*. Diese wichtige Keimstufe ist morphologisch gleich den Sphaeral-Coenobien von Protisten (*Volvocina, Halosphaera, Catallacta, Ophrydia*; vergl. Theil I, S. 59). IV. Depula oder Becherkeim (*Gastrula invaginata*). Die Hohlkugel der Blastula verwandelt sich in eine Halbkugel oder einen glockenförmigen Körper, indem an einer Stelle ihrer Oberfläche eine grubenförmige Vertiefung entsteht; indem diese Grube tiefer wird, bildet sie die Anlage des Urdarms; gleichzeitig wird dadurch die ursprüngliche Keimhöhle der Blastula reducirt, doch können beide Höhlen neben einander bestehen bleiben (so z. B. bei vielen Echinodermen-Keimen). V. Gastrula oder Becherkeim (Darmlarve); die Einstülpung des Urdarms, welche bei der Depula noch nicht vollständig war, wird complet, so dass die ursprüngliche Keimhöhle (*Blastocoel*) ganz verschwindet. Zugleich differenzieren sich die beiden Theile des Blastoderms, die nunmehr ohne Zwischenraum an einander liegen: der innere, eingestülpte Theil wird zum inneren oder vegetalen Keimblatt (*Entoderm, Endoblast* oder *Hypoblast*, Darmblatt); der äussere, nicht eingestülpte Theil wird zum äusseren oder animalen Keimblatt (*Exoderm, Ectoblast* oder *Epiblast*, Hautblatt). Der Hohlraum des becherförmigen oder eiförmigen Körpers, welchen diese beiden primären Keimblätter umschliessen, ist nunmehr der Urdarm (*Progaster* oder *Archenteron*); seine Oeffnung ist der Urmund (*Prostoma* oder *Blastoporus*). Die näheren Verhältnisse dieser bedeutungsvollen *Gastrulation* sind im III. Theile näher besprochen (§§ 22—28), und ausführlicher im 8. und 9. Vortrage unserer Anthropogenie (1891). Ebendasselbst haben wir auch die phylogenetische Bedeutung dieser ontogenetischen Thatsachen eingehend gewürdigt. Die *Cytula* recapitulirt den einzelligen Urzustand der ältesten Metazoen-Ahnen (Protozoen); die *Morula* den einfachsten vielzelligen Zustand, ein solides Coenobium von Protozoen; die *Blastula* den wichtigen Zustand des schwimmenden Coenobiums von Hohlkugel-Form (*Volvox*,

Magosphaera); die *Gastrula* endlich jenen bedeutungsvollen „zwei-blätterigen“ Zustand des Thierkörpers, mit welchem die einfachste Bildungsstufe des wahren *Metazoon* erreicht ist. Von dieser sind nur wenig verschieden die einfachsten Formen der niedersten Metazoen-Classen, welche noch heute existiren: *Rhopalura* unter den *Gastraeaden*, *Olynthus* unter den *Spongien*; *Protohydra*, *Haleremita* und *Hydra* unter den *Cnidarien*. Die *Gastrula* ist die höchste und letzte Bildungsstufe auf dem Wege der Ontogenese, welche sämtlichen Metazoen gemeinsam zukommt. Sobald die Umbildung derselben zu einer weiteren Keimform beginnt, scheiden sich die Wege der biontischen Entwicklung in den verschiedenen Stämmen.

§ 15. Cenogenetische Gastrulation.

Die ursprüngliche Form der Gastrulation, welche wir vorstehend geschildert und in ihrer hohen phylogenetischen Bedeutung erklärt haben, findet sich ganz rein nur bei wenigen Metazoen heute noch vor. Bei der grossen Mehrzahl derselben ist sie im Laufe der Zeit mehr oder weniger abgeändert worden, bei vielen Thieren so sehr, dass es schwer hält, ihre einzelnen Hauptstufen wieder zu erkennen und die wesentliche Identität des Vorganges nachzuweisen. Dennoch haben wir in unseren „Studien zur *Gastraea*-Theorie“ den Nachweis führen können, dass aus dem befruchteten Ei aller Metazoen (ohne Ausnahme) eine wahre *Gastrula* entsteht, dass die beiden sie zusammensetzenden, primären Keimblätter überall homolog sind, und dass auch der Process der Gastrulabildung selbst (— durch Invagination der Blastula —) ursprünglich überall derselbe gewesen ist (vergl. Theil III, §§ 22—32).

Die bedeutenden und mannichfaltigen cenogenetischen Veränderungen, welche die Gastrulation im Laufe vieler Jahr-Millionen allmählig erlitten hat, sind zum weitaus grössten Theile durch Anpassung an veränderte Ernährungs-Bedingungen des Embryo bewirkt, der sich aus dem befruchteten Ei entwickelt. Die wichtigste Rolle spielt dabei die verschiedenartige Ausbildung eines Nahrungsdotters (*Tropholecithus*, *Vitellus nutritivus*, *Deutoplasma*). Dieses leblose Gebilde, eine passive Emulsion von Fett und Eiweisskörpern, dient lediglich als Proviant oder Nahrungs-Vorrath für den Embryo; dieser selbst entwickelt sich nur aus dem lebendigen *Protoplasma* der Eizelle, aus dem Bildungsdotter (*Morpholecithus*, *Vitellus formativus*, *Ovoplasma*). Ist der Nahrungsdotter gleichmässig im Cytoplasma der Eizelle vertheilt oder nur in geringer Menge einseitig angesammelt, so bleibt die Eifurchung oder die wiederholte Theilung der Cytula vollständig und total; die Eier sind ganzfurchend oder holoblastisch. Wenn da-

gegen die Masse des trägen Nahrungsdotters so gross wird, dass das active Cytoplasma bei der Theilung denselben nicht mehr zu durchdringen vermag, so bleibt er ungetheilt liegen und wird erst allmählig aufgezehrt; die Eier sind dann theilfurchend oder meroblastisch; wesentliche Verschiedenheiten zeigen die letzteren dann insofern, als der Nahrungsdotter bald im Inneren des Bildungsdotters liegt (*Centrolecithale* Eier), bald an einem Pole seiner Axe (*Telolecithale* Eier).

Als die drei Hauptformen der cenogenetischen Gastrulation haben wir (1875) die *inäquale*, *discoïdale* und *superficiale* unterschieden. Von diesen schliesst sich die inäquale Eifurchung, deren Product die Amphiblastula ist, unmittelbar an die ursprüngliche palingenetische Form der äqualen (oder primordialen) an; beide stimmen darin überein, dass die Eifurchung total oder holoblastisch ist. Während aber bei den *archiblastischen* Eiern die Producte der äqualen Furchung, die Blastomeren oder Segmentellen, sämmtlich Zellen von gleicher Grösse und Form sind, treten bei den *amphiblastischen* Eiern früher oder später auffallende Unterschiede darin hervor. Die Producte dieser inäqualen Furchung sondern sich frühzeitig in zwei Hauptgruppen: eine grössere Zahl von kleineren Furchungszellen, ohne Nahrungsdotter: Micromeren (oder animale Furchungszellen), und eine kleinere Zahl von grösseren Segmentellen, mit Nahrungsdotter: Macromeren (oder vegetale Furchungszellen); erstere bilden das äussere oder animale Keimblatt, letztere das innere oder vegetale Keimblatt. Wenn die letzteren sehr gross werden und eine voluminöse Masse bilden, wird diese scheinbar von der flach gewölbten Kappe der Micromeren umwachsen; die *Invagination* der Blastula erscheint dann unter dem Bilde der *Epibolie*. Der Gegensatz beider Keimhälften, der animalen und vegetalen Hemisphäre, welcher bei der palingenetischen *Archigastrula* erst während der Invagination sich geltend macht, kann bei der cenogenetischen *Amphigastrula* so weit zurückverlegt werden, dass die Cytula schon beim Beginne der Eifurchung in zwei ungleiche Zellen zerfällt, eine kleine Micromere (die Mutterzelle des Exoderms) und eine grosse Macromere (die Mutterzelle des Entoderms); so z. B. bei manchen Vermalien. In anderen Fällen erfolgt die Differenzirung der beiderlei Blastomeren auf dem Stadium von 4 Zellen (viele Amphibien und Mollusken), von 8 Zellen (Platoden, Vermalien, Mollusken), von 16 Zellen (einzelne Cnidarien und Vermalien), von 32 Zellen (Geryoniden). Im letzten Falle findet scheinbar eine ganz andere Keimbildung statt, die sogenannte *Delamination* der Keimblätter; an der kugeligen Blastula, deren einschichtiges Blastoderm aus 32 gleichen Furchungszellen besteht, spaltet sich jede dieser Segmentellen in eine äussere Micromere und eine innere Macromere; indessen

ist der Nachweis gelungen, dass auch die Entstehung dieser eigenthümlichen *Coeloplanula* von Geryonia auf den ursprünglichen Process der Invagination sich zurückführen lässt.

Die discoidale Eifurchung, deren Product die typische Discogastrula oder „Keimscheibe“ (*Blastodiscus*) ist, lässt sich unmittelbar von der inäqualen Furchung ableiten. Wenn die Masse des Nahrungsdotters an dem einen (vegetalen) Pole der Ei-Axe so gross wird, dass die Kraft des sich theilenden Bildungsdotters nicht mehr zu seiner Spaltung ausreicht, bleibt der ungetheilte Rest desselben als ungefurchter Nahrungsdotter liegen und wird allmählich aufgezehrt. Am entgegengesetzten (animalen) Pole breitet sich dann die Gastrula scheibenförmig aus. Unter den wirbellosen Metazoen kommt diese Form der Discogastrula nur selten zur Ausbildung, so bei den Cephalopoden und einzelnen grösseren Thieren höherer Stämme (Articulaten). Sehr verbreitet ist sie dagegen bei den Wirbelthieren (Fischen, Sauropsiden, Monotremen); hier lässt sich nicht nur klar der Nachweis führen, wie die discoidale Gastrulation aus der inäqualen, und diese wieder aus der äqualen Eifurchung hervorgegangen ist; sondern es lässt sich auch zeigen, wie durch veränderte Bedingungen der Keimung der Nahrungsdotter wieder rückgebildet werden und die partielle (discoidale) Segmentation in die totale (inäquale) zurück verwandelt werden kann (*Epigastrula* der Säugethiere, vergl. Theil III, § 28).

Die superficiale Eifurchung, deren Product die Perigastrula ist, besteht in der partiellen Furchung von *centrolecithalen* Eiern. Nachdem der centrale Eikern mit der umgebenden Portion des Bildungsdotters durch wiederholte äquale Theilung in mehrere (8—16) Bastomeren zerfallen ist, wandern diese centrifugal in die Rindenschicht ein und vermehren sich hier weiter in dem Bildungsdotter, welcher die Masse des Nahrungsdotters blasenförmig umschliesst. Erst nachdem ringsum das Blastoderm vollständig gebildet ist, erfolgt auch hier die Invagination des Urdarms. Dieser eigenthümliche oberflächliche Modus der Gastrulation ist fast ausschliesslich auf die höheren *Articulaten* beschränkt (Crustaceen und Tracheaten); selten scheint er auch bei einzelnen Thieren anderer wirbelloser Stämme vorzukommen.

Nachdem es gelungen ist, die zahlreichen, scheinbar sehr verschiedenen Keimungsformen der Metazoen auf die angeführten vier Hauptformen der Gastrulation und diese wieder auf die eine, gemeinsame Urform der archiblastischen Keimung (— *Archigastrula* —) zurückzuführen, kann die Homologie der beiden primären Keimblätter, *Exoderm* und *Entoderm*, bei sämtlichen Metazoen als festgestellt gelten. Die weitere Entwicklung derselben schlägt aber dann in den verschiedenen Stämmen der Metazoen sehr divergente Wege ein.

§ 16. Synopsis der Gastrulations-Moden.

Zwei Hauptmoden der Eifurchung	Vier Moden der Eifurchung	Vier Hauptformen der Gastrula	Gruppen der Metazoen
<p>I. Totale Eifurchung <i>Ovula holoblasta.</i> Product: Hologastrula.</p> <p>Eier klein oder mittelgross, mit geringer Menge von Nahrungsdotter, welcher bei der Furchung vollständig mit getheilt wird. (— Kein getrennter „Bildungsdotter“ —)</p>	<p>1. Primordiale Gastrulation <i>Ovula archiblasta, alecithalia.</i> Totale äquale Eifurchung. Dotter gleichmässig vertheilt</p>	<p>1. Archigastrula Glocken-Gastrula Furchungs-Product eine gewölbte „Keimglocke“, deren Wand zwei einfache Zellschichten bilden</p>	<p>a) <i>Gastracaden</i> b) Aeltere <i>Spongien</i> c) Viele <i>Cnidarien</i> d) Viele <i>Vermalien</i> e) Die meisten <i>Echinodermen</i> f) Viele <i>Tunicaten</i> g) <i>Acranier</i></p>
	<p>2. Inäquale Gastrulation <i>Ovula amphiblasta, telolecithalia.</i> Totale inäquale Eifurchung. Dotter am einen Pole angehäuft</p>	<p>2. Amphigastrula Hauben-Gastrula. Furchungs-Product eine gewölbte „Keimhaube“, deren beide Zellschichten sich schon frühzeitig und stark differenziren</p>	<p>a) Die meist. <i>Spongien</i> b) Viele <i>Cnidarien</i> c) Viele <i>Platoden</i> d) Viele <i>Vermalien</i> e) Die meist. <i>Mollusken</i> f) Niedere <i>Articulaten</i> g) Manche <i>Echinodermen</i> h) Viele <i>Tunicaten</i> i) <i>Cyclostomen, Ganoïden, Amphibien, Placentalien</i></p>
<p>II. Partielle Eifurchung. <i>Ovula meroblasta.</i> Product: Merogastrula.</p> <p>Eier sehr gross, mit voluminösem Nahrungsdotter, welcher bei der Furchung nicht ganz getheilt wird. (— Daher ein separater „Bildungsdotter“ —)</p>	<p>3. Discoidale Gastrulation. <i>Ovula discoblasta, telolecithalia.</i> Partielle, scheibenartige Eifurchung. Dotter polständig</p>	<p>3. Discogastrula Scheiben-Gastrula. Furchungs-Product eine flache „Keimscheibe“ (Blastodiscus), an einem Pole der Ei-Axe; am anderen Pole der Nahrungsdotter</p>	<p>a) Die meisten <i>Cephalopoden</i> b) Einige <i>Articulaten</i> c) Die meisten <i>Fische</i>, alle <i>Sauropsiden</i>, die <i>Monotremen</i></p>
	<p>4. Superficiale Gastrulation <i>Ovula periblasta, centrolecithalia.</i> Partielle, periphere Eifurchung. Dotter mittelständig</p>	<p>4. Perigastrula Blasen-Gastrula Furchungs-Product eine geschlossene „Keimblase“, deren Blastoderm die ungefurchte Dottermasse rings umschliesst</p>	<p>a) Einige <i>Vermalien</i> und <i>Anneliden</i> (?) b) Die meisten <i>Arthropoden</i> (sowohl <i>Crustaceen</i> als <i>Tracheaten</i>).</p>

§ 17. Morphologie der Metazoen.

Seitdem die vergleichende Anatomie der Thiere im Anfange unseres Jahrhunderts zum Range einer selbständigen Wissenschaft erhoben und durch die ältere Typen-Theorie (1812) zur Grundlage des „Natürlichen Systems“ geworden war, hat dieselbe mit glänzendem Erfolge an der Aufgabe gearbeitet, die unendliche Mannichfaltigkeit der einzelnen Thierformen auf allgemeine Bildungsgesetze zurückzuführen. Zunächst war das Bestreben der meisten Morphologen im Sinne der vitalistischen Teleologie darauf gerichtet, in der Organisation der einzelnen Typen verschiedene Baupläne nachzuweisen, während Andere die Einheit der Organisation im ganzen Thierreiche begründen oder einen gemeinsamen Bauplan für Alle erkennen wollten. Der Widerstreit der Meinungen hierüber konnte erst gelöst werden, nachdem die Descendenz-Theorie (1859) neu begründet und damit die ideale „Formverwandtschaft“ der Metazoen als ihre wahre „Blutsverwandtschaft“ nachgewiesen war. Die Homologie der Organe oder die *morphologische* Uebereinstimmung erklärte sich nunmehr als die natürliche Folge der Vererbung von einer gemeinsamen Ahnenform; die Analogie der Bildung hingegen, oder die *physiologische* Aehnlichkeit, als die Wirkung der Anpassung an die gleichen Lebensbedingungen. Indem wir Vererbung und Anpassung als physiologische Functionen der Organismen erkannten, trat an die Stelle der dualistischen *Teleologie* die monistische *Mechanik*; die übernatürlichen „Zweck-Ursachen“ oder *Causae finales* der älteren Morphologie wurden jetzt durch natürliche „Werk-Ursachen“ ersetzt, durch *Causae efficientes*.

Der gewaltige Aufschwung, welchen die moderne Morphologie in Folge dieser fundamentalen Reform seit dreissig Jahren genommen, hat dieselbe zum Range der wichtigsten phylogenetischen Urkunde erhoben. Die innige Beziehung, welche wir in unserer „Generellen Morphologie“ (1866) zwischen der vergleichenden Anatomie und Ontogenie, wie auch der Palaeontologie herzustellen versuchten, hat sich als äusserst fruchtbar erwiesen. Insbesondere konnten wir die morphologischen Grundlagen des natürlichen Systems wesentlich verbessern, nachdem wir in der Gastraea-Theorie (1872) das Mittel gefunden hatten, die scharf gesonderten „Typen“ der Metazoen in naturgemässer Weise zu verknüpfen und Alle auf die gemeinsame Stammform der Gastraea zurückzuführen. Der monophyletische Stammbaum der Metazoen, den wir damals errichteten, ist in dem vorliegenden Werke weiter ausgeführt (vergl. §§ 2—7).

Als wir die „Generellen Principien der Phylogenie“ im ersten Theile dieses Werkes erörterten und auf die Morphologie der Metaphyten anwendeten, haben wir bereits die allgemeine Bedeutung der morphologischen Urkunden und ihre innigen Wechsel-Beziehungen zu den anderen Urkunden, der Ontogenie und Palaeontologie, hervorgehoben (Theil I, §§ 9—17, 184—199). Auch haben wir daselbst auf den hohen Werth hingewiesen, welchen für die systematische Phylogenie die Divergenz und Convergenz der Formen besitzt, die physiologische Arbeitstheilung (*Ergonomie*) und die eng damit verknüpfte Formspaltung (*Polymorphismus*), ferner der Arbeitswechsel (oder „Functionswechsel“, *Metergie*). Nicht minder haben wir daselbst (§ 280) die fundamentale Bedeutung betont, welche für die naturgemässe mechanische Auffassung der Stammesgeschichte die cumulative und functionelle Anpassung besitzt, sowie die überall wirksame, unzertrennlich damit verbundene progressive Vererbung (oder die „Vererbung erworbener Eigenschaften“; vergl. auch Theil III, §§ 39—41, ferner § 448). Da wir ausserdem bei der Systematischen Phylogenie jedes einzelnen Stammes der Metazoen die morphologische Urkunde als wichtigste Erkenntniss-Quelle zu verwerthen haben, verzichten wir hier auf eine weitere Erörterung derselben und beschränken uns auf eine kurze Beleuchtung der beiden wichtigsten Aufgaben der allgemeinen Anatomie, der Lehre von der Individualität und von der Grundform.

§ 18. Individualität der Metazoen.

Als actuelles Bion, d. h. als geschlechtsreifer und vollkommen ausgebildeter Vertreter der *Species*, tritt uns die grosse Mehrzahl der Metazoen in einer bestimmt organisirten Form entgegen, die wir als Person bezeichnen. Die einfachste und älteste Form der Person ist jener typische, einaxige und aus zwei einfachen Keimblättern zusammengesetzte Organismus, welchen wir ontogenetisch als *Gastrula*, phylogenetisch als *Gastraea* bezeichnen. Indem aus den beiden einfachen Zellenschichten ihres Körpers durch Umbildung und Arbeitstheilung die verschiedensten Organe hervorgehen, und indem diese polymorphen Körpertheile sich nach bestimmten Grundformen ordnen, entsteht eine unbegrenzte Mannichfaltigkeit der Personen-Form. Doch lassen sich, mit Rücksicht auf die Axen-Differenzirung und die später eintretende Gliederung des Körpers, vier Hauptstufen in der Ausbildung der Thier-Person unterscheiden: I. die monaxone Person (*Gastraea*, *Olynthus*); II. die stauraxone Person (A. regulär-pyramidal: *Medusa*, *Omphyma*; B. amphitect-pyramidal: *Ctenophora*, viele *Anthozoa*); III. die centropiane inarticulate Person (A. amphi-

pleurisch: *Echinoderma*, B. dipleurisch: *Platodes*, *Mollusca*, *Tunicata*); IV. die dipleure (oder bilateral-symmetrische) gegliederte Person (mit äusserer Gliederung: *Articulata*; mit innerer Gliederung: *Vertebrata*).

Wenn der morphologische Begriff der Person im Allgemeinen das „einfache Individuum“ der Metazoen umfasst, so kann ihr als „zusammengesetztes Individuum“ jene höhere Einheit gegenübergestellt werden, die wir als Stock oder *Cormus* bezeichnen („Thier-Colonie“). Der Stock ist stets aus mehreren Personen (oft aus Tausenden) zusammengesetzt, welche bald in engerer, bald in weiterer organischer Verbindung stehen; er entsteht gewöhnlich durch ungeschlechtliche Vermehrung (Sprossung, Theilung) einer ursprünglichen Person; seltener durch Verwachsung oder Conrescenz von mehreren, ursprünglich getrennten Personen. *Cormosis* oder Stockbildung kommt niemals vor in den vier höheren Thierstämmen der *Mollusken*, *Echinodermen*, *Articulaten* und *Vertebraten*; sie erscheint um so häufiger und mannichfaltiger in den niederen Phylen der Metazoen. Mit Bezugnahme auf die vier, vorstehend unterschiedenen Hauptstufen der Personbildung können wir auch die mannichfaltigen Stockbildungen auf vier Hauptstufen zurückführen: I. Spongocoen-Cormen (Spongien-Stöcke, zusammengesetzt aus monaxonen Personen, den Olynthen oder Geisselkammern); II. Hydrocoen-Cormen (Hydropolyphen-Stöcke, gebildet aus stauraxonen Personen); III. Siphocoen-Cormen (Stöcke der Siphonophoren und vieler Korallen, zusammengesetzt aus centroplanen amphipleuren Personen); IV. Bryocoen-Cormen (Stöcke der Bryozoen und Tunicaten, zusammengesetzt aus dipleuren oder bilateral-symmetrischen Personen).

Die mannichfaltige Gestaltung und Differenzirung der Cormen bietet bei den niederen *Metazoen* (besonders Siphonophoren, Korallen und anderen Cnidarien) ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den höheren *Metaphyten* (besonders den phanerogamen Cormophyten). Indem sich an grösseren Stöcken besondere Personen-Gruppen sondern, entstehen Stöckchen oder Cormidien, so besonders bei *Siphonophoren* und *Synascidien* (vergl. Theil I, § 187). Indem ferner die physiologische Arbeitstheilung (*Ergonomie*) eine weitgehende Formspaltung (*Polymorphismus*) der associirten Personen bedingt, und indem dann wieder der ganze Stock stärker centralisirt wird, entsteht die höhere Einheit des polymorphen oder politischen *Cormus*. Bei den frei beweglichen höheren Thieren (besonders den höchst entwickelten *Articulaten* und *Vertebraten*) tritt an die Stelle der Cormose die Staatenbildung; das materielle Band der Verdauungs-Gemeinschaft (welches bei den stockbildenden *Cormozoen* durch die communicirenden Darmhöhlungen

hergestellt wird), erscheint bei den *Politozoen*, den staatbildenden Thieren, durch das ideelle Band der Interessen-Gemeinschaft ersetzt. Die Vergleichung dieser Associationen der höheren Metazoen mit denjenigen des Menschen ist von höchster Bedeutung für die Sociologie.

Die verwickelten Erscheinungen, welche uns die Tectologie und Sociologie der Metazoen in den zahlreichen verschiedenen Bildungsstufen ihrer Individualität vor Augen führt, können nur dann richtig verstanden werden, wenn man erstens scharf unterscheidet zwischen den Bionten (= *physiologischen Individuen*) und den Morphonten (= *morphologischen Individuen*); zweitens zwischen den actuellen und virtuellen Bionten, und drittens zwischen den Morphonten verschiedener Ordnung (Zelle, Zellverein, Person, Stock). Da wir bei den einzelnen Stämmen die Verhältnisse ihrer Individualität noch besonders betrachten wollen, begnügen wir uns hier mit dem Hinweis auf die nachstehende Uebersicht der Hauptstufen (§ 19, S. 30).

§ 20. Grundformen der Metazoen.

(Strahlthiere und Keilthiere.)

Die geometrischen Grundformen, welche durch die Symmetrie-Verhältnisse in der Zahl und Lagerung der Organe bestimmt werden, zeigen im Reiche der Metazoen kaum weniger Mannichfaltigkeit, als wir im Protistenreiche und im Pflanzenreiche realisirt antreffen (vergl. Theil I, §§ 50–55 und §§ 188–192). Allerdings wird gewöhnlich angegeben, dass die actuelle Person (oder das „eigentliche Individuum“) der Metazoen nur in zwei verschiedenen Grundformen erscheine, in der „*radiären* und *bilateralen* Architectonik“; die meisten niederen Thiere seien Strahlthiere (*Radiata* oder *Actinota*), die meisten höheren dagegen Keilthiere (*Bilaterata* oder *Sphenota*), Genauere Untersuchung der geometrischen Promorphen, ihrer Axen und Pole, lehrt jedoch bald, dass in diesen beiden Hauptgruppen der Grundformen eine Anzahl von sehr verschiedenen tektonischen Bildungen zu unterscheiden ist. Noch viel grösser aber wird die Zahl und Mannichfaltigkeit derselben, wenn wir nicht bloss die Grundform der einzelnen Personen ins Auge fassen, sondern auch diejenigen der Cormen, welche sich aus vielen Personen zusammensetzen, sowie der Organe und der Zellen, aus welchen sich der Körper der Person aufbaut. Alle Gestalten, welche sich in diesen morphologischen Individuen verschiedener Ordnung realisirt finden, lassen sich schliesslich auf jene vier Hauptgruppen der Grundformen zurückführen, welche wir bereits im ersten Theile dieses Werkes nach mathematischen Principien unterschieden und bestimmt characterisirt haben (vergl.

§ 19. Individualitäts-Stufen der Metazoen.

Acht Stufen	Character	Noten	Classen
I. Stufe: Monaxone Person, Typus: <i>Gastraea</i>	I. Körper eiförmig, mit einer Hauptaxe und zwei verschie- denen Polen	Querschnitt der mon- axonen Person kreisrund	<i>Gastraeades</i> , Einfachste Spongien (<i>Olynthus</i>).
II. Stufe: Stauraxone Person, Typus: <i>Medusa</i>	II A. Grundform reg- ulär pyramidal II B. Grundform am- phitheet pyramidal	Querschnitt ein Qua- drat, Hexagon oder Octagon Querschnitt ein Rhombus	Die meisten <i>Medusen</i> , die regulären <i>Mono-</i> <i>corallen</i> und <i>Polypen</i> . <i>Otenophoren</i> , viele <i>Korallen</i> .
III. Stufe: Centroplane unge- gliederte Person, Typus: <i>Sagitta</i>	III A. Grundform am- phipleurisch III B. Grundform zygopleurisch oder dipleurisch	Combination von Ra- dial-Structur und Bilateral-Bau Nur ein Antimeren- Paar	Viele <i>Korallen</i> , fast alle <i>Echinodermen</i> . <i>Platoden</i> , viele <i>Hel-</i> <i>minthen</i> , alle <i>Mollus-</i> <i>ken</i> , <i>Tunicaten</i> .
IV. Stufe: Dipleure gegliederte Person, Typus: <i>Homo</i>	IV A. Grundform di- pleurisch, mit ex- terner Metamerie IV B. Grundform di- pleurisch, mit in- terner Metamerie	Aeussere Gliederung (im Haut-Skelet) Innere Gliederung (im Muskel-System)	Alle <i>Articulaten</i> . Alle <i>Vertebraten</i> .
V. Stufe: Spongocoen - Cormus, Typus: <i>Euspongia</i>	Stöcke von monaxonen Personen (der I. Stufe)	Stockbildung meist ganz irregulär, mit massigem Coenen- chym	Alle <i>Spongien</i> , mit einziger Ausnahme des <i>Olynthus</i> .
VI. Stufe: Hydrocoen-Cormus, Typus: <i>Campanaria</i>	Stöcke von staura- xonen Personen (der II. Stufe)	Stockbildung sehr mannichfaltig, mit oder ohne Polymor- phismus	Die meisten <i>Hydro-</i> <i>polypen</i> , einzelne <i>Me-</i> <i>dusen</i> , die <i>Discon-</i> <i>anthen</i> .
VII. Stufe: Siphocoen-Cormus, Typus: <i>Physalia</i>	Stöcke von centro- planen amphipleu- ren Personen (der Stufe III A.)	Stockbildung oft durch weitgehenden Polymorphismus der Personen ausge- zeichnet	Die meisten <i>Korallen</i> , die meisten <i>Sipho-</i> <i>nophoren</i> .
VIII. Stufe: Bryocoen-Cormus, Typus: <i>Flustra</i>	Stöcke von centro- planen dipleuren Personen (der Stufe III B.)	Stockbildung bei den Bryozoen oft mit Poly- morphismus, bei den <i>Tunicaten</i> mit Gene- rations-Wechsel ver- knüpft	Strobila der <i>Cestoden</i> , die meisten <i>Bryozoen</i> , alle socialen <i>Tuni-</i> <i>caten</i> .

die „Grundformen der Protisten“, in I. Theil, §§ 50—54, und besonders die „Synopsis der geometrischen Grundformen“, § 55). Hier können wir uns darauf beschränken, einige Beispiele davon anzuführen.

Erste Hauptgruppe der Grundformen: **Centrostigma** (*Homaxonia* und *Polyaxonia*); die geometrische Mitte des Körpers ist ein Punkt (*Stigma*); es lässt sich keine Hauptaxe unterscheiden. Diese absolut regulären Formen, Kugeln und endosphärische Polyeder, kommen unter den Metazoen niemals als Grundform der actuellen Person vor. Manche Thiere werden zwar als „kugelig“ beschrieben (*Tethya*, *Trochosphaera*, *Echinosphaera*, *Sphaerechinus* u. a.) — oder es wird als ideale Grundform die „Kugel“ angegeben (z. B. die „regulären Echinideen“); indessen bezieht sich dieser Vergleich nur auf die allgemeine äussere Erscheinung. Genauere Beobachtung der Zusammensetzung des Körpers lehrt alsbald, dass derselbe entweder radial oder bilateral gebaut ist. Dagegen erscheint die wirkliche Grundform der reinen Kugel nicht selten realisirt in potentiellen Individuen der Metazoen, in pelagischen Eizellen (z. B. von *Medusen*, *Sagitten*), und namentlich in der bedeutungsvollen Keimform der Blastula (§ 14). Diese schwimmende Hohlkugel, deren Wand eine einfache Zellschicht bildet, ist um so interessanter, als wir sie als palingenetische Recapitulation einer uralten Ahnen-Form aus dem Protisten-Reiche betrachten dürfen (Sphaeral-Coenobien von *Volvox*, *Magosphaera* etc., vergl. Theil I, § 51).

Zweite Hauptgruppe der Grundformen: **Centraxonia** (*Monaxonia* und *Stauraxonia*); die geometrische Mitte des Körpers ist eine gerade Linie (die *Hauptaxe*); es lässt sich aber keine Median-Ebene unterscheiden; mithin fehlt der Gegensatz von Rechts und Links, von Rücken und Bauch. Als zwei Abtheilungen der Centraxonien haben wir die Monaxonien (mit kreisrundem Querschnitt) und die Stauraxonien (mit elliptischem oder polygonalem Querschnitt) unterschieden; bei letzteren wird die Hauptaxe von einer bestimmten Zahl von transversalen Nebenaxen oder Kreuzaxen geschnitten, bei ersteren nicht (vergl. Theil I, §§ 52 und 190). Die einaxige Grundform (*Monaxonia*), und zwar die allopole Form (mit ungleichen Polen der Hauptaxe) finden wir verkörpert in der glockenförmigen Gastrula der meisten Metazoen, und schreiben sie dementsprechend auch deren gemeinsamer hypothetischer Stammform zu, der *Gastraea*. Aber auch der nächstverwandte *Olynthus*, die bedeutungsvolle Stammform der Spongien, zeigt dieselbe monaxone Grundform; und ebenso beurtheilen wir auch die „Geisselkammern“ der übrigen Schwammthiere, welche wir als *Olynthus-Cormen* auffassen (vergl. § 32). Sehr

häufig ist die Monaxon-Form ferner in den einzelnen Organen vieler Metazoen realisiert, und ebenso in vielen Zellen. Sowohl die *isopole* Cylindral-Form (Ellipsoid, Linse, Cylinder), als auch die *allopole* Conoidal-Form (Kegel, Eiform) sind in zahlreichen Organen und Zellen-Individuen verkörpert. Viel wichtiger ist jedoch die kreuz-axige Grundform (*Stauraxonia*); sie ist die Promorphe der actuellen Person in der grossen Mehrzahl der sogenannten „Strahlthiere“ (*Radiata* oder *Actinozoa*).

Dritte Hauptgruppe der Grundformen: **Centroplana** (*Amphipleura* und *Zygopleura*); die Zygomorphe oder *Zeugiten*-Form, oder die Bilateral-Form (im weiteren Sinne!): die geometrische Mitte des Körpers ist eine Ebene (*Planum medianum*) und diese wird bestimmt durch drei verschiedene, auf einander senkrechte Richtaxen oder Dimensiv-Axen (*Euthyni*). Von diesen ist die Hauptaxe oder Längsaxe ungleichpolig (der orale Pol vom aboralen verschieden), und ebenso auch die Sagittal-Axe oder Dicken-Axe (der dorsale Pol vom ventralen verschieden); dagegen ist die Frontal-Axe oder Transversal-Axe gleichpolig, der rechte Pol dem linken symmetrisch gleich. Die Sagittal-Ebene oder Median-Ebene, welche durch die principale und sagittale Axe gelegt wird, theilt jeden centroplanen Körper in zwei spiegelgleiche Hälften, die beiden Antimeren, rechte und linke Körperhälfte. Da die Last bei diesem Bilateral-Bau auf beide Hälften gleichmässig vertheilt wird, finden wir sie nicht nur in allen unseren künstlichen Transport-Mitteln (Wagen, Schiffen u. s. w.) realisiert, sondern auch bei der grossen Mehrzahl der actuellen, freibeweglichen Personen der Metazoen, und besonders den *Coelomarien*; sie ist die Promorphe der sogenannten „Keilthiere“ (*Bilaterata* oder *Sphenozoa*). Als zwei Haupt-Abtheilungen derselben unterscheiden wir die *Amphipleura* (*bilateral-radiale* Formen), und die *Zygopleura* (*bilateral-symmetrische* Formen); erstere sind vorherrschend bei den *Cnidarien* und *Echinodermen*, letztere bei den *Platoden* und der grossen Mehrzahl der *Coelomarien*. Die Person der *Amphipleuren* besteht aus mehreren, mindestens drei, Antimeren-Paaren und wird gleichzeitig durch eine Median-Ebene in rechte und linke Hälfte zerlegt. Die Person der *Zygopleuren* oder *Dipleuren* dagegen besteht nur aus einem Antimeren-Paar. Die wichtigsten Modificationen derselben, (— welche wir im vierten Buche unserer Generellen Morphologie ausführlich erörtert haben —) sind übersichtlich zusammengestellt in § 21 (vergl. auch Theil I, §§ 63, 191, Theil III, §§ 43—46).

Vierte Hauptgruppe der Grundformen: **Acentronia** (oder *Anaxonia*), absolut irreguläre Grundformen, ohne geometrische

Mitte des Körpers; weder ein Punkt, noch eine Axe, noch eine Ebene ist zu unterscheiden, zu welchen die verschiedenen Körpertheile eine bestimmte topographische Beziehung besitzen. Solche acentrische oder atypische Formen sind in den meisten Formen der Metazoen verkörpert, ebenso in vielen Organen und Zellen, aber niemals in den actuellen Personen (vergl. Theil I, §§ 54, 192).

(§ 21 auf S. 34.)

§ 22. Phylogenie der Metazoen-Organe.

Die Stammesgeschichte der Organe bietet uns im Reiche der Metazoen eine unendliche Fülle der verschiedensten und mannichfaltigsten Verhältnisse. Ausgehend von dem einfachen sackförmigen Urdarm der *Gastreaeden* und von den beiden einfachen Zellenschichten, welche dessen Wand bilden, erhebt sich die Differenzirung der Organe und Gewebe schon in dem niederen Subregnum der *Coelenterien* (— und besonders bei den *Cnidarien* —) zu einer ausserordentlichen Mannichfaltigkeit und Höhe der Organisation. Noch viel mehr ist dies in dem höheren Unterreiche der *Coelomarien* der Fall, wo drei wichtige, den *Coelenterien* noch ganz fehlende, neue Einrichtungen hinzutreten, das Coelom-System, das Blut-System und der After. Wollten wir hier den Versuch machen, auch nur in gedrängter Uebersicht eine zusammenhängende „Stammesgeschichte der Metazoen-Organe“ zu geben, so würde daraus ein „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie“ werden. Da dasselbe den Rahmen dieser „Systematischen Phylogenie“ weit überschreiten würde, und da wir ohnehin bei der Geschichte jedes einzelnen Stammes einen Blick auf die phyletische Entwicklung seiner einzelnen Organ-Systeme werfen müssen, beschränken wir uns hier auf die tabellarische Synopsis, welche in §§ 23 und 24 gegeben ist. Wir fügen zur Erläuterung derselben folgende kurze Bemerkungen über die einzelnen acht Organ-Systeme hinzu.

I. Das Decken-System (*Tegmentum* — Hautdecke oder *Integumentum* —) zeigt im Reiche der Metazoen eine aufsteigende Reihe von phyletischen Entwicklungs-Stufen: 1) Bei den *Coelenterien* eine einfache Zellenschicht (*Exoderm* oder „Aussen-Epithel“); ganz einfach bei den *Gastreaeden*, mit Poren bei den *Spongien*, mit Nesselzellen bei den *Coelenterien*; 2) zwei discrete, ontogenetisch verschiedene Decken bei den *Coelomarien*, eine äussere Oberhaut oder *Epidermis* (ectodermal) und eine darunter liegende Lederhaut oder *Corium* (mesodermal); dazu kommt häufig 3) eine oberflächliche Schutzhaut oder *Cuticula* (peridermal) als Ausscheidung der Epidermis; sie

§ 21. Grundformen der Personen.

Hauptgruppen	Gruppen	Untergruppen	Beispiele
<p>Erste Hauptgruppe: Radiata, „Strahlthiere“ Grundform eine reguläre oder amphithecete Pyramide, mit einer verticalen und allopolen Hauptaxe, zwei oder mehreren isopolen Kreuzaxen. = Actinomorpha [= Centraxonina allopola]</p> <p>Keine Median-Ebene. Keine Richtaxen. Kein Gegensatz von Rechts und Links, von Rücken und Bauch.</p>	<p>I. Gruppe: Actinota. Regulär-pyramidale Grundformen: Alle Kreuzaxen gleich, Parameren congruent</p> <p>II. Gruppe: Amphithecata. Zweischneidig-pyramidale Grundformen: Sagittale und transversale Kreuzaxen verschieden; Parameren nicht alle congruent</p>	<p>1. Tetractinota Regulär-vierstrahlige Formen</p> <p>2. Hexactinota Regulär-sechsstrahlige Formen</p> <p>3. Octactinota Regulär-achtstrahlige Formen</p> <p>4. Multactinota Regulär-vielstrahlige Formen</p> <p>1. Tetraphragma Zweischneidig-Vierstrahlige</p> <p>2. Hexaphragma Zweischneidig-Sechsstrahlige</p> <p>3. Octophragma Zweischneidig-Achtstrahlige</p>	<p>Die grosse Mehrzahl der Medusen, die regulären Tetracoralen</p> <p>Viele reguläre Hexacoralen, einzelne Medusen (Geryoniden)</p> <p>Die regulären Octocoralen und octoradialen Medusen</p> <p>Medusen mit zahlreichen Parameren (Aequoriden)</p> <p>Ctenophoren, Dissonemale Medusen</p> <p>Viele Hexacoralen (Flabellum und Amphiglyphen)</p> <p>Die meisten Octocoralen (Alcyonarien), viele Mesocoralen</p>
<p>Zweite Hauptgruppe: Bilaterata, „Keilthiere“ Grundform ein Keil oder Halbkeil (Hemisphen). = Zygomorpha [= Sphenota vel Zeugita, = Centroplana]</p> <p>Median-Ebene durch drei constante, auf einander senkrechte Richtaxen bestimmt; Gegensatz von Rechts und Links, von Rücken und Bauch.</p>	<p>III. Gruppe: Amphipleura: Bilateral-radiale Grundformen. Drei oder mehr Antimeren-Paare</p> <p>IV. Gruppe: Zygopleura Bilateral-symmetrische Grundformen (= Dipleura) Nur ein Antimeren-Paar</p>	<p>1. Triradiale (3) Amphipleuren</p> <p>2. Tetraradiale (4) Amphipleuren</p> <p>3. Pentaradiale (5) Amphipleuren</p> <p>4. Hexaradiale (6) Amphipleuren</p> <p>5. Octoradiale (8) Amphipleuren</p> <p>6. Multiradiale (x) Amphipleuren</p> <p>1. Perfect-Symmetrische Beide Antimeren spiegelgleich, (Eudipleura)</p> <p>2. Imperfect-Symmetrische Beide Antimeren äusserlich gleich, innerlich ungleich (Pardipleura)</p> <p>3. Asymmetrische Beide Antimeren äusserlich u. innerlich sehr ungleich (Dysdipleura)</p>	<p>Aeltere Echinodermen (Amphorideen und Cystoideen)</p> <p>Die Mehrzahl der Siphonophoren und Tetracoralen</p> <p>Die Mehrzahl der Echinodermen</p> <p>Die Mehrzahl der Hexacoralen</p> <p>Viele Mesocoralen</p> <p>Echinodermen mit zahlreichen, 7—40 Parameren</p> <p>Die grosse Mehrzahl der Coelomarien (besonders Articulaten)</p> <p>Viele Vermalien. Die Mehrzahl der Tunicaten und Vertebraten</p> <p>Die Mehrzahl der Gastropoden, viele Acephalen und Ascidien, Pleuronectiden.</p>

entwickelt sich zu äusseren Kalkschalen bei den *Mollusken* und einigen *Vermalien* (*Bryozoen*, *Brachiopoden*), zu einem „Chitin-Panzer“ bei den *Articulaten*, zu einem „Cellulose-Mantel“ bei den *Tunicaten*.

II. **Das Skelet-System** (*Skleradium*), der Complex von schützenden und stützenden Hartgebilden des Körpers, fehlt vollständig in drei Stämmen der Metazoen, bei den *Gastraeaden*, *Platoden* und *Tunicaten*; es fehlt ebenso den meisten *Vermalien* (— nur die *Bryozoen* und *Brachiopoden* ausgenommen —), sowie auch den älteren Gruppen der Spongien, Cnidarien, Articulaten und Vertebraten. Die mannichfaltigen Skelet-Bildungen der übrigen Gruppen können nach ihrer verschiedenen Entstehung in zwei Abtheilungen gebracht werden: 1) Cuticular-Skelete, äussere erhärtete Abscheidungen der Epidermis (hornige oder kalkige Periderm-Skelete der *Cnidarien* und der *Bryozoen*, Kalkschalen der *Brachiopoden* und *Mollusken*, Chitin-Panzer der *Articulaten*); 2) Mesenchym-Skelete oder Dermal-Skelete, Ablagerungen von Kalksalzen in das Bindegewebe des Mesoderms oder des Coriums (Spicula der *Spongien* und *Alcyonarien*, Kalk-Skelete der *Echinodermen* und *Vertebraten*). Eine ganz eigenthümliche innere Skelet-Bildung geht bei den Wirbelthieren von der entodermalen *Chorda* aus, einem Urdarm-Theile, welcher ausserdem nur bei den *Tunicaten* sich findet.

III. **Das Muskel-System** (*Muscularium*) fehlt als selbständiges Organ-System den beiden niedersten Stämmen, *Gastraeaden* und *Spongien*. Es erscheint auf verschiedenen Stufen der phyletischen Ausbildung in den Stämmen der *Cnidarien*, *Platoden* und *Vermalien*. Eine starke subdermale Musculatur ist in dem „Hautmuskelschlauch“ vieler *Vermalien* und aller *Mollusken* entwickelt, ursprünglich auch bei den *Echinodermen* (— stark bei den *Holothurien* —) und bei den *Tunicaten*. Die *Articulaten* zeichnen sich durch ein differenzirtes und stark gegliedertes Muskel-System aus, welches innen in den äusseren Chitin-Röhren der Körper-Glieder eingeschlossen ist; bei den *Vertebraten* schliesst dasselbe umgekehrt die festen inneren Skelet-Theile ein.

IV. **Das Nerven-System** (*Neuradium*) entwickelt sich als selbständiges Organ-System erst in Correlation mit differenzirten Sinnes-Organen und Muskeln, es fehlt daher noch den beiden niedersten Stämmen der Metazoen, den *Gastraeaden* und *Spongien*. Dagegen bieten die *Cnidarien* eine hoch interessante Stufenleiter in der allmählichen Ausbildung des Nerven-Systems, von den einfachsten Anfängen (Hydropolypen) bis zu hoch differenzirten Stufen (Hydromedusen). — Bei den bilateralen Metazoen finden wir auf den niedersten

Stufen nur einen einfachen Hirnknoten, ein suprapharyngales, in der Epidermis (oder unter derselben) gelegenes *Acroganglion* (Scheitelhirn, Uhirn, Cerebral-Ganglion); von ihm gehen meistens ein Paar laterale Nerven-Stämme aus (Platoden, Vermalien). Schon bei vielen *Vermalien* umwächst das Acral-Ganglion den Schlund und wird zum Schlundring (*Neurocircus*). Bei den *Mollusken* steht der Schlundring mit drei typischen Ganglien-Paaren in Verbindung, bei den *Articulaten* mit einem charakteristischen *Bauchmark*, bei den *Echinodermen* mit einem radialen (meist fünfstrahligen) *Sternmark*. Dagegen fehlt der Schlundring vollständig den beiden Stämmen der *Chordonien* (Tunicaten und Vertebraten); hier entwickelt sich ein eigenthümliches *Rückenmark* aus einer medianen Medullar-Rinne der Epidermis.

V. **Das Darm-System** (*Enterium*) bleibt bei allen Coelenterien im Wesentlichen als Urdarm bestehen (*Progaster* oder *Archenteron*), mit nur einer grösseren Oeffnung, dem Urmunde (*Prostoma* oder *Blastoporus*). Bei den *Gastracaden* behält der Urdarm seine ursprüngliche einfache Schlauchform bei; bei den *Spongien* wird er von zahlreichen, diesem Stamme eigenthümlichen Poren durchbrochen („Gastroporen der *Porifera*“). In den beiden Stämmen der *Cnidarien* und *Platoden* bleibt der Urdarm auf den niederen Stufen ganz einfach (*Hydra*, *Rhabdocoela*), während er auf den höheren Stufen durch Verästelung ein differenzirtes „*Gastrocanal-System*“ bildet. — Das Darm-System der Coelomarien erhebt sich über dasjenige ihrer Coelenterien-Ahnen durch zwei wichtige neue Erwerbungen, After und Coelom; doch geht der After bisweilen durch Rückbildung wieder verloren (selten auch der Mund). Der Darm-Canal der *Chordonien* (Tunicaten und Vertebraten) zeichnet sich wiederum durch zwei bedeutungsvolle neue Erwerbungen aus, Kiemenspalten im Schlunde und Chorda-Bildung; diese fehlen den vier übrigen Stämmen der Coelomarien, den Vermalien (— mit Ausnahme der Enteropneusten —), den Mollusken, Articulaten und Echinodermen.

VI. **Das Blut-System** (*Vasarium* oder *Haemarium*, Blutgefäss-System) fehlt noch vollständig den vier Stämmen der *Coelenterien*; es fehlt auch noch einem Theile der *Vermalien*, der Stammgruppe der Coelomarien. Bei einem anderen Theile derselben zeigen sich die Anfänge des Blut-Systems in einfachster Form, als communicirende Gewebe-Lücken oder *Lacunae* im Mesoderm, oder als contractile Canäle, in welchen sich die ernährende Blutflüssigkeit (aus dem Darne transsudirt) ansammelt. Es fehlt jedoch noch ein selbständiges Herz als contractiles Central-Organ des Kreislaufes (*Brachiopoden*, *Echinodermen*). Ein solches autonomes Herz findet sich nur bei vier von den

zehn Metazoen-Stämmen und zwar in charakteristisch entgegengesetzter Lage; die *Mollusken* und *Articulaten* besitzen ein Dorsal-Herz, oberhalb des Darmes, die ganz verschieden organisirten Chordonien (*Tunicaten* und *Vertebraten*) ein Ventral-Herz, unterhalb des Darmes).

VII. **Das Coelom-System** (*Coelomium*) fehlt vollständig den vier Stämmen der *Coelenterien*; jedoch haben Manche in deren bilateralem Stamme, in den *Platoden*, die paarigen Nephridien als Anfänge einer Leibeshöhle aufgefasst. Dagegen findet sich bei allen *Coelomarien* eine selbständige Leibeshöhle (*Coeloma*) als ein discreter, mit Lymphe gefüllter Hohlraum zwischen Darmwand und Leibeswand. Bei der grossen Mehrzahl der Coelomarien (— ursprünglich vielleicht bei allen? —) entsteht das Coelom auf eine und dieselbe Weise; es schnüren sich vom Darm ein paar laterale Säcke ab, die Coelom-Taschen; diese können entweder durch eine mediane Scheidewand (*Mesenterium*) getrennt bleiben oder zu einem einfachen grossen Hohlraum zusammenfliessen (*Enterocoel*, *Megacoel*). Wahrscheinlich sind alle Coelomarien ursprünglich solche „Enterocoelien“; zweifelhaft ist dies nur noch bei einem Theile der niedersten Vermalier (*Bryozoen*, *Rotatorien*). Bei den meisten Coelomarien öffnen sich die Coelom-Taschen (secundär) nach aussen, indem ein paar flimmernde (später drüsige) Canäle die Leibeswand durchbrechen: Urnieren oder Nephridien (— bei den *Echinodermen*: Hydrocoelien! —). Das phylogenetische Verhältniss dieser Nephridien zu den ähnlichen „Protonephridien“ der *Platoden* (und einiger niederen *Vermalien*-Classen) bedarf noch näherer Aufklärung.

VIII. **Das Genital-System** (*Gonarium* oder *Sexual-System*, Geschlechts-Organ). In den beiden niedersten Stämmen der *Coelenterien*, *Gastreaeden* und *Spongien*, fehlen noch selbständige Geschlechts-Organen; die Sexual-Zellen (Eizellen und Spermazellen) entwickeln sich hier einzeln (— selten gruppenweise vereinigt —) aus einzelnen Epitel-Zellen der beiden primären Keimblätter (durch „Arbeitswechsel“). Dasselbe ist auch noch der Fall bei den niedersten Gruppen der *Cnidarien* (Hydropolypen u. A.); dagegen localisiren sich bei den meisten Thieren dieses Stammes schon besondere Geschlechtsdrüsen (*Gonades*), in Gestalt von Taschen des Gastrocanal-Systems, oder von Verdickungen in dessen Wand. Bei den *Platoden* findet sich gewöhnlich schon eine stärkere Differenzirung der einzelnen Geschlechts-Organen. — Die *Coelomarien* unterscheiden sich von den *Coelenterien* wesentlich dadurch, dass die Gonaden-Entwicklung mit der Ausbildung der Leibeshöhle verknüpft wird. Nach unserer Auffassung sind bei

§ 23*). Phylogenie der animalen Organe.

I. Decken-System (<i>Tegmentum</i>)	II. Skelet-System (<i>Skleradium</i>)	III. Muskel-System (<i>Muscularium</i>)	IV. Nerven-System (<i>Neuradium</i>)
G. Einfaches Exoderm (Aeusseres Epitel)	G. fehlt	G. fehlt	G. fehlt
S. Einfaches Platten-Epithel der Oberfläche	S. Spicular-Skelet im connectiven Mesenchym	S. fehlt	S. fehlt
C. Exoderm mit Cnidoblasten	C. fehlt, oder Periderm (selten Mesenchym-Skelet)	C. in langer, phylogenetischer Stufenleiter!	C. in langer, phylogenetischer Stufenleiter!
P. Einfache Exoderm-Schicht, darunter oft Mesenchym	P. fehlt	P. subdermal (im Mesenchym)	P. Acroganglion (Cerebral-Knoten über dem Schlunde)
H. Einfache Epiderm-Schicht, Corium verschieden	H. fehlt meistens ganz (bisweilen Periderm)	H. subdermal, in Scala verschieden	H. Acroganglion oder Schlundring
M. Einfache Epiderm-Schicht, Corium dick	M. Cuticulare Kalkschale (ungegliedert)	M. subdermal („Hautmuskel-Schlauch“)	M. Schlundring und drei Paar Ganglien
A. Einfache Hypoderm-Schicht, Corium dünn	A. Cuticulare Chitin-Decke (gegliedert!)	A. in den Chitin-Röhren eingeschlossen (gegliedert)	A. Schlundring mit Bauchmark (gegliedert)
E. Einfache Exoderm-Schicht; Corium stark, mesenchymal	E. Kalkstücke im Corium, meist ein Platten-Panzer	E. aus der Wand der Coelom-Taschen, meist pentaradial	E. Schlundring mit Sternmark (meist pentaradial)
T. Cuticulare Cellulose-Tunica über der Epidermis	T. Chorda! (meist rückgebildet)	T. aus der Wand der Coelom-Taschen, ungegliedert	T. Rückenmark (meist reducirt) ungegliedert
V. Epidermis einfach oder geschichtet; Corium stark, mesodermal	V. Chorda! bei den Gnathostomen Wirbelsäule	V. aus der Wand der Coelom-Taschen, sehr entwickelt, metamer	V. Rückenmark (Medullar-Rohr) verlängert, segmentirt

*) NB. In dieser und der folgenden Tabelle sind die Namen der zehn Stämme durch die Anfangs-Buchstaben angedeutet: **G.** = *Gastreaeades*, **S.** = *Spongiae*, **C.** = *Cnidaria*,

§ 24*). Phylogenie der vegetalen Organe.

V. Darm-System (<i>Enterium</i>)	VI. Blut-System (<i>Vasarium</i>)	VII. Coelom-System (<i>Coelomium</i>)	VIII. Genital-System (<i>Gonarium</i>)
G. Einfaches Entoderm (Urdarm mit Urmund) Kein After	G. fehlt	G. fehlt	G. Sexual-Zellen einzeln im Epitel
S. Poröser Urdarm (Geißel-Kammern) Kein After	S. fehlt	S. fehlt	S. Sexual-Zellen einzeln im Mesenchym
C. Gastrocanal-System in langer phylogen. Stufenleiter!	C. fehlt	C. fehlt	C. Gonaden in der Wand des Gastrocanal-Systems
P. Urdarm mit Urmund (niemals After)	P. fehlt	P. fehlt	P. Gonaden ursprüng- lich ein Paar Darm-Anhänge
H. Gewöhnlich mit Mund und After	H. in phylogen. Stufenleiter! (oft fehlend)	H. einfach; meist ein Paar Nephridien	H. Gonaden ursprünglich ein Paar Darm-Anhänge
M. Stets mit Mund und After, mit Leber	M. stark entwickelt, mit Dorsal-Herz	M. einfach; ursprüng- lich mit ein Paar Nieren	M. Gonaden, meistens ein Paar (oft verwickelt)
A. Fast immer mit Mund und After (mit Drüsen)	A. verschieden ent- wickelt, mit Dorsal-Herz	A. ursprünglich meta- mere Coelom-Taschen und Nephridien	A. Gonaden ursprünglich metamer, später oft ein Paar
E. Ursprünglich mit Mund und After	E. lacunär, sehr ent- wickelt, ohne Herz	E. verwickelt, mit Ambulacral-System, ohne Nephridien	E. Gonaden anfangs ein Paar, später fünf Paare
T. Kiemendarm! mit Mund und After (— Chorda! —)	T. einfach, mit Ventral-Herz	T. einfach, meist reducirt (Nieren meist fehlend)	T. Gonaden nur ein Paar (oder ganz einfach)
V. Kiemendarm! mit Mund und After, mit Leber (— Chorda! —)	V. vollkommen ent- wickelt, mit Ventral-Herz	V. ursprünglich meta- mere Coelom-Taschen und Nephridien	V. Gonaden ursprünglich metamer, später ein Paar

P. = *Platodes*, H. = *Helminthes* (vel. *Vermalia*), M. = *Mollusca*, A. = *Articulata*, E. = *Echinoderma*, T. = *Tunicata*, V. = *Vertebrata*.

allen *Coelomarien* (— vielleicht mit Ausnahme eines Theils der niedersten *Vermalien?* —) die Gonaden ursprünglich ein Paar laterale Darmtaschen gewesen (— ähnlich wie sie es bei acraspeden und craspedoten Medusen noch heute sind —). Indem sich dieselben vom Darne frühzeitig ganz abschnürten und blasenförmig aufblähten, indem ferner die Production der Sexual-Zellen auf einzelne kleine Theile dieser beiden Coelom-Taschen localisirt wurde, entstand die bedeutungsvolle Differenzirung von *Coelom* und *Gonarium*.

§ 25. Phylogenie der Metazoen-Gewebe.

Die Gewebe der Metazoen zeigen uns in ähnlicher Weise wie ihre Organe eine lange Stufenleiter phyletischer Entwicklung. Entsprechend dem hohen Grade der Arbeitstheilung (*Ergonomie*), welche die socialen Zellen im Lauf vieler Jahr-Millionen durchgeführt haben, ist auch ihre Formspaltung (*Polymorphismus*) in mannichfaltigster Weise ausgebildet worden. Dennoch gelingt es leicht, alle verschiedenen Modificationen der Gewebe auf eine und dieselbe Stammform zurückzuführen, auf die einfachen Epitelien der beiden primären Keimblätter. Denn erstens lehrt uns noch heute die Ontogenie jedes höheren Metazoon, dass auch die höchst entwickelten und differenzirten Gewebe der Nerven, Muskeln, Sensillen u. s. w. ursprünglich aus den einfachen Epitel-Zellen der Keimblätter hervorgegangen sind; und zweitens existiren noch heute niederste Metazoen (Gastraeaden, Hydrozoen), deren Körper zeitlebens nur aus den Epitelien der beiden primären Blastophylle sich zusammensetzt. Auf Grund der Gastraea-Theorie ziehen wir daraus den Schluss, dass auch der entwickelte Organismus der ältesten Metazoen (*Gastremarien*) zeitlebens nur aus jenen beiden einfachen Epitel-Schichten bestand, welche uns noch heute im *Exoderm* und *Entoderm* jeder archiblastischen *Gastrula* entgegentreten. Die ontogenetische Entstehung dieser letzteren, durch Invagination der *Blastula* (§ 13), zeigt uns zugleich den Weg, auf welchem ursprünglich die beiden Blastophylle der *Gastraea* aus der einfachen Blastoderm-Wand einer Hohlkugel (*Blastaea*) entstanden sind.

Alle anderen Gewebe-Arten, welche ausser den Epitelien noch im Körper der Metazoen vorkommen, sind demnach *secundär* aus ersteren entstanden; wir können sie als Apotelien oder abgeleitete Gewebe den *primären* Epitelien gegenüberstellen. Unter den Apotelien unterscheiden wir als zwei Hauptgruppen das Mesenchym-Gewebe (mit Intercellar-Substanz) und das Neuromuskel-Gewebe (ohne Intercellar-Substanz); beide entstehen in wesentlich verschiedener Weise und besitzen sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung

einen sehr verschiedenen Werth. Das Mesenchym-Gewebe, aus welchem die Bindegewebe (*Connectiva*) und Blutgewebe (*Lymphoida*) hervorgehen, wird dadurch gebildet, dass einzelne isolirte Zellen (Mesocyten oder Mesenchym-Keime) aus dem Platten-Verbande von Epitelien austreten, Zwischen-Substanz zwischen sich ausscheiden und sich innerhalb derselben vermehren (daher auch „Secret-Gewebe“). Die Neuromuskel-Gewebe dagegen, aus welchen die verschiedenen Formen des Muskel-Gewebes und Nerven-Gewebes sich differenziren, entstehen dadurch, dass die Epitelien entweder durch Faltung oder durch Spaltung besondere Zellschichten bilden, in deren Verbände die Zellen durch Arbeitstheilung besondere animale Functionen übernehmen; sowohl die Muskeln als die Nerven entstehen dergestalt aus Epitelien, bald *ptychoblastisch* (durch Faltung), bald *schizoblastisch* (durch Spaltung). Will man die Classification der Gewebe bei den höheren Metazoen, den Coelomarien, auf Grund ihrer Ontogenese noch weiter führen, so kann man folgende Hauptgruppen unterscheiden:

A. Primäre Gewebe: **Epitelien**. 1) Exoderm (Hautdecken-Gewebe), 2) Entoderm (Darmdecken-Gewebe), 3) Mesoderm (Coelomdecken-Gewebe). B. Secundäre Gewebe: **Apotelien**. 1) Nerven-Gewebe, 2) Muskelgewebe, 3) Bindegewebe oder Connective; unter diesen: 3a) Stützgewebe (Skelet), 3b) Füllgewebe (Maltha), 3c) Blutgewebe (Lympe). (Vergl. unsere Anthropogenie, 1891, S. 784.)

Der allgemeine histologische Character der Metazoen zeigt zwei verschiedene Bildungs-Richtungen. Bei den niederen, conservativen Gruppen (— in den verschiedensten Stämmen! —) bleibt der ursprüngliche epiteliale Character der Gewebe rein erhalten; es wird wenig oder gar kein Mesenchym gebildet (so z. B. die Hydrozoen, Sagitta, Amphioxus). Bei den höheren, progressiven Gruppen hingegen wird reichliches Mesenchym gebildet und damit Gelegenheit zu stärkerer Differenzirung der Gewebe und Organe gegeben (so z. B. die Ctenophoren, Platen, Mollusken). Natürlich ist zwischen jenen Epitelarien und diesen Mesenchymarien keine scharfe Grenze zu ziehen; aber dennoch ist ihre Unterscheidung, zugleich mit Beziehung auf die Zahl der constituirenden Keimblätter, von phylogenetischem Interesse, wie die folgende Uebersicht zeigt (§ 26).

Die Zahl der epitelialen Keimblätter, aus welchen sich alle verschiedenen Gewebe der Metazoen entwickeln, ist verschieden in den beiden Hauptgruppen dieses Reiches. Die Coelenterien (§ 4) behalten zeitlebens entweder die beiden primären Keimblätter bei (*Diploblastica*), oder es entwickelt sich zwischen diesen beiden noch

§ 26. Keimblätter und Gewebe.

Zahl der Keimblätter	Epitelarien und Mesenchymarien	Hauptgruppen der Metazoen	Character-Gewebe
I. Diploblastica (= Diblasteria) Zweischichtige Thiere. ——— Kein Mesoderm. Zwischen beiden primären Keimblättern kein autonomes Mesenchym	I A. <i>Gastreaeades</i> (Epitelaria)	{ Stammgruppe der Metazoen	{ Beide Keimblätter ganz einfache Epitel-Schichten
	I B. <i>Spongiae</i> (Mesenchymaria)	{ Porifera (Gewebe-Bau ganz eigenartig)	{ Entoderm einfaches Geissel-Epitel; Exoderm in Connectiv verwandelt
	I C. <i>Cnidaria epitelaria</i>	{ <i>Hydrozoa</i> (Hydropolypti, Hydromedusae, Siphonophorae)	{ Apotelien behalten den Epitel-Character
	I D. <i>Platodes epitelares</i>	{ <i>Platodaria</i> (Hypothetisch im Cambrium)	{ Stammgruppe der Platoden
II. Triploblastica (= Triblasteria) Dreischichtige Thiere ——— Einfaches Mesoderm. Zwischen beiden primären Keimblättern entsteht ein autonomes Mesenchym	II A. <i>Cnidaria mesenchymaria</i> (Radiale Triblastica)	{ <i>Alcyonaria</i> <i>Scyphomedusae</i> <i>Otenophorae</i>	{ Mesenchym radial vertheilt, entsprechend der Radiaten-Grundform
	II B. <i>Platodes mesenchymares</i> (= <i>Platodinia</i>) Bilaterale Triblastica	{ <i>Turbellaria</i> <i>Trematoda</i> <i>Cestoda</i>	{ Mesenchym bilateral vertheilt, entsprechend der Sphenoten-Grundform
III. Tetrablastica (= Tetrablasteria) Vierschichtige Thiere = <i>Coelomaria</i> vel <i>Bilateria</i> . ——— Zweifaches Mesoderm. Zwischen beide primäre Keimblätter wachsen (als Ausstülpungen des Darmrohrs) ein paar Coelom-Taschen hinein, jede mit einem äusseren Parietal-Blatt und einem inneren Visceral-Blatt (— daher vier sekundäre Keimblätter —)	III A. <i>Tetrablastica epitelaria</i> Die Gewebe behalten ganz oder überwiegend den Epitel-Character (Mesenchym fehlt oder ist unbedeutend)	{ a) Vermalia (<i>epitelaria</i>) b) Articulata (<i>parva</i>) c) Tunicata (<i>planctonica</i>) d) Acrania (<i>Vertebrata archaica</i>)	{ Mesenchym fehlt Cuticulare Chitin-Panzer Cuticularer Cellulose-Mantel Amphioxus ohne Dermal-Skelet
	III B. <i>Tetrablastica mesenchymaria</i> Die Gewebe behalten nur zum Theile den ursprünglichen Epitel-Character; zum anderen Theile bilden sie ansehnliche Mesenchym-Massen (Connective)	{ a) Vermalia (<i>mesenchymaria</i>) b) Mollusca (<i>omnia</i>) c) Articulata (<i>magna</i>) d) Echinoderma (<i>omnia</i> !) e) Tunicata (<i>benthonica</i>) f) Craniota (<i>Vertebrata palaeica et recentia</i>)	{ Mesenchym gut entwickelt Cuticulare Kalkschalen Cuticulare Chitin-Panzer Dermales Kalk-Skelet im Corium Connectiver Cellulose-Mantel Dermales Kalk-Skelet im Corium, später auch in der Perichorda (Wirbelsäule)

ein drittes, mesenchymares Blatt (*Triploblastica*). Die Coelomarien dagegen (§ 5) unterscheiden sich durch den Besitz von vier secundären Keimblättern; sie sind *Tetrablastica*. Die beiden lateralen Coelomtaschen, welche zwischen inneres und äusseres Keimblatt hineinwachsen, liefern hier das mittlere Keimblatt (*Mesoderm*); sie legen sich mit ihrer äusseren Lamelle (*Parietal-Blatt*) an das Exoderm an, mit der inneren Lamelle (*Visceral-Blatt*) an das Entoderm. Die ersteren beiden bilden zusammen die Leibeswand, die letzteren beiden die Darmwand; beide Wände sind durch das Coelom getrennt. Auch die beiden Mittelblätter (*Coelotelia*) sind ursprünglich einfache Epitel-Schichten, ebenso wie die beiden Grenzblätter (*Metoria*). Sowohl die ersteren als die letzteren können secundär Apotelien verschiedener Art erzeugen.

§ 27. Erster Stamm der Metazoen:

Gastraeades. Urdarmthiere.

GEMEINSAME STAMMGRUPPE ALLER METAZOEN.

Coelenterien ohne Dermal-Poren, ohne Tentakeln, ohne Nessel-Organe. Grundform der Person monaxon.

Der Stamm der *Gastraeaden*, Stammthiere oder Urdarmthiere, bildet die gemeinsame Stammgruppe sämtlicher Metazoen und zugleich die connectente Uebergangsgruppe von den *Protozoen* zu den *Metazoen*. Allerdings sind die *Gastraeaden* in der Gegenwart nur noch durch sehr wenige und unansehnliche Lebensformen vertreten; aber diese besitzen das höchste phylogenetische Interesse. Denn sie bleiben zeitlebens auf jener ältesten und einfachsten Bildungsstufe der Metazoen-Organisation stehen, welche die *Gastrula* der palingenetischen Metazoen noch heute in ihrer Ontogenese vorübergehend darstellt. Auf Grund der *Gastraea*-Theorie haben wir (1872) gezeigt, dass die Homologie der *Gastrula* in allen Stämmen der Metazoen nur palingenetisch erklärt werden kann, durch die Annahme, dass diese typische zweiblättrige Keimform die erbliche Wiederholung einer entsprechenden uralten Stammform darstellt, der *Gastraea*. Wahrscheinlich existirten während der laurentischen Periode sehr zahlreiche und verschiedenartige Formen von *Gastraeaden*; aber wegen ihrer geringen Grösse und vielleicht auch wegen Mangels harter Skelettheile konnten sie uns keine fossilen Reste hinterlassen. Bei den ältesten und einfachsten *Gastraeaden* ist der frei bewegliche

Körper wahrscheinlich ein eiförmiges oder glockenförmiges Bläschen von wenigen Millimetern Durchmesser gewesen, wie bei der reinen Form der typischen *Archigastrula*; sein Querschnitt kreisrund, die Axe an beiden Polen verschieden, am Oral-Pol offen, am Aboral-Pol geschlossen. Die einzige Oeffnung des Bläschens oder Schlauches bildet der Urmund (*Prostoma* oder *Blastoporus*); er führt in die einfache eiförmige Urdarmhöhle (*Progaster* oder *Archenteron*); seine dünne Wand wird bloss durch zwei einfache Zellschichten gebildet, die beiden primären Keimblätter, Exoderm und Entoderm. Diese waren vermuthlich bei den ältesten Gastraeaden beide aus einer einfachen Schicht von gleichartigen Geisselzellen gebildet; später differenzirten sich beide mehr oder weniger; einzelne Zellen aus einer von beiden Schichten (— oder aus beiden? —) übernahmen die Function der Fortpflanzung, gingen sexuelle Arbeitstheilung ein und wurden zu Geschlechtszellen.

Vergleichen wir diese typischen Gastraeaden mit den drei übrigen Stämmen der Coelenterien, so unterscheiden sie sich von diesen wesentlich durch negative Merkmale; es fehlen ihnen die Dermal-Poren der *Spongien*, die Tentakeln und Nesselzellen der *Cnidarien*, die differenzirten Gewebe und Organe der *Platoden*. Dagegen ist sehr wichtig die Uebereinstimmung, welche einzelne noch heute lebende Gastraeaden mit einigen der primitivsten Formen der übrigen Coelenterien zeigen, mit *Olynthus* unter den Spongien, mit *Hydra*, *Protohydra* und *Halcremita* unter den Cnidarien.

Der Ursprung der Gastraeaden wird nach unserer Gastraea-Theorie durch die empirischen Processe der Gastrulation aufgeklärt, und zwar jener primären *palingenetischen* Form derselben, welche uns noch heute die uralten Epitelarien (§ 25) in verschiedenen Stämmen vor Augen führen: *Monoxenia* unter den Korallen, *Sagitta* unter den Vermalien, *Amphioxus* unter den Vertebraten. Ebenso wie bei diesen conservativen Urformen die *Gastrula* noch heute durch Invagination der *Blastula* entsteht, ebenso ist vor vielen Millionen von Jahren, während der laurentischen Periode, die erste *Gastraea* durch Invagination einer *Blastaea* entstanden, eines Sphaeral-Coenobiums von Protozoen, welches den heutigen Protisten-Vereinen der *Catallacta*, *Volvocina* u. s. w. ähnlich war.

Die Gastraeaden der Gegenwart haben wir (1876) auf drei Classen oder Ordnungen vertheilt: 1) die frei beweglichen Gastremarien (*Gastraea*, *Trichoplax*); 2) die parasitischen Cymarien (*Orthonectida*, *Dicyemida*); 3) die festsitzenden, Olynthus-ähnlichen Physemarien (*Prophysema*, *Gastrophysema*).

§ 28. Erste Ordnung der Gastraeaden:

Gastremaria.

Freischwimmende Gastraeaden mit einfachem Urdarm, der sich durch einen Urmund öffnet. Exoderm und Entoderm einschichtige Flimmer-Epitelien. Sexualzellen in einem dieser beiden Keimblätter entwickelt.

Die Ordnung (oder Classe) der Gastremarien (1876) bildet die gemeinsame Stammgruppe aller *Gastraeaden*, und somit auch aller *Metazoen*; sie umfasst jene ältesten und einfachsten Formen der gewebebildenden Thiere, aus welchen alle übrigen sich ohne Zwang ableiten lassen. Der Körper der *Gastraea*, als des hypothetischen Typus dieser ältesten Stammgruppe, hat nach unserer *Gastraea*-Theorie den einfachen Bau der *Archigastrolula*, des einfachsten primären Typus der *Gastrula*, besessen; er unterscheidet sich von dieser wesentlich nur durch die Entwicklung von Sexual-Zellen in einer der beiden Zellenschichten (oder in beiden). Demgemäss dürfen wir uns die typische ursprüngliche *Gastraea* als eine freischwimmende, einaxige (eiförmige, glockenförmige oder subcylindrische) Person vorstellen, deren Körperwand aus zwei einfachen, flimmernden Epitel-Schichten bestand, den beiden primären Keimblättern. Das äussere Hautblatt (*Exoderma*) vermittelte die Bewegung und Empfindung, das innere Darmblatt (*Entoderma*) die Ernährung und den Stoffwechsel. In einem dieser beiden Epitelien (oder in beiden) übernahmen einzelne Zellen die Function der Fortpflanzung und entwickelten sich zu Eizellen oder zu Spermazellen. Durch den Urmund (*Prostoma*) wurde Nahrung aufgenommen und im Urdarm (*Progaster*) verdaut. Aus dem befruchteten Ei dieser ältesten Gastraeaden entwickelte sich durch aequale Furchung eine typische *Archiblastula*, eine Hohlkugel, deren Wand aus einer einfachen Schicht von gleichartigen Geisselzellen bestand. Indem diese *Blastoderm*-Zellen sich in die animalen und vegetalen Arbeiten des Lebens theilten, differenzierte sich die animale Hemisphäre der *Blastula* (mit locomotorischen und sensiblen Zellen) von der vegetalen Hemisphäre (mit nutritiven und reproductiven Zellen). Die Verdauungs- und Zeugungs-Thätigkeit der letzteren wurde dadurch begünstigt, dass die Hohlkugel am vegetalen Pole eine Grube (Darm-Anlage) bildete; durch weitere Vertiefung derselben wurde die Einstülpung bewirkt, welche mit der vollständigen Ausbildung des Urdarms und der *Gastrula*-Form endigte. Wahrscheinlich haben viele von diesen primitiven, im Urmeere mittelst ihres Geissel-Epitels umherschwimmenden Gastremarien auch schon schützende

cuticulare Hüllen gebildet, ähnlich den leichten Schalen der pelagischen Infusorien (*Tintinnoiden* u. A.).

Als einen isolirten lebenden Ueberrest dieser uralten Gastremarien betrachten wir die merkwürdige Gruppe der Trichoplaciden (*Trichoplax*, *Treptoplax*). Diese kleinen Gastraeaden leben kriechend auf marinen Algen und erscheinen im entwickelten Ruhe-Zustande als flache kreisrunde Scheiben von wenigen (2—4) Millimetern Durchmesser, ohne alle äusseren Anhänge. Der weiche Körper besteht aus drei Zellschichten; die untere Schicht, welche die ebene Bauchfläche der Scheibe überzieht, besteht aus hohen cylindrischen Geisselzellen und ist nach unserer Ansicht das Entoderm; dagegen betrachten wir die obere Schicht, welche die flachgewölbte Rückenfläche bedeckt und aus platten (bei *Treptoplax* nicht flimmernden) Epitelzellen besteht, als Exoderm. Zwischen diesen beiden primären Keimblättern liegt eine dünne dritte Schicht, welche man entweder als Anlage eines primitiven Mesoderms ansehen oder mit dem Exoderm in ähnlicher Weise vereinigen kann, wie bei den Spongien. Diese Mittelschicht besteht bei *Treptoplax* aus grossen grobkörnigen Zellen, bei *Trichoplax* aus kleinen spindelförmigen Zellen, welche gallertige Zwischensubstanz ausgeschieden haben. Einige dieser „Mesoderm-Zellen“ (— rückgebildete Eizellen? —) umschliessen eine grosse „Glanzkuugel“ (Reserve-Stoff), andere (gelbliche Knollen) sind vielleicht rückgebildete Spermatoblasten (?). Sexuelle Fortpflanzung wurde bei den Trichoplaciden noch nicht beobachtet, wohl aber häufig Vermehrung durch wiederholte gleichmässige Zweitheilung (*Architomie*). Wir betrachten diese primitiven Metazoen als abgeplattete Gastremarien, deren verticale Axe stark verkürzt ist, die Urdarmhöhle flach ausgebreitet; der Rand der kreisrunden Scheibe (die beim Kriechen ihre Gestalt amöbenartig verändert) ist der Urmundrand (*Properistoma*). Wie die *Discogastrula* der Sauropsiden flach auf dem Nahrungsdotter aufliegt, so *Trichoplax* auf der Unterlage, auf welcher sie kriecht und von der sie ihre Nahrung aufnimmt.

§ 29. Zweite Ordnung der Gastraeaden:

Cyemaria (= Mesozoa).

Parasitische Gastraeaden ohne Urdarm-Höhle und ohne Urmund. Exoderm ein einschichtiges Flimmer-Epithel. Entoderm entweder ein solider, vielzelliger Strang (*Orthonectida*) oder eine einzige, sehr grosse, vielkernige Zelle (*Dicyemida*). Sexual-Zellen (oder Sporen) im Entoderm entwickelt.

Die Ordnung (oder Classe) der Cyemarien (1876) wird durch freibewegliche Gastreaeden gebildet, welche parasitisch im Inneren von niederen Seethieren (Würmern, Echinodermen und Mollusken) leben. Der wesentlichste Unterschied von den vorhergehenden *Gastremarien*, aus denen sie wahrscheinlich durch Anpassung an schmarotzende Lebensweise entstanden sind, besteht in der Abwesenheit der Magenhöhle und Mundöffnung; das Entoderm bildet entweder eine solide Zellenmasse (*Orthonectida*) oder eine einzige, sehr grosse, vielkernige Zelle (*Dicyemida*). Den Ueberzug dieses soliden (eiförmigen, spindelförmigen oder cylindrischen) *Entoderm*-Körpers bildet eine einfache Schicht von flimmernden *Exoderm*-Zellen; durch die Bewegungen ihrer langen Flimmerhaare schwimmen die kleinen, ciliaten Infusorien ähnlichen Parasiten in dem Körper ihrer Wirthiere umher. Im Entoderm werden Eizellen gebildet, welche eine reguläre Gastrulation eingehen.

Die Familie der *Orthonectiden* (*Rhopalura*), welche parasitisch in der Leibeshöhle von Helminthen und Echinodermen lebt, steht den *Gastremarien* näher und besitzt ein vielzelliges Entoderm (Urdarm mit rückgebildeter Höhlung und Mundöffnung); sie ist gonochoristisch, und aus den befruchteten Eiern entwickelt sich durch reguläre totale Furchung eine kugelige *Blastula*, darauf eine *Gastrula*.

Die Familie der *Dicyemiden* (*Dicyema*) lebt als Schmarotzer in den Nieren der Cephalopoden; sie ist weiter rückgebildet als die *Orthonectiden*; denn das Entoderm wird nur durch eine einzige, sehr grosse Zelle vertreten, die sich nicht mehr theilt. In dieser entstehen später Eizellen (oder parthenogenetische Keimzellen?).

Die Organisation der *Cyemarien* ist sehr verschieden beurtheilt worden: Einige hielten sie für Infusorien (*Opalina* ähnlich), Andere für Mesozoen (Mittelformen zwischen *Protozoen* und *Metazoen*), noch Andere für rückgebildete Platoden (*Trematoden*) oder Helminthen (*Rotatorien*). Nach unserer Auffassung sind die Cyemarien echte Gastreaeden, und zwar reducirte Parasiten, welche die Darmhöhle und Mundöffnung durch Anpassung an die veränderte Ernährungsweise verloren haben; sie verhalten sich zu ihren *Gastremarien* — Ahnen ähnlich, wie die *Cestoden* zu den *Turbellarien*.

§ 30. Dritte Ordnung der Gastreaeden:

Physemaria.

Festsitzende Gastreaeden mit einfachem Urdarm, der sich durch einen Urmund öffnet. Exoderm durch Verschmelzung der Epitelzellen ein Syncytium und

durch Aufnahme fremder Körper zugleich ein Pseudo-Skelet bildend. Entoderm ein einschichtiges Flimmer-Epithel. Sexualzellen im Entoderm entwickelt.

Die Ordnung (oder Classe) der Physemarien (1876) wird durch kleine, schlauchförmige Personen gebildet, welche auf dem Meeresboden festsitzen und die grösste Aehnlichkeit mit den einfachsten Formen der Spongien (*Olynthus*) besitzen; sie unterscheiden sich von diesen allein durch den Mangel der Dermal-Poren, der äusseren Hautporen, welche für die Schwammthiere ganz characteristisch sind. Im Uebrigen ist bei den typischen Physemarien (*Prophysema*, früher *Haliphysema*) die äussere Gestalt und der innere Körperbau der sessilen Person gleich denjenigen des einfachen *Olynthus* (besonders des *Ammolynthus*). Die dünne Wand des einfachen, spindelförmigen oder urnenförmigen Schlauches besteht aus zwei Zellschichten, den beiden primären Keimblättern. Die Zellen des Entoderms sind Geisselzellen, welche die characteristische Form der entodermalen „Kragenzellen“ der Spongien besitzen; sie kleiden die Urdarmhöhle aus, die sich am oberen Pol durch den Urmund öffnet. Die Zellen des Exoderms dagegen scheinen zu einem *Syncytium* verschmolzen oder durch Ausscheidung von Zwischen-Substanz zu einem *Connectiv* umgebildet zu sein, in welches Massen von Fremdkörpern aufgenommen und zu einem *Pseudo-skelet* zusammengekittet werden. Dasselbe besteht bei den abyssalen Formen aus den Bestandtheilen des Tiefsee-Schlammes (Kieselschalen der Radiolarien, Kalkschalen der Thalamophoren), bei den Küsten-Bewohnern aus Sand-Stückeln oder Spongien-Nadeln. Die befruchteten Eier (welche im Entoderm entstehen?) unterliegen einer regulären Gastrulation; durch totale äquale Furchung wird eine reguläre Hohlkugel (*Blastula*) gebildet, und durch Invagination von deren Wand eine typische *Archigastrula*. Diese verlässt später die Urdarmhöhle des Mutterthieres, schwimmt frei umher und scheint sich später (mit dem Aboral-Pole?) festzusetzen.

Da die *Physemarien* nicht allein in der äusseren Gestalt und Zusammensetzung, sondern auch in der feineren histologischen Structur mit den primitivsten Formen der *Spongien* übereinstimmen, ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sie wahre *Olynthus*-Formen sind, deren Dermal-Poren zur Zeit der Beobachtung geschlossen waren. Anderenfalls würden sie connectente Brückenformen sein, welche die Verbindung herstellen zwischen den *Gastremarien* und den *Spongien*.

Zweites Kapitel.

Systematische Phylogenie der Spongien.

§ 31. Zweiter Stamm der Metazoen:

Spongiae (= Porifera).

(Spongiadae, Schwammthiere oder animale Schwämme.)

PHYLON DER PORIFEREN COELENTERATEN.

Coelenterien mit Dermal-Poren, ohne Tentakeln, ohne Nesselorgane. Grundform der Person monaxon.

Der Stamm der *Spongien* oder Schwammthiere bildet eine selbständige formenreiche Hauptgruppe der *Coelenterien*, welche sich von allen anderen Stämmen der Metazoen durch mehrfache eigenthümliche Einrichtungen entfernt. Nachdem die Schwämme früher bald zu den Pflanzen, bald zu den Protisten (— Protozoen —) gestellt wurden, hat die neuere Erkenntniss ihrer Ontogenie und Histologie definitiv festgestellt, dass dieselben echte Metazoen sind. Aus dem befruchteten Ei aller Spongien entsteht zunächst eine schwärmende, mit Flimmerhaaren bedeckte Blastula, und aus dieser durch *Invagination* eine Gastrula. Diese setzt sich — abweichend von allen übrigen Metazoen — mit dem *Prostoma* fest und verwandelt sich durch Porenbildung der Leibeswand in einen Olynthus. Diese höchst charakteristische Jugendform der Schwämme ist ein eiförmiger oder cylindrischer Schlauch, dessen dünne Wand aus zwei Zellschichten — den beiden primären Keimblättern — besteht und von zahlreichen kleinen kreisrunden Poren durchbrochen wird. Das innere Keimblatt (Entoderm) wird durch eine einfache Schicht von eigenthümlichen Geisselzellen gebildet, deren schwingende einfache Geissel von einem Plasma-Kragen (Collare) umgeben ist (ebenso wie bei den

Conomonaden. Das äussere Keimblatt (Exoderm) ist ursprünglich aus einer einfachen Schicht von geissellosen (?) Zellen zusammengesetzt; gewöhnlich differenzirt sich dasselbe schon sehr frühzeitig in zwei Schichten, die dann als (secundäres) Exoderm und als connectives Mesoderm unterschieden werden. Das secundäre Exoderm oder die „*Epidermis*“ wird immer nur durch eine sehr dünne, einfache Schicht von zartem Platten-Epithel gebildet. Das connective Mesoderm hingegen, welches nachher bei der grossen Mehrzahl der Spongien die Hauptmasse des ganzen Körpers bildet, entsteht dadurch, dass zwischen den beiden primären Keimblättern eine gallertige Stützplatte (Fulcrum) abgeschieden wird, und einzelne Zellen des Exoderms in diese hineinwandern. Diese exodermalen Planocyten vermehren sich durch Theilung, scheiden neue Massen von Zwischensubstanz zwischen sich aus und differenziren sich durch Arbeitstheilung in verschiedene Formen von indifferenten Connectivzellen und Geschlechtszellen (Eier und Spermatoblasten); bei den meisten Schwämmen wird ein Theil derselben zu Scleroblasten, indem sie verschiedene Skelet-Formen bilden. Die Inter-cellular-Substanz zwischen den Planocyten differenzirt sich in ähnlicher Weise, wie das Bindegewebe höherer Thiere. Das connective Mesoderm der Spongien ist mithin ein echtes Mesenchym; es bleibt jedoch mit seiner Matrix, dem Exoderm, in so innigem Zusammenhang, dass es anatomisch nicht davon zu trennen ist.

Die wichtigste physiologische Eigenthümlichkeit der Spongien, welche ihre ganze Organisation bestimmt, ist der beständige Durchtritt des Wasserstroms durch ihren Körper. Die Bewegung desselben wird durch die schlagenden Geisseln der Entodermzellen vermittelt. Die kleinen organischen Körperchen, welche mit dem Wasser durch die mikroskopischen Poren der Oberfläche eintreten, werden von den Geisselzellen des Entoderms als Nahrung aufgenommen. Das Wasser tritt entweder durch einen Theil der Poren wieder aus (bei den inosculaten Spongien) oder durch eine grössere Oeffnung, das Osculum (bei der grossen Mehrzahl der Schwämme, den Osculaten).

§ 32. Individualität der Spongien.

Die erste Frage, welche bei der kritischen Betrachtung jedes Organismus beantwortet werden muss, ist diejenige nach seiner Individualität. Die Vernachlässigung derselben hat gerade in der Spongiologie zu der grössten Verwirrung geführt. Sehr charakteristisch dafür ist die Thatsache, dass selbst noch in den meisten zusammenfassenden Darstellungen der ganzen Spongien-Gruppe aus neuester Zeit diese erste Hauptfrage entweder ganz „ausser Betracht gelassen“

oder nur oberflächlich gestreift wird. Und doch kann die ganze eigenthümliche Organisation der Spongien erst dann richtig verstanden werden, wenn die Vorfrage von der Zusammensetzung ihres Körpers aus Individuen verschiedener Ordnung naturgemäss beantwortet ist.

Nach unserer Ueberzeugung ist das „eigentliche Schwamm-Individuum“ — oder genauer ausgedrückt, die *Spongien-Person* — nicht Anderes als der Olynthus, jener einfache allopol-monaxone, dünnwandige Schlauch, der sich zunächst aus der Gastrula nach ihrem Festsetzen entwickelt. Einerseits ist nach unserer Auffassung dieser typische Olynthus homolog sowohl der *Gastraea* (wesentlich nur durch die Porosität der Wand verschieden), als auch der einfachen *Hydra-Person* (welche sich durch die Nesselzellen und Tentakeln unterscheidet). Andererseits ist der *Olynthus* homolog der Geisselkammer (*Camaroma*), jenem typischen „Organ“, welches bei den meisten Spongien in sehr grosser Zahl den wichtigsten Bestandtheil des Gastrocanal-Systems bildet. Nur diejenigen Schwämme, welche auf der einfachen Olynthus-Stufe stehen bleiben, sind wahre *Monospongien* oder einfache „Schwamm-Personen“; alle übrigen Spongien sind *Coenospongien* oder „Schwamm-Stöcke“; ihr *Cormus* oder Stock ist aus so viel Personen zusammengesetzt, als Geisselkammern (— oder beim Syconal-Typus entsprechende Radial-Tuben —) in demselben enthalten sind.

Alle *Coenospongien* oder „Schwammstöcke“ sind ursprünglich aus einfachen *Monospongien* oder „Schwammpersonen“ durch laterale Knospung oder Gemmation entstanden. Wenn der jugendliche, aus der Gastrula entstandene Schwammkörper durch „Ausbuchtung oder Ausstülpung“ zahlreiche Geisselkammern bildet, so ist jede von diesen als ein secundärer Olynthus zu betrachten und der ganze Vorgang als eine „ungeschlechtliche Vermehrung“ des primären Olynthus durch Gemmation. Die dreifach verschiedene Art, in welcher diese Sprossung stattfindet, bedingt die drei verschiedenen Typen des Gastrocanal-Systems. Wenn die secundären Olynthen einzeln und in weiten (meist unregelmässigen) Abständen aus dem primären (parentalen) Olynthus hervorsprossen, so entsteht der *Asconal-Typus* (*Ammoconiden* und *Asconiden*). Wenn die Knospen dagegen dicht gedrängt und regelmässig aus der ganzen Oberfläche (strobiloid) hervorwachsen, so bildet sich der *Syconal-Typus* aus (*Syconiden* und *Hexactinellen*). Wenn die Olynthus-Knospen endlich durch reiche Coenenchym-Entwicklung auseinandergedrängt und mit besonderen Einfuhr- und Ausfuhr-Canälen ausgestattet werden, so entwickelt sich in mannichfaltigster Weise der *Rhagonal-Typus* (*Leuconiden*, *Euspongiden* und die meisten übrigen Schwämme).

Als Coenenchym betrachten wir bei den Spongien ebenso wie bei den Cnidarien (Hydroiden und Corallen) die gemeinsame Stockmasse, welche die einzelnen Personen (= Geisselkammern) vereinigt. Bei den meisten grösseren Spongien (— ebenso wie bei vielen Corallen —) ist das mesodermale Bindegewebe des Coenenchyms und das in demselben entstandene Skelet so massenhaft entwickelt, dass die kleinen Personen, welche in demselben zerstreut liegen, dagegen zurücktreten und nur als „Organe“ des scheinbar einfachen Schwammkörpers erscheinen.

Als Cormidien oder „Stöckchen erster Ordnung“ können wir die einzelnen „Personen-Gruppen“ unterscheiden, welche bei vielen Schwämmen, oft in sehr regelmässiger Anordnung, den ganzen Cormus oder den grossen Stock zweiter Ordnung zusammensetzen. Die Individualität des Cormidiums wird meistens durch einen gemeinsamen Ausführgang bestimmt, in welchen viele benachbarte Geisselkammern einmünden; am auffallendsten tritt sie hervor, wenn dessen Mündung (*Osculum*) sich in einen cylindrischen „Schornstein“ (*Caminus*) verlängert.

§ 33. Grundformen der Spongien.

Unter allen Metazoen zeigen die Schwämme die grösste Unregelmässigkeit und Unbeständigkeit der äusseren Gestalt. Allbekannt ist diese Thatsache vom Badeschwamm (*Euspongia officinalis*), bei dem thatsächlich kein Individuum dem anderen völlig gleich ist. Bei diesen wie bei den meisten anderen Spongien erklärt sich der Mangel einer bestimmten Grundform sehr einfach daraus, dass das sogenannte „Schwamm-Individuum“ nicht eine animale Person, sondern ein polyzoischer Stock oder Cormus ist. Auch in anderen Thierclassen ist das Wachstum der Stöcke oft so unregelmässig, dass eine bestimmte geometrische Grundform nicht zu erkennen ist, so bei den Cormen vieler Cnidarien (Hydroiden, Corallen) Bryozoen u. s. w.; dasselbe gilt von vielen Pflanzenstöcken (Bäumen, Sträuchern u. s. w.). Wie in diesen Gruppen, so ist auch bei den Schwämmen das Wachstum der Stöcke in hohem Maasse von der Anpassung an die Umgebung abhängig und oft höchst unregelmässig; dagegen haben die Personen, welche den irregulären Cormus zusammensetzen, eine bestimmte reguläre oder symmetrische Grundform, die sich durch zähe Vererbung beständig erhält.

Auch bei den Spongien hat demnach die Promorphologie zunächst nicht den Stock, sondern die einzelne Person ins Auge zu fassen, und als solche haben wir den einfachen Olynthus erkannt, oder die

einzelne Geisselkammer, welche diesem homolog ist. Die geometrische Grundform dieses wahren „Schwamm-Individuums“ ist stets monaxon-allopol; es ist nur eine einzige Axe ausgeprägt (die Hauptaxe des Olynthus), und deren beide Pole sind stets verschieden; diese Heteropolie ist schon durch die wichtigste physiologische Eigenthümlichkeit der Spongien bedingt, durch den Wasserstrom, welcher ihren porösen Körper beständig durchzieht. Da die Gastrula, aus welcher der Olynthus hervorgeht, sich mit ihrem Urmunde festsetzt, entspricht hier der Prostomalpol dem Basalpol der Axe; der entgegengesetzte Acralpol oder Scheitelpol bezeichnet die Stelle, an welcher das primitive Osculum durchbricht. Da hier der Wasserstrom austritt, kann der Scheitelpol oder Oscularpol auch als Ausfuhrpol bezeichnet werden; und da jede Geisselkammer eine Ausfuhr-Oeffnung (entweder Gastral-Ostium oder Aphodal-Ostium) besitzt, bestimmt dieselbe auch hier den Scheitelpol der Axe. Dabei ist es gleichgültig, ob die Form der Geisselkammer die ursprüngliche eiförmige oder cylindrische, ob sie halbkugelig oder rein kugelig ist.

Radial-Structuren und Kreuzaxen, sowie diesen entsprechende reguläre Grundformen, wie sie die Cnidarien in so grosser Mannichfaltigkeit besitzen, kommen bei den Personen der Spongien niemals vor. Denn es fehlen ihnen die Tentakeln, welche bei den Nesselthieren einen Kranz um den Mund bilden und dadurch die erste Veranlassung zur Ausbildung der radialen oder stauraxonen Grundform gegeben haben. Daher ist auch die radiale Grundform, die in den Cermen einiger Spongien zur Ausbildung gelangt, gar nicht mit derjenigen der Cnidarien-Personen zu vergleichen. Die Ursachen der beiden ähnlichen „Strahligen Formen“ sind in beiden Fällen gänzlich verschieden. Der spiralige oder reguläre Radialbau der Syconen und der syconalen Hexactinellen-Stöcke ist durch die regelmässige strobiloide Gemmation der secundären Olynthen (= Radial-Tuben) bedingt, wie bei den ähnlichen Coniferen-Zapfen. Die radiale Gruppierung der Oscula, welche bei manchen blattförmigen Schwämmen (*Phyllospongia* u. A.) zu beobachten ist, erscheint als die secundäre Folge der regelmässigen Richtung des radial getheilten Wasserstroms, ebenso die reguläre Form von *Coeloptychium* u. s. w.; sie besitzt keine weitere morphologische Bedeutung.

§ 34. Organologie der Spongien.

Die Organisation der Schwämme unterlag früher den verschiedenartigsten Beurtheilungen. Erst in neuerer Zeit hat uns die genauere Erkenntniss ihrer vergleichenden Anatomie und Ontogenie zu einer

naturgemässen, einheitlichen und verhältnissmässig einfachen Auffassung derselben geführt. Maassgebend ist dabei nach unserer Ansicht vor Allem der morphologische Gesichtspunkt, dass der einfache *Olynthus* den wahren *Prototypus des Spongien-Organismus* darstellt, und dass alle Formen dieses Stammes sich aus ihm phylogenetisch ableiten lassen. In physiologischer Beziehung ist dabei stets im Auge zu behalten, dass die Schwämme in Folge ihrer feststehenden Lebensweise und eigenthümlichen Ernährungsform auf der tiefsten Stufe der Metazoen-Organisation stehen bleiben. Ihre Lebensthätigkeit beschränkt sich zum grössten Theile auf die vegetalen Functionen der Ernährung und Fortpflanzung.

Als selbständige Organsysteme, welche sämmtlichen Spongien gemeinsam sind und das Wesen ihrer typischen Organisation begründen, können wir eigentlich nur zwei Hauptbestandtheile ihres Organismus bezeichnen, das innere *Gastrocanal-System* und das äussere *Gonodermal-System*; das erstere entsteht aus dem inneren, das letztere aus dem äusseren Keimblatt der Gastrula (ebenso wie bei den Hydroiden). Die beiden primären Keimblätter der Gastrula sind also auch in diesem Falle wahre „Primitiv-Organen“, ebenso in morphologischem und histologischem, wie in physiologischem Sinne.

Das *Gastrocanal-System*, ursprünglich nur vom *Entoderm* gebildet, vermittelt ausschliesslich die Ernährung des Schwammkörpers. Seine Poren lassen den Wasserstrom eintreten, während die Kragenzellen seines einfachen Epiteliums die (flüssige und feste) Nahrung aufnehmen und verdauen. Zugleich wird dadurch die Function der Respiration und Excretion vermittelt. Bei den Asconaten (§ 37) besteht die gesammte Auskleidung des *Gastrocanal-Systems* nur aus der einfachen Schicht des entodermalen Geissel-Epitel; der einzige Hohlraum desselben ist der Urdarm, und die Poren-Canäle seiner dünnen Wand sind einfache Sieblöcher oder „Loch-Canäle“ (ohne eigene Wand). Bei der grossen Mehrzahl der Schwämme hingegen, bei den *Camaroten* (§ 38) haben sich aus dieser primitiven Einrichtung des ernährenden „*Gastrovascular-Systems*“ differenzirte Verhältnisse entwickelt. Das entodermale Geissel-Epitel hat sich auf die Geisselkammern (oder *Secundär-Olynthen*) beschränkt, auf der Innenfläche der ursprünglichen Magenhöhle dagegen in ein gastrales Platten-Epitel verwandelt. Ferner haben sich, in Folge der Verdickung des *Mesoderms* und massenhaften Ausbildung des *Coenenchyms* zahlreiche verästelte Canäle (mit Platten-Epitel) entwickelt, welche theils die Einfuhr, theils die Ausfuhr des Wasserstroms vermitteln.

Das *Gonodermal-System*, als das *Product des Exoderms*, vermittelt alle übrigen Functionen des Spongien-Organismus; vor

Allem die Deckung und Stützung des Körpers, sodann die sexuelle Fortpflanzung. Dasselbe bildet bei den *Asconaten* eine ganz dünne Platte von gallertigem exodermalem Bindegewebe, an deren äusserer Oberfläche die Exoderm-Zellen ein sehr zartes, einfaches Platten-Epithel zusammensetzen. Unter diesem „*secundären Exoderm-Epithel*“ liegt das sogenannte „*Mesoderm*“, eine dünne, structurlose Gallertplatte („Basal-Membran“), in welche eine Anzahl Exoderm-Zellen eingewandert sind. Die amoeboiden Planocyten, oder die *Mesocyten* (— die Mutterzellen des Mesenchyms —) differenzieren sich in verschiedene mesodermale Zellen-Arten: indifferenten „sternförmigen“ und amoeboiden *Connectiv-Zellen*, *Scleroblasten* (skelettbildende Zellen) und beiderlei *Geschlechtszellen* (Eier und Spermablasten). Bei den *Camaroten* entwickeln sich diese Mesoderm-Producte und vor Allem das Skelet in so voluminöser Form, dass sie später die Hauptmasse des Schwammkörpers bilden.

Differenzierte Muskeln, Nerven und Sinnesorgane kommen bei den Spongien nicht vor. Dieselben könnten den festsitzenden Thieren, die nur einen sehr geringen Grad von Empfindung und Bewegung besitzen, auch von keinem Nutzen sein. Das Seelenleben der Spongien steht auf der tiefsten Stufe unter allen Metazoen.

§ 35. Histologie der Spongien.

Für die naturgemässe Beurtheilung der Gewebe der Spongien sind ebenso wie für diejenige ihrer Organe in erster Linie maassgebend die Thatsachen ihrer Ontogenie (§ 43). Daraus ergibt sich zunächst mit voller Sicherheit, dass sich der ganze Körper aller Schwämme aus zwei einfachen Zellschichten aufbaut, und dass diese den beiden primären Keimblättern der übrigen Metazoen homolog sind. Die innere, aus Geisselzellen zusammengesetzte Epithel-Schicht bildet als *Entoderm* ursprünglich die Auskleidung des *Gastrocanal-Systems* (§ 36); die äussere, aus geissellosen Zellen bestehende Schicht bildet als *Exoderm* das *Gonodermal-System* (§ 41). Die Spongien sind demnach *Diploblastica* (§ 25). Während aber das Entoderm ausschliesslich und permanent nur das Canal-Epithel herstellt, producirt dagegen das Exoderm (ähnlich wie bei den Cnidarien) durch Ergonomie der Zellen verschiedenartige Gewebe: Epidermis, Bindegewebe, Skelet, contractile Faserzellen, beiderlei Geschlechtszellen u. s. w. Nur bei den *Asconaten* (§ 37) bleibt das Exoderm dünn und einfach; bei den *Camaroten* (§ 38) wächst das Exoderm zu einer voluminösen *Connectiv-Masse* heran, welche als selbständiges *Mesoderm* imponiren kann. Indessen ist dasselbe nicht mit dem echten Mesoderm der übrigen Metazoen vergleichbar.

A. **Entoderm.** Dasselbe zeigt bei allen Spongien ursprünglich das gleiche einfache Verhalten, indem es beim *Olythus*, der gemeinsamen Ausgangsform aller Schwamm-Entwicklung, den einfachen Gastralraum oder Urdarm als zusammenhängende einfache Schicht von Geisselzellen auskleidet. Diese besitzen stets den charakteristischen Geisselkragen (*Collare* oder *Choanium*), einen zarten, kegelförmigen Fortsatz des Ectoplasma, welcher die Basis der einfachen schwingenden Geissel umgibt. Da dieselbe spezifische Bildung der Kragenzellen (*Choanocyta*) sich auch bei einer Ordnung der Flagellaten wiederfindet, den Choanoflagellaten oder Conomonaden, so hatte man daraus irrthümlich auf einen unmittelbaren Zusammenhang beider Gruppen geschlossen. Dass dieser nicht existirt, ergibt sich schon aus der Gastrulation der Spongien (§ 43), und besonders aus dem Umstande, dass gerade die Geisselzellen ihrer *Gastrula* jenen Halskragen nicht besitzen (vergl. Theil I, § 158).

Die beiden Hauptgruppen der Schwämme, die wir als *Asconaten* und *Camaroten* unterschieden haben (§ 36), zeigen im weiteren Verhalten ihres Entoderms einen bedeutungsvollen Unterschied. Bei allen *Asconaten* oder „Röhrenschwämmen“ (= *Protospongiae* oder *Homocoela*) bleibt das Geissel-Epithel in seiner ursprünglichen Einfachheit erhalten und bildet den gesammten inneren Ueberzug des tubulösen Gastrocanal-Systems. Bei den *Camaroten* oder „Kammerschwämmen“ dagegen (= *Metaspongiae* oder *Heterocoela*) findet frühzeitig eine Differenzirung des *Asconaten*-Entoderms in zwei verschiedene Theile statt. Das ursprüngliche Kragen-Geissel-Epithel bleibt bloss erhalten in den *Camaromen* oder „Geisselkammern“; dasselbe verwandelt sich dagegen in ein einfaches, geisselloes Platten-Epithel in demjenigen Theile des Canal-Systems, der nach innen von den Geissel-Kammern liegt (Aphodal-Canäle, Ausfuhrhöhle und Osculum).

B. **Exoderm.** Auch das äussere Keimblatt bildet bei allen Spongien ursprünglich eine einfache Zellschicht; diese scheidet aber schon frühzeitig eine dünne Gallertplatte zwischen ihrer Innenfläche und dem Entoderm aus. Indem einzelne Exodermzellen in diese Stützplatte (*Fulcrum*) hineinwandern und sich vermehren, entsteht eine dünne Lage vom Bindegewebe, und diese sondert sich nun als Mesoderm von dem secundären Exoderm oder der einfachen Schicht von Platten-Epithel, welches die äussere Oberfläche bekleidet. Jedoch ist ausdrücklich zu betonen, dass diese letztere als „Epidermis“ niemals eine weitere selbständige Ausbildung erlangt, sondern mit dem darunter liegenden, von ihr ausgeschiedenen *Mesenchym* stets in continuirlichem Zusammenhang bleibt. Auch bleibt bei den *Asconaten* die connective Mesoderm-Platte stets sehr dünn und unbedeutend. Nur bei den *Camaroten* gelangt dieselbe zu selbständiger und oft sehr voluminöser Ausbildung, in Zusammenhang mit den mächtigen, von ihr ausgeschiedenen Skelet-Massen. Die mannichfaltigen Modificationen, in denen hier die Intercellar-Substanz des Bindegewebes sich entwickelt (gallertiges, knorpeliges, faseriges, blasiges Bindegewebe u. s. w.), erinnern an die ähnlichen Differenzirungen im Connectiv der höheren Metazoen. Indessen besteht zwischen diesem Mesenchym und dem echten Mesoderm der höheren Metazoen ebenso wenig eine wirkliche Homologie, als zwischen der Epidermis der letzteren und dem äusseren Platten-Epithel der Spongien.

C. **Mesoderm.** Die Zellen, welche in der Grundsubstanz dieses „Mesenchyms“ zerstreut sind, und welche ursprünglich vom *Exoderm*