

Y. 124. 202-5h



I.

**Die Gastraea-Theorie,  
die phylogenetische Classification des Thierreichs  
und die Homologie der Keimblätter.**

Von

Hiersu Tafel I.

E. Haeckel

Inhalt: 1. Die causale Bedeutung der Phylogenie für die Ontogenie. 2. Die causale Bedeutung der Gasträa-Theorie. 3. Die phylogenetische Bedeutung der zwei primären Keimblätter. 4. Die phylogenetische Bedeutung der vier secundären Keimblätter. 5. Die systematische Bedeutung der Gasträa-Theorie. 6. Die Bedeutung der Gasträa-Theorie für die Homologie der Typen. 7. Die phylogenetische Bedeutung der ontogenetischen Succession der Organ-Systeme. 8. Die Bedeutung der Gasträa-Theorie für die Typen-Theorie. Anhang: Synoptische phylogenetische Tabellen.



## 1. Die causale Bedeutung der Phylogenie für die Ontogenie.

Die Entwicklungsgeschichte der Organismen hat in jüngster Zeit eine neue Periode ihrer Entwicklung dadurch begonnen, dass sie sich von der empirischen Erforschung der von ihr verfolgten Thatsachen zu der philosophischen Frage nach den natürlichen Ursachen derselben erhoben hat. Allerdings waren die denkenden Forscher im Gebiete der Biogenie schon seit mehr als einem halben Jahrhundert bemüht, durch die innige Verknüpfung von empirischer Beobachtung und philosophischer Reflexion sich über die blosse Kenntniss der biogenetischen Erscheinungen zu einem tieferen Verständniss ihrer Bedeutung zu erheben, und nach „Gesetzen der organischen Entwicklung“ zu suchen. Allein dieses verdienstvolle Streben konnte so lange keine causalen Erkenntnisse erzielen, so lange man ausschliesslich die Entwicklung des organischen Individuums an sich verfolgte. Vielmehr ist diese Befriedigung des wissenschaftlichen Causalitäts-Bedürfnisses erst möglich geworden, seitdem wir im letzten Decennium begonnen haben, die natürliche Entwicklung der organischen Species zu untersuchen, und durch diese Stammesgeschichte der organischen Arten die Keimesgeschichte der organischen Individuen zu erklären.

Nachdem CASPAR FRIEDRICH WOLFF im Jahre 1759 durch seine „*Theoria generationis*“ die Epigenesis zum unerschütterlichen Fundamente der gesammten Entwicklungsgeschichte erhoben und nachdem auf diesem festen, über ein halbes Jahrhundert hindurch unbekannt gebliebenen Grundsteine CHRISTIAN PANDER 1817 den ersten Entwurf der Keimblätter-Theorie vorgezeichnet hatte, gelang es 1828 CARL ERNST BAER in seiner „Entwicklungsgeschichte der Thiere“, die Richtung zu bestimmen und die Bahn abzustecken, innerhalb deren die ganze folgende Embryologie sich bewegen musste. In diesem classischen Werke ist durch die glückliche Verbindung von sorgfältigster Beobachtung und philosophischer

Reflexion, sowie durch die Verschmelzung der embryologischen mit der vergleichend-anatomischen und zoologisch-systematischen Forschung, die jugendliche Wissenschaft von der individuellen Entwicklung der Thiere zum Ausgangspunkte der gesammten wissenschaftlichen Zoologie erhoben, zu dem centralen Knotenpunkte geworden, in welchem alle verschiedenen Disciplinen der letzteren wieder zusammenlaufen müssen. Die glänzenden und fruchtreichen Arbeiten von JOHANNES MÜLLER und HEINRICH RATHKE, welche namentlich im Gebiete der niederen Thiere unsere Kenntnisse ausserordentlich erweiterten, haben sich ganz innerhalb jener Bahnen gehalten. Selbst die bedeutendste Arbeit, welche die individuelle Entwicklungsgeschichte der Thiere nächst BAER's Fundamental-Werk aufzuweisen hat, die höchst werthvollen „Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere“ von ROBERT REMAK (1851) müssen als unmittelbare Fortsetzung der BAER'schen Forschungs-Richtung angesehen werden; ihr originelles Hauptverdienst besteht darin, die empirisch-philosophische Untersuchung der embryologischen Prozesse von dem organologischen Gebiete auf das histologische hinübergeführt und die Richtigkeit der Grundsätze, welche BAER an den Individuen zweiter Ordnung, den Organen, aufgestellt hatte, auch an den Individuen erster Ordnung, den Zellen erprobt zu haben. Durch die weitere Ausbildung, die REMAK der Keimblätter-Theorie gab, wurde dieselbe zugleich zum Ausgangspunkte der Histogenie erhoben.

Wenn so einerseits die klare Berechtigung und volle Gültigkeit der von WOLFF und BAER in die Entwicklungsgeschichte eingeführten Ideen, und vor allen der fundamentalen Keimblätter-Theorie, sich positiv in dem massgebenden Einfluss zeigte, den sie auf die bedeutendsten Untersuchungen ihrer zahlreichen Nachfolger ausübten, so wurde sie andererseits nicht minder negativ durch die Ohnmacht einzelner Gegner dargethan, welche die von jenen vorgezeichnete Bahn zu verlassen und eine neue, ganz abweichende Richtung einzuschlagen versuchten. Der präntensöseste dieser Versuche ging von CARL BOGUSLAUS REICHERT aus, der in zahlreichen einzelnen Schriften, besonders aber in seinem Aufsätze über „das Entwicklungsleben im Wirbelthier-Reich“ (1840) und in seinen „Beiträgen zur Kenntniss des Zustandes der heutigen Entwicklungsgeschichte“ (1843) die Keimblätter-Theorie und die damit zusammenhängenden wesentlichsten Grundprincipien der Zoogenese verwarf, und an ihre Stelle ein wüstes Conglomerat von phantastischen Einfällen zu setzen suchte, das nicht einmal den Namen

einer wissenschaftlichen Hypothese, geschweige denn einer Theorie verdient. Während die vorhergenannten Häupter der Embryologie durch klare leitende Gedanken und Aufstellung von Entwicklungsgesetzen Licht und Ordnung in die chaotische Fülle der embryologischen Thatsachen zu bringen und die verwickelten Erscheinungen durch Zurückführung auf einfache Principien zu erklären bemüht waren, versuchte REICHERT umgekehrt, sich dadurch ein vorübergehendes Ansehen zu erwerben, dass er die einfachsten Thatsachen als höchst verwickelt, das Gleichartige als grundverschieden und das Zusammengehörige als ganz getrennt darstellte. Seine höchst unklaren und verworrenen Gedanken-Knoten würden aber wohl ebenso in der Embryologie wie in der Histologie rasch wieder vergessen worden sein, wenn er es nicht verstanden hätte, ihnen durch eine schwülstige und mit philosophischen Kunstausdrücken verbrämte Phraseologie eine bunte Hülle überzuwerfen, und durch dieses äusserliche Blendwerk die Leere des Innern zu verdecken. Obgleich nun dadurch nicht Wenige sich wirklich blenden und zu einer bewundernden Anerkennung seiner confusen Behauptungen hinreissen liessen, wurden dieselben doch bald durch BAER, RATHKE, REMAK, BISCHOFF, CARL VOGT und Andere in ihrer wahren Nichtigkeit aufgedeckt, und dadurch nur um so glänzender die fundamentale Sicherheit der Keimblätter-Theorie bewiesen, die REICHERT vergeblich zu zerstören versucht hatte<sup>1)</sup>.

1) In historischen Betrachtungen über organische Entwicklungsgeschichte wird nicht selten neben und mit den Namen von WOLFF, BAER, REMAK u. s. w. auch derjenige von REICHERT als eines verdienstvollen Förderes derselben genannt. Dies kann nur so verstanden werden, dass REICHERT durch seine völlig verfehlten und ohne jedes tiefere Verständniss der Entwicklungsgeschichte angestellten, ebenso eiteln wie anmassenden Versuche eine kräftige Reaction hervorrief. Ebenso wie er in der Histologie durch seine abenteuerlichen Angriffe auf die Protoplasma-Theorie nicht wenig beitrug, dieselbe zu kräftigen, ebenso hat er auch in der Embryologie durch seine unrichtige Lehre von den „Umhüllungshäuten“, durch seine falchen „Bildungsgesetze“ und durch seine gänzlich verfehlten Anschauungen von der Histogenese indirect die Wissenschaft mannichfach gefördert. Darin liegt aber doch kein Grund, seine negativen Verdienste mit den positiven eines BAER, RATHKE, REMAK u. s. w. zu vergleichen, die auch ihrerseits sich energisch dagegen verwahrt haben. Allerdings sind in REICHERT's ausgedehnten embryologischen Untersuchungen einzelne brauchbare Beobachtungen enthalten (bekanntlich findet auch ein blindes Huhn bisweilen ein Korn); allein im Grossen und Ganzen sind sie zu den Arbeiten niedersten Ranges zu rechnen und nur mit denjenigen eines DÖNITZ, DURSÝ, HIS u. s. w. zusammenzustellen. Einzelne bedeutende Ideen, die REICHERT als sein Eigenthum ausgiebt, hat derselbe nur von RATHKE und Anderen entlehnt.

Den Anstoss zu einer bahnbrechenden neuen Richtung erhielt die Entwicklungsgeschichte erst hundert Jahre nach dem Erscheinen der *Theoria generationis*, als CHARLES DARWIN 1859 sein epochemachendes Werk über die Entstehung der Arten veröffentlichte und durch die darin enthaltene Selections-Theorie eine höchst fruchtbare Reform der Descendenz-Theorie herbeiführte. Allerdings war diese letztere schon 1809 von JEAN LAMARCK in seiner tiefdurchdachten *Philosophie zoologique* mit vollem Bewusstsein ihrer Bedeutung als wahrer Grundgedanke der „biologischen Philosophie“ hingestellt; sie wurde aber ebenso, wie WOLFF's gleich bedeutende *Theoria generationis* ein volles halbes Jahrhundert hindurch von der sogenannten „exacten“ Naturwissenschaft todtgeschwiegen. LAMARCK hatte bereits mit voller Bestimmtheit die gemeinsame Abstammung aller Organismen von einer einzigen oder einigen wenigen einfachsten Urformen behauptet. Indem DARWIN aber seine Theorie von der natürlichen Züchtung im Kampfe um's Dasein begründete, und nachwies, wie unter deren Einfluss die organischen Formen einer beständigen langsamen Umbildung unterliegen, ging er weit über LAMARCK hinaus und lehrte uns für die von letzterem gelehrten Thatsachen die wahren bewirkenden Ursachen kennen: Die Wechselwirkung der Vererbung und Anpassung. Wenn nun auch zunächst dadurch nur der Ursprung der organischen Arten erklärt und eine „Entwicklungsgeschichte der Species“ angebahnt werden sollte, so musste damit doch zugleich ein ganz neues Licht auch auf die Entwicklungsgeschichte der Individuen, auf die Embryologie fallen. Die innige Beziehung, in welcher diese beiden Zweige der organischen Entwicklungsgeschichte, diejenige der Arten und diejenige der Individuen, zu einander stehen, konnte DARWIN nicht entgehen. Doch hat er in seinem Hauptwerke, das vor Allem die Selections-Theorie zu begründen hatte, und ebenso in den übrigen darauf folgenden Schriften (namentlich in dem berühmten Werke über die Abstammung des Menschen) der Embryologie nur einen verhältnissmässig geringen Raum gewidmet und ihre hohe Bedeutung mehr gelegentlich gewürdigt.

In meiner „allgemeinen Entwicklungsgeschichte der Organismen“ (im zweiten Bande der generellen Morphologie, 1866) habe ich den Versuch unternommen, jenes innige Verhältniss beider Zweige der Biogenie näher zu begründen und seine eigentliche Bedeutung nachzuweisen. Ich habe daselbst die paläontologische Entwicklungsgeschichte der Arten, die Phylogenie oder Stam-

mesgeschichte als die wahre Ursache dargestellt, auf deren mechanischer Wirksamkeit die gesammte Entwicklungsgeschichte der Individuen, die Ontogenie oder Keimesgeschichte überhaupt beruht. Ohne die erstere würde die letztere überhaupt nicht existiren. Der Schwerpunkt dieses Verhältnisses liegt darin, dass der Zusammenhang zwischen beiden ein mechanisch-causaler ist. Die Ontogenie ist eine kurze Wiederholung der Phylogenie, mechanisch bedingt durch die Functionen der Vererbung und Anpassung<sup>1)</sup>. Die Vererbung von gemeinsamen Vorfahren bewirkt die typische Uebereinstimmung in Form und Structur der Jugendzustände jeder Klasse. Die Anpassung an verschiedenartige Existenz-Bedingungen der Umgebung bewirkt die Unterschiede, welche die daraus entwickelten Formen in den verschiedenen Arten jeder Klasse bezüglich ihrer Form und Structur darbieten. Die Vererbung fällt als physiologische Function unter die Erscheinungen der Fortpflanzung. Die Anpassung fällt ebenso als physiologische Function in das Gebiet der Ernährungs-Erscheinungen, wie im 19. Capitel der generellen Morphologie ausführlich nachgewiesen worden ist (S. 148—294).

Die Phylogenesis ist die mechanische Ursache der Ontogenesis. Mit diesem einen Satze ist unsere principielle monistische Auffassung der organischen Entwicklung klar bezeichnet, und von der Wahrheit dieses Grundsatzes hängt in erster

---

1) In meinen „Ontogenetischen Thesen“, im 20. Capitel der generellen Morphologie (Band II, S. 295—300) habe ich dieses „biogenetische Grundgesetz“ mit folgenden Worten ausgedrückt: „Die Ontogenesis oder die Entwicklung der organischen Individuen, als die Reihe von Form-Veränderungen, welche jeder individuelle Organismus während der gesammten Zeit seiner individuellen Existenz durchläuft, ist unmittelbar bedingt durch die Phylogenesis oder die Entwicklung des organischen Stammes (Phylon), zu welchem derselbe gehört. Die Ontogenesis ist die kurze und schnelle Recapitulation der Phylogenesis, bedingt durch die physiologischen Functionen der Vererbung (Fortpflanzung) und Anpassung (Ernährung). Das organische Individuum wiederholt während des raschen und kurzen Laufes seiner individuellen Entwicklung die wichtigsten von denjenigen Formveränderungen, welche seine Voreltern während des langsamen und langen Laufes ihrer paläontologischen Entwicklung nach den Gesetzen der Vererbung und Anpassung durchlaufen haben.“ Dieses wahre „Grundgesetz der organischen Entwicklung“ ist die unentbehrliche Grundlage, auf der das ganze innere Verständniss der Entwicklungsgeschichte beruht. Ich wiederhole dasselbe hier, weil einerseits seine Anerkennung das Verständniss der nachfolgenden Erörterungen bedingt, und weil dasselbe andererseits noch jetzt von vielen angesehenen Naturforschern bekämpft wird.

Linie die Wahrheit der Gastraea-Theorie ab, deren Bedeutung nachstehend entwickelt werden soll. Für oder wider diesen Satz wird in Zukunft jeder Naturforscher sich entscheiden müssen, der in der Biogenie sich nicht mit der blossen Bewunderung merkwürdiger Erscheinungen begnügt, sondern darüber hinaus nach dem Verständniss ihrer Bedeutung strebt. Mit diesem Satze ist zugleich die unausfüllbare Kluft bezeichnet, welche die ältere, teleologische und dualistische Morphologie von den neueren, mechanischen und monistischen trennt. Wenn die physiologischen Functionen der Vererbung und Anpassung als die alleinigen Ursachen der organischen Formbildung nachgewiesen sind, so ist damit zugleich jede Art von Teleologie, von dualistischer und metaphysischer Betrachtungsweise aus dem Gebiete der Biogenie entfernt; der scharfe Gegensatz zwischen den leitenden Principien ist damit klar bezeichnet. Entweder existirt ein directer und causaler Zusammenhang zwischen Ontogenie und Phylogenie oder er existirt nicht. Entweder ist die Ontogenese ein gedrängter Auszug der Phylogenese oder sie ist dies nicht. Zwischen diesen beiden Annahmen giebt es keine dritte! Entweder Epigenesis und Descendenz — oder Präformation und Schöpfung!

In Beziehung auf diese entscheidende Alternative verdient HIS besondere Anerkennung, weil er sich wiederholt und bestimmt gegen unser biogenetisches Grundgesetz und gegen jeden Zusammenhang von Ontogenie und Phylogenie ausgesprochen hat<sup>1)</sup>. Er

---

1) HIS, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868. S. 211 ff., 223 u. s. w. Besonders characteristic sind für seine Auffassung der Biogenie die allgemeinen Betrachtungen in der Rede „über die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte für die Auffassung der organischen Natur“ (Leipzig, 1870, S. 35). HIS sieht sich hier „genöthigt, die Ansprüche der individuellen Entwicklungsgeschichte gegenüber der überwallenden Macht DARWIN'scher Anschauungen zu wahren“ und meint, „dass die sämtlichen, der Morphologie oder der Entwicklungsgeschichte entnommenen Argumente „für DARWIN“ desshalb nicht von beweisender Kraft seien, weil sie als die unmittelbaren Folgen physiologischer Entwicklungsprincipien der Erklärung auf dem weiten Umwege genealogischer Verwandtschaft gar nicht bedürfen. (!) Wenn die genealogische Verwandtschaft der organischen Wesen wirklich in jener Alles umfassenden Ausdehnung besteht, welche die Theorie zu statuiren pflegt, so erscheinen allerdings alle typischen und entwicklungsgeschichtlichen Uebereinstimmungen als ganz selbstverständliche Consequenzen. (!!) Aus den typischen und entwicklungsgeschichtlichen Uebereinstimmungen auf die Blutsverwandtschaft zurückzuschliessen, möchte von dem Augenblick an nicht mehr gestattet sein, da sich Aussicht eröffnet, die verschiedenen Entwicklungsrichtungen als erschöpfende Verwirklichungen eines mathematisch bestimmten

versucht statt dessen die ontogenetischen Erscheinungen in der oberflächlichsten Weise durch Krümmungen, Faltungen u. s. w. zu erklären, ohne dass er aber für diese „mechanischen“ Entwicklungs-Processe irgend einen weiteren Grund, irgend eine bewirkende Ursache anzugeben weiss. Der unnütze Aufwand von mathematischen Berechnungen, den His dabei entwickelt, vermag nicht den Mangel jedes wahren Causal-Princips zu verdecken, und seinen paradoxen Einfällen irgend einen Werth zu verleihen. Wie ich schon in der Biologie der Kalkschwämme (S. 472) erklärt habe, erscheinen solche Einfälle „nur einer humoristischen Beleuchtung, keiner ernstlichen Widerlegung fähig. Zugleich beweisen aber diese starken Missgriffe, wie nothwendig für Arbeiten auf dem schwierigen Felde der Ontogenie die Orientirung in dem Gebiete der vergleichenden Anatomie und die Beziehung der ontogenetischen Vorgänge auf ihre mechanischen phylogenetischen Ursachen, ihre wahren *causae efficientes* ist.“ Wenn His nur ein wenig mit den Thatsachen der vergleichenden Anatomie und mit der Ontogenie der wirbellosen Thiere bekannt gewesen wäre, würde er seine Versuche wohl schwerlich publicirt haben.

Um den vollen Gegensatz zwischen dieser angeblich exacten „physiologischen“ Auffassung der Ontogenie und der von uns vertretenen Erklärung derselben durch die Phylogenie recht klar zu empfinden, braucht man mit jenen verunglückten Unter-

Kreises möglicher Wachstumsweisen zu erkennen.“ Diese Erklärung von His widerlegt sich bei genauerer Prüfung von selbst. Um aber die völlige Haltlosigkeit seines Standpunktes einzusehen, braucht man nur näher auf die „physiologischen Entwicklungsprincipien“ einzugehen, durch welche His die ontogenetischen Vorgänge „mechanisch zu erklären“, die Descendenz-Theorie zu eliminiren und den Zusammenhang zwischen Ontogenese und Phylogenese zu leugnen sucht. Hier dürfte zur Characteristik derselben die Anführung eines einzigen Beispiels der Art und Weise genügen, durch welche His „Principien der Morphologie als nothwendige Folgen der mechanischen Entwicklungsgeschichte darzulegen“ glaubt (a. a. O. S. 34). His sagt: „Wie einfach gestaltet sich die Homologie der vorderen und hinteren Gliedmassen, wenn wir erkennen, dass ihre Anlage, den vier Ecken eines Briefes ähnlich, bestimmt wird durch die Kreuzung von vier den Körper umgrenzenden Falten (!). Wie klar wird auch der sonst so schwierige Vergleich des vorderen mit dem hinteren Körperende, wenn wir auch hier auf das Grundverhältniss zurückgehen, dass der Kopf sowohl, als das hintere Körperende mit einer sich umklappenden Falte ihren Abschluss finden, und dass alle mechanischen Verhältnisse, welche eine solche Faltenumklappung begleiten, vorn sowohl als hinten zum Vorschein kommen müssen.“ Es dürfte schwer sein, in der ganzen morphologischen Literatur ein Beispiel einer gleich rohen und oberflächlichen Auffassung morphologischer Verhältnisse zu finden.

suchungen von HIS nur das mustergültige Bild der Entwicklungsgeschichte der Crustaceen zu vergleichen, welches FRITZ MÜLLER in seiner ideenreichen Schrift „Für Darwin“ geliefert hat (Leipzig, 1864). Hier ist an dem vielgestaltigen Formenkreise einer ganzen Thierklasse der unmittelbare Zusammenhang der Ontogenese und Phylogenese nachgewiesen, und die erstere durch die letztere wirklich erläutert. Hier finden wir die beiden formbildenden Kräfte der Vererbung und Anpassung als die wahren „physiologischen“ Ursachen der Ontogenese dargelegt, und die Gesetze ihrer Wirksamkeit erkannt. Als zwei der wichtigsten Sätze, welche FRITZ MÜLLER hier ausspricht, und welche gerade für unser Thema besondere Bedeutung besitzen, sind namentlich folgende hervorzuheben: „Die in der Entwicklungsgeschichte (der Individuen) erhaltene geschichtliche Urkunde (von der Entwicklung der Vorfahren) wird allmählig verwischt, indem die Entwicklung einen immer geraderen Weg vom Ei zum fertigen Thiere einschlägt, und sie wird häufig gefälscht durch den Kampf um's Dasein, den die frei lebenden Larven zu bestehen haben. Die Urgeschichte der Art (Phylogenese) wird in ihrer Entwicklungsgeschichte (Ontogenese) um so vollständiger erhalten sein, je länger die Reihe der Jugendzustände ist, die sie gleichmässigen Schritten durchläuft, und um so treuer, je weniger sich die Lebensweise der Jungen von der der Alten entfernt, und je weniger die Eigenthümlichkeiten der einzelnen Jugendzustände als aus späteren in frühere Lebensabschnitte zurückverlegt oder als selbstständig erworben sich auffassen lassen“. (Für Darwin, S. 77, 81). Indem nun FRITZ MÜLLER diese Gesetze durch die Ontogenese der verschiedenen Crustaceen begründet und aus der gemeinsamen Nauplius-Jugendform der verschiedensten Kruster auf eine gemeinsame, diesem Nauplius wesentlich gleiche Stammform der ganzen Klasse zurückschliesst, erklärt er zugleich eine Fülle von merkwürdigen Erscheinungen, welche ohne diese Anwendung der Descendenz-Theorie völlig unerklärlich und unbegreiflich dastehen. Daraus ergibt sich aber unmittelbar die causale Bedeutung der Phylogenie für die Ontogenie.

## 2. Die causale Bedeutung der Gastraea-Theorie.

Die Anwendung des generellen biogenetischen Grundgesetzes auf die verschiedenen Theile der speciellen Biologie, vor allem auf das natürliche System der Organismen, ist eine wissenschaft-

liche Aufgabe, welche zwar von der denkenden Biologie selbstverständlich gefordert werden muss, welche aber bei jedem Versuche ihrer durchgreifenden Ausführung auf die grössten Hindernisse stösst. Diese Hindernisse sind zunächst durch den niederen Entwicklungszustand unserer biologischen Kenntnisse im Allgemeinen bedingt, namentlich durch die geringe Theilnahme, welche die Biologen bisher den beiden fundamentalen formbildenden Entwicklungs-Functionen der Vererbung und Anpassung gewidmet haben, ganz besonders aber durch die grosse Lückenhaftigkeit und Unvollständigkeit der empirischen sogenannten „Schöpfungs-Urkunden,“ welche uns die drei Disciplinen der Ontogenie, Paläontologie und vergleichenden Anatomie darbieten.

Trotz dieser grossen Hindernisse und Schwierigkeiten, deren Bedeutung ich nicht unterschätzen konnte, habe ich 1866 in meiner generellen Morphologie den ersten Versuch gewagt, mit Hilfe des biogenetischen Grundgesetzes die Descendenz-Theorie auf das natürliche System der Organismen anzuwenden, und in der „Systematischen Einleitung in die allgemeine Entwicklungsgeschichte“ (S. XVII—CLX des zweiten Bandes) die Phylogenie zur Basis des natürlichen Systems zu erheben. In mehr populärer Form habe ich diesen Versuch erneuert und verbessert in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ (1868; vierte Auflage 1873). Nun haben zwar diese ersten Versuche (als welche ich sie von Anfang an ausdrücklich bezeichnet habe) mit wenigen Ausnahmen unter den zunächst beteiligten Fachgenossen nur lebhaftes Missbilligung und entschiedenen Tadel gefunden; allein keiner derselben hat sich die Mühe gegeben, mein phylogenetisches System durch ein besseres zu ersetzen. Diese Aufgabe liegt aber für Jeden vor, der überhaupt die Descendenz-Theorie anerkennt und nach einem causal-Verständniss der organischen Formen strebt <sup>1)</sup>.

1) Die beste Vertheidigung gegen die vielfachen Angriffe, die mein phylogenetisches System der Organismen erlitten hat, scheint mir darin zu liegen, dass ich dasselbe beständig zu verbessern und damit ein Verständniss von dem causal-Verständniss der organischen Formen zu gewinnen suche, dass auf anderem Wege überhaupt nicht gewonnen werden kann. Die Angriffe eines der heftigsten meiner Gegner, RÜTIMEYER, nach dessen Ansicht überhaupt meine Stamm-bäume nicht mit dem Darwinismus und der Descendenz-Theorie zusammenhängen, habe ich bereits in der Vorrede zur dritten Auflage der „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ zurück gewiesen. Es genügt hier, den naiven Satz anzuführen, mit welchem RÜTIMEYER selbst sein Verhältniss zur Descendenz-Theorie treffend characterisirt: „Mir erscheinen die Darwin'schen Lehren nur als eine Art Religion des Naturforschers, für oder wider

Auf den nachstehenden Seiten werde ich nun den Versuch machen, jenen ersten genealogischen Entwurf des natürlichen Systems wesentlich zu verbessern und mit Hülfe des biogenetischen Grundgesetzes einerseits, der fundamentalen Keimblätter-Theorie andererseits, eine Theorie zu begründen, welcher ich eine causale Bedeutung für das natürliche System des Thierreichs, für das Verständniss der Entwicklung seiner „Typen“ und der natürlichen Verwandtschaft seiner Hauptgruppen beimesse, und welche ich kurz mit einem Worte die Gastraea-Theorie nennen will. Der wesentliche Inhalt dieser Gastraea-Theorie beruht auf der Annahme einer wahren Homologie der primitiven Darmanlage und der beiden primären Keimblätter bei allen Thieren mit Ausnahme der Protozoen, und lässt sich kurz in folgenden Worten zusammenfassen: „Das ganze Thierreich zerfällt in zwei Hauptabtheilungen: die ältere, niedere Gruppe der Protozoen (Urthiere) und die jüngere, höhere Gruppe der Metazoen (Darmthiere). Die Hauptabtheilung der Protozoen oder Urthiere (Animale Moneren und Amöben, Gregarinen, Acineten, Infusorien) erhebt sich stets nur zur Entwicklung der Thier-Individualität erster oder zweiter Ordnung (Plastide oder Idorgan); die Protozoen bilden niemals Keimblätter, besitzen niemals einen wahren Darm und entwickeln überhaupt keine differenzirten Gewebe; sie sind wahrscheinlich polyphyletischen Ursprungs und stammen von vielen verschiedenen, durch Urzeugung entstandenen Moneren ab. Die Hauptabtheilung der Metazoen oder Darmthiere (die sechs Thierstämme der Zoophyten, Würmer, Mollusken, Echinodermen, Arthropoden, Vertebraten) ist hingegen wahrscheinlich monophyletischen Ursprungs und stammt von einer einzigen gemeinsamen, aus einer Protozoen-Form hervorgegangenen Stammform, der Gastraea ab; sie erhebt sich stets zur Entwicklung der Thier-Individualität dritter oder vierter Ordnung (Person oder Cormus); die Metazoen bilden stets zwei primäre Keimblätter, besitzen stets einen wahren Darm (nur wenige rückgebildete Formen ausgenommen) und entwickeln stets differenzirte Gewebe; diese Gewebe stammen immer nur von den beiden primären Keimblättern ab, welche sich von

---

welche man sein kann: Allein über Glaubenssachen ist es bekanntlich böse zu streiten und ich glaube daher auch nicht, dass Viel dabei herauskommt!“

der Gastraea auf sämtliche Metazoen, von der einfachsten Spongie bis zum Menschen hinauf vererbthaben. Die Metazoen-Gruppe spaltet sich zunächst wieder in zwei Abtheilungen, einerseits die Zoophyten (oder Coelenteraten), bei denen sich in Folge festsitzender Lebensweise der sogenannte „radiale Typus“ ausbildet, anderseits die Bilaterien (oder Sphenoten), bei denen sich in Folge kriechender Lebensweise der sogenannte „bilaterale Typus“ entwickelt. Unter den Bilaterien stimmen die niederen Würmer (Acoelomi) durch Mangel des Coelom (der „Leibeshöhle“) und des Blutgefässsystems mit den Zoophyten noch überein aus diesen primären älteren acoelomen Würmern haben sich erst secundär die höheren Würmer (Coelomati) durch Ausbildung eines Coelom und eines (damit zusammenhängenden) Blutgefäss-Systems entwickelt. Vier divergente Descendenten der coelomaten Würmer sind die vier typischen höchstentwickelten Thierstämme, die Thier-Typen oder Phylen der Mollusken, Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten.

Die feste Grundlage für diese „Gastraea - Theorie“ und für die weitreichenden Consequenzen, welche wir nachstehend daraus ableiten werden, liefert meine Monographie der Kalkschwämme (1872). Ich war bei der Ausarbeitung dieser Monographie allerdings zunächst nur bestrebt, einerseits eine möglichst gründliche und umfassende Darstellung sämtlicher biologischer Verhältnisse dieser interessanten kleinen Thiergruppe zu liefern, anderseits auf Grund ihrer ausserordentlichen Formbiegsamkeit eine „analytische Lösung des Problems von der Entstehung der Arten“ zu versuchen, einen analytischen Beweis für die Wahrheit der Descendenz-Theorie zu geben. Allein neben diesem besonderen Hauptzwecke führte mich die Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme, die Entdeckung ihrer Gastrula-Form, sowie die Frage nach ihrer natürlichen Verwandtschaft und nach ihrer Stellung im Systeme des Thierreichs, von selbst und mit Nothwendigkeit zu der allgemeineren Frage nach der Homologie ihrer Keimblätter mit denjenigen der höheren Thiere, und somit weiterhin zu denjenigen Vorstellungs-Reihen, deren Kern mit einem Worte die Gastraea-Theorie bildet. Die Grundgedanken, welche nachstehend hier ausgeführt werden, sind alle bereits in der Monographie der Kalkschwämme enthalten; allein es fehlte dort an Raum und an passender Gelegenheit, sie weiter zu entwickeln. Indem ich diese Entwicklung der Gastraea-Theorie hier gebe, muss ich bezüglich der speciellen Beobachtungs-Reihen,

welche mir dabei als sichere empirische Basis dienen, durchgängig auf die Monographie der Kalkschwämme mich beziehen<sup>1)</sup>).

Für die scharfe Trennung des Thierreichs in die beiden Hauptabtheilungen der Protozoen und Metazoen, zwischen denen als fester Grenzstein die Gastraea steht, wurde nach oben hin dadurch der sicherste positive Anhalt gewonnen, dass ich bei den Spongien die Existenz eines Urdarms und die Entwicklung aus denselben beiden primären Keimblättern nachwies, welche bei allen Metazoen bis zu den Wirbelthieren hinauf dieselbe gemeinsame Grundlage für die ursprüngliche Körperbildung abgeben. Auf der andern Seite erhob sich die Forderung, für jene feste Grenzbestimmung nach unten hin dadurch eine entsprechende negative Sicherheit zu gewinnen, dass für sämtliche Protozoen der vollständige Mangel des Urdarms und der beiden primären Keimblätter nachgewiesen wurde. In dieser Beziehung boten eigentlich nur die Infusorien, insbesondere die Ciliaten, erhebliche Schwierigkeiten dar, da deren systematische Stellung bis in die neueste Zeit hinein zwischen den Urthieren, Pflanzenthieren und Würmern hin und her schwankte. Ich hoffe durch meine kürzlich veröffentlichten Untersuchungen „Zur Morphologie der Infusorien“<sup>2)</sup> diese schwierige Frage definitiv erledigt und auch den Angriffen der neuesten Zeit gegenüber die zuerst von SIEBOLD (1845) aufgestellte Ansicht sicher begründet zu haben, dass die Infusorien einzellige Organismen, mithin echte Protozoen sind.

Für den Nachweis der wahren Homologie der beiden primären Keimblätter bei sämtlichen Metazoen, ohne welchen die Gastraea-Theorie nicht haltbar ist, waren mir

1) Insbesondere sind folgende Abschnitte im ersten Bande der „Kalkschwämme“ zu vergleichen: Individualitätslehre (S. 89—124), Histologie (S. 130—S. 180), Organologie des Canal-Systems (S. 210—292), Entwicklungsgeschichte (S. 328—360), Anpassung (S. 381—391), Vererbung (S. 399—402) und Philosophie der Kalkschwämme (S. 458—484). Im letzteren Abschnitte sind namentlich die Reflexionen über die Stammform der Spongien (S. 453), die Keimblätter-Theorie und den Stammbaum des Thierreichs (S. 464, 465), das biogenetische Grundgesetz (S. 471) und die Ursachen der Formbildung (S. 481) für die Gastraea-Theorie von Bedeutung. Um unnütze Wiederholungen zu vermeiden muss ich auf diese Abschnitte aus dem ersten Bande (der Biologie der Kalkschwämme) wiederholt verweisen. Zahlreiche bezügliche Beobachtungen sind im zweiten Bande (dem System der Kalkschwämme) speciell mitgetheilt. Die erläuternden Abbildungen dazu sind auf den 60 Tafeln zu finden, welche den dritten Band (den Atlas der Kalkschwämme) bilden.

2) Jenaische Zeitschrift, VII. Bd. 1873, S. 516, Taf. XXVII, XXVIII.

von besonders hohem Werthe die ausgezeichneten Untersuchungen über die Ontogenie verschiedener niederer Thiere, welche A. KOWALEVSKY in den letzten sieben Jahren (in den Memoiren der Petersburger Akademie) veröffentlicht hat, und welche ich unter allen neueren ontogenetischen Arbeiten für die wichtigsten und folgerreichsten halten muss <sup>1)</sup>. Allerdings giebt KOWALEVSKY die von uns behauptete complete Homologie der beiden primären Keimblätter bei den verschiedenen Thierstämmen nicht zu und hält z. B. das Darmdrüsen-Blatt der Insecten, das Entoderm der Hydroiden u. s. w. für eigenthümliche Bildungen. Auch in der Deutung der secundären Keimblätter weicht er sehr von der unsrigen ab. Allein im Grossen und Ganzen glaube ich behaupten zu dürfen, dass die wichtigen, von ihm entdeckten Thatsachen lauter Beweise für die Wahrheit der Gastraea-Theorie sind. Dasselbe gilt von den ausgezeichneten und werthvollen Untersuchungen über die Ontogenie niederer Thiere, welche EDOUARD VAN BENEDEN jun. in verschiedenen Schriften, namentlich in seiner gekrönten Preisschrift über die Zusammensetzung und Bedeutung des Thier-Eies (1870) mitgetheilt hat <sup>2)</sup>.

In wesentlicher Uebereinstimmung mit den Vorstellungs-Reihen, welche mich zur Gastraea-Theorie geführt haben, hat kürzlich (im Mai 1873) E. RAY-LANKESTER einen sehr lesenswerthen Aufsatz über die primitiven Keimblätter und ihre Bedeutung für die Classification des Thierreichs veröffentlicht <sup>3)</sup>. Zwar weichen im Einzelnen unsere Anschauungen mehrfach ab und namentlich ist unsere Auffassung der secundären Keimblätter, sowie des Coeloms und des Gefässsystems im Verhältniss zu den Urnieren u. s. w. grundverschieden. Jedoch in den meisten Beziehungen und beson-

---

1) Die ontogenetischen Arbeiten von KOWALEVSKY, besonders diejenigen über Amphioxus, Ascidia, Euaxes, Holothuria u. s. w. haben bei Weitem noch nicht die Würdigung gefunden, welche sie wirklich verdienen. Dieser Umstand erklärt sich zum grossen Theil wohl durch die ausserordentlich nachlässige und unordentliche Form seiner Darstellung. Nicht allein wird das Verständniss dadurch sehr erschwert, dass der springende Gedankengang der logischen Gliederung und folgerichtigen Anordnung sehr entbehrt, sondern auch dadurch, dass die erläuternden Figuren zum Theil gar nicht erklärt, zum Theil falsch beziffert und ohne genügende Beziehung zum Texte gegeben sind.

2) EDOUARD VAN BENEDEN, Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. Bruxelles, 1870.

3) E. RAY-LANKESTER, On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals, and on the origin of vascular and lymph systems. Annals and Mag. of nat. hist. 1873. Vol. XI. S. 321.

ders in Rücksicht auf die Homologie der primären Keimblätter stimmt RAY-LANKESTER's Auffassung wesentlich mit der unsrigen überein. Diese Uebereinstimmung ist um so erfreulicher, als wir beide unabhängig von einander und auf verschiedenen Wegen zu denselben Resultaten gelangt sind.

In Betreff der Folgerungen, welche ich nachstehend aus der Gastraea-Theorie ableite, und welche einige der wichtigsten Grundfragen der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte, sowie der Systematik des Thierreichs betreffen, muss ich diejenige Berechtigung naturphilosophischer Speculation (oder mit anderen Worten: denkender Vergleichung empirischer Resultate) in Anspruch nehmen, ohne welche überhaupt nach meiner Ueberzeugung die allgemeine Biologie keinen Schritt vorwärts thun kann. Ich habe meine Auffassung dieser Berechtigung der nothwendigen Verschmelzung von empirischer und philosophischer Methode in meiner „kritischen und methodologischen Einleitung in die generelle Morphologie der Organismen“ sowie in meiner „methodologischen Einleitung“ zur Monographie der Kalkschwämme hinreichend erörtert und kann hier einfach auf jene ausführliche Rechtfertigung dieses Standpunktes verweisen.

Jedenfalls dürfte durch die nachstehenden Erörterungen schon jetzt der Nachweis geliefert sein, dass die Typen-Theorie von CUVIER und BAER, welche über ein halbes Jahrhundert hindurch bis heute die Basis des zoologischen Systems bildete, durch die Fortschritte der Ontogenie unhaltbar geworden ist. An ihrer Stelle errichtet die Gastraea-Theorie auf der Basis der Phylogenie ein neues System, dessen oberstes Classifications-Princip die Homologie der Keimblätter und des Urdarms, und demnächst die Differenzirung der Kreuzaxen und des Coeloms ist.

Grössere Bedeutung aber, als durch diese fundamentale Umgestaltung des zoologischen Systems, dürfte die Gastraea-Theorie dadurch gewinnen, dass sie der erste Versuch ist, ein causales Verständniss der wichtigsten morphologischen Verhältnisse und der typischen Hauptunterschiede im Bau der Thiere herbeizuführen, sowie die historische Reihenfolge in der Entstehung der thierischen Organ-Systeme aufzuklären. Vererbung und Anpassung in ihrer Wechselwirkung treten hier als die beiden einzigen formbildenden Factoren der organischen Form-Verhältnisse in ihr volles Licht. Vererbung

und Anpassung sind die beiden einzigen „mechanischen Ursachen“, mit deren Hülfe die Gastraea-Theorie die Entstehung der natürlichen Hauptgruppen des Thierreichs und ihrer charakteristischen Organisations-Verhältnisse erklärt.

### 3. Die phylogenetische Bedeutung der zwei primären Keimblätter.

Diejenige individuelle Entwicklungs-Form des Thierreichs, auf deren allgemeine Verbreitung sich die Gastraea-Theorie zunächst stützt, ist die Gastrula (Taf. I, Fig. 1—8). Mit diesem Namen habe ich in der Biologie der Kalkschwämme denjenigen frühzeitigen Entwicklungszustand belegt, in welchem der embryonale Thierkörper die denkbar einfachste Form der Person darstellt: einen einaxigen ungegliederten hohlen Körper ohne Anhänge, dessen einfache Höhle (Urdarm) sich an einem Pole der Axe durch eine Mündung öffnet (Urmund), und dessen Körperwand aus zwei Zellenschichten oder Blättern besteht: Entoderm oder Gastral-Blatt und Exoderm oder Dermal-Blatt<sup>1)</sup>.

Die Gastrula ist die wichtigste und bedeutungsvollste Embryonal-Form des Thierreichs. Die ausserordentliche Bedeutung, welche ich derselben beimesse, stützt sich erstens darauf, dass dieselbe bei Thieren der verschiedensten Klassen, von den Spongien bis zu den Wirbelthieren in derselben charakteristischen Form und Zusammensetzung wiederkehrt, und zweitens darauf, dass die morphologische und physiologische Beschaffenheit der Gastrula-Form an sich auf den monophyletischen Stammbaum des Thierreichs das hellste Licht wirft. Wollte man sich a priori eine möglichst einfache Thierform construiren, welche das wichtigste animale Primitiv-Organ, den Darm, und die beiden primären Keimblätter besitzt, so würde man zu derselben Form kommen, welche die Gastrula in Wirklichkeit darstellt.

Die Zusammensetzung und Structur der Gastrula habe ich in der Ontogenie der Kalkschwämme genau beschrieben (a. a. O. S. 333—337). Sie kehrt bei allen drei Familien dieser Thiergruppe

1) Ueber den festen Individualitäts-Begriff der Person (als des Morphon oder des morphologischen Individuums dritter Ordnung) vergl. meine Biologie der Kalkschwämme, S. 113. Ueber den festen Begriff der Gastrula vergl. ebendasselbst S. 333. In vielen Fällen ist unsere Gastrula identisch mit der embryonalen Thierform, die man bisher Planula nannte; allein in vielen anderen Fällen ist die sogenannte „Planula“ ein sehr verschieden zusammengesetzter Körper.

stets in derselben Gestalt wieder, bei den Asconen (*Asculmis armata*, Taf. 13, Fig. 5, 6); bei den Leuconen (*Leuculmis echinus*, Taf. 30, Fig. 8, 9); bei den Syconen (*Sycyssa Huxleyi*, Taf. 44, Fig. 14, 15). Ueberall zeigt sie denselben wesentlichen Bau und unterscheidet sich nur in ganz unwesentlichen Verhältnissen. Der einaxige ungegliederte Körper ist bald kugelig, bald eiförmig oder länglich rund, seltener sphäroidal oder linsenförmig abgeplattet. Der Durchmesser beträgt meistens zwischen 0,1 und 0,2 Mm. Die primitive Magenöhle oder der Urdarm (*Pro-gaster*) ist von derselben Gestalt wie der Körper, und öffnet sich an einem Pole der Längsaxe durch eine einfache Mundöffnung (den Urmund, *Prostoma*). Die beiden Zellschichten oder Blätter, welche die Magenwand zusammensetzen, unterscheiden sich in sehr charakteristischer Weise. Die innere Zellschicht, das Entoderm oder Gastralblatt, welches dem inneren oder vegetativen Keimblatte der höheren Thiere entspricht, besteht aus grösseren, dunkleren, kugeligen oder subsphärisch-polyedrischen Zellen, welche wenig von den Furchungszellen der Morula verschieden sind und durchschnittlich 0,01 Mm. Durchmesser haben. Die äussere Zellschicht, das Exoderm oder Dermalblatt, welches dem äusseren oder animalen Keimblatte der höheren Thiere entspricht, besteht aus kleineren, helleren, cylindrischen oder prismatischen Zellen, von denen jede ein langes Flimmerhaar, eine schwingende Geissel trägt und bei 0,02 Mm. Länge nur 0,004 Mm. Dicke besitzt. (In den schematischen Darstellungen der Gastrula auf der zu diesem Aufsatze gehörigen Taf. I, Fig. 1—8, sind die Flimmerhaare des Exoderms absichtlich weggelassen.)

Im Stamme der Pflanzenthier (Zoophyten oder Coelenteraten) kommt dieselbe Gastrula-Form nicht allein bei den verschiedensten Schwämmen, sondern auch bei den Acalephen sehr verbreitet vor<sup>1)</sup>, bei Hydroidpolypen und Medusen, bei Ctenophoren und Corallen (Taf. I, Fig. 2). Im Stamme der Würmer findet sich dieselbe Gastrula (der sogenannte „infusorien-artige Embryo“) bald in ganz derselben, bald in mehr oder minder modificirter Form bei den Plattwürmern (Turbellarien, Taf. I, Fig. 3 und Trematoden), bei den Rundwürmern (Nematoden, Sagitten), bei den Bryozoen

---

1) Die Gastrula der Pflanzenthier ist schon in vielen älteren und neueren Arbeiten über Spongien, Hydromedusen u. s. w. mehr oder weniger deutlich beschrieben und abgebildet worden. Vergl. die Mittheilungen von KOWALEVSKY „über die Entwicklung der Coelenteraten“ (Göttinger Nachrichten 1868, S. 154), ferner die Arbeiten von AGASSIZ, ALLMAN u. s. w.

und Tunicaten (Ascidien, Taf. I, Fig. 4), bei den Gephyreen und Anneliden (Phoronis, Euaxes, Lumbricus, Chaetopoden)<sup>1)</sup>. Im Stamme der Echinodermen scheint die Gastrula bei allen vier Klassen sehr verbreitet zu sein, namentlich bei den Asteriden und Holothurien<sup>2)</sup> (Taf. I, Fig. 6). Im Stamme der Arthropoden ist die Gastrula zwar nirgends in der ursprünglichen reinen Form mehr vollständig conservirt; allein es ist sehr leicht, die frühesten Entwicklungsformen des Nauplius (als der gemeinsamen Crustaceen-Stammform) und vieler niederen Tracheaten auf die Gastrula zu reduciren<sup>3)</sup> (Taf. I, Fig. 7). Im Stamme der Mollusken scheint die Gastrula namentlich in den Classen der Muscheln und Schnecken sehr verbreitet zu sein, wahrscheinlich auch bei den Spirobranchien<sup>4)</sup>; unter den Schnecken ist sie zuerst bei Limnaeus beobachtet worden (Taf. I, Fig. 5). Im Stamme der Vertebraten endlich ist die ursprüngliche Gastrula-Form nur noch bei den Acranien (Amphioxus) vollständig, conservirt (Taf. I, Fig. 8). Indessen lässt die Continuität, welche zwischen der Ontogenie des Amphioxus und der übrigen Wirbelthiere existirt, keinen Zweifel darüber bestehen, dass auch die Vorfahren der letzteren in früheren Zeiten der Erdgeschichte im Beginne ihrer Ontogenese die Gastrula-Form durchlaufen haben<sup>5)</sup>.

Diese Erscheinung, dass die Gastrula als früher individueller Entwicklungszustand bei Repräsen-

1) Ueber die Gastrula der Würmer sind besonders die Arbeiten von KOWALEVSKY zu vergleichen, Memoires de l'Acad. de St. Petersburg, Tom. X. No. 15 (1867), Tom. XVI, No. 12 (1871); seine Ontogenie der Phoronis, der Ascidien, und die embryologischen Studien an Würmern und Arthropoden.

2) Ueber die Gastrula der Echinodermen geben Aufschluss die Darstellungen von JOHANNES MÜLLER, von ALEXANDER AGASSIZ (Embryology of the Starfish, Taf. I, Fig. 25—28) und von KOWALEVSKY (Ontogenie der Holothurien).

3) Dass auch die Vorfahren der Arthropoden sich aus der Gastrula entwickelt haben müssen, ergibt sich klar aus der Vergleichung ihrer einfachsten frühesten Jugendzustände mit der Gastrula der Würmer (Vergl. besonders die Arbeiten von EDOUARD VAN BENEDEN und BESSELS über die Ontogenie der Crustaceen, von WEISMANN über die Ontogenie der Insecten).

4) Die Gastrula der Mollusken hat in einer kürzlich erschienenen Abhandlung E. RAY-LANKESTER beschrieben (Annals and Mag. February 1873, S. 86, 87). Bei vielen Muscheln und Schnecken entwickelt sie sich genau in derselben Weise, wie bei den Zoophyten, Würmern, Echinodermen, Amphioxus u. s. w.

5) Die Gastrula der Wirbelthiere, welche jetzt nur noch Amphioxus besitzt, hat uns KOWALEVSKY in seiner Ontogenie dieses ältesten Wirbelthieres kennen gelehrt (a. a. O. Taf. I. Fig. 16, 17).

stanten aller Thierstämme (nur die Protozoen ausgenommen) in derselben wesentlichen Zusammensetzung und Form wiederkehrt, ist eine biogenetische Thatsache von der grössten Bedeutung, und gestattet nach dem biogenetischen Grundgesetze den sicheren Schluss, dass alle diese Phylen des Thierreichs (mit Ausschluss der Protozoen) von einer einzigen unbekanntem Stammform gemeinsam abstammen, welche im Wesentlichen der Gastrula gleichgebildet war. Ich habe diese uralte, längst ausgestorbene Stammform, welche schon in früher Primordial-Zeit (während der laurentischen Periode) gelebt haben muss, in der Philosophie der Kalkschwämme *Gastraea* genannt (a. a. O. S. 345, 347, 467). Die Annahme dieser Stammform, deren nächste Nachkommen während jenes Zeitraums wahrscheinlich in vielen verschiedenen Gattungen und Arten von *Gastraea*-den auftraten, ist fest begründet durch die Homologie oder die morphologische Identität der Gastrula bei den verschiedensten Thierstämmen. Ein Zeugniß von besonderer Bedeutung ist dafür der Umstand, dass die Zellen der beiden Keimblätter ihre unterscheidenden Charactere überall (durch Vererbung) bewahrt haben. Ueberall sind die Zellen des inneren Keimblattes oder Entoderms durch indifferentere Beschaffenheit ausgezeichnet; ihre Form ist kugelig oder irregulär-polyedrisch, ihr Protoplasma ist trübe, körnig, locker, fettreich und färbt sich durch Carmin rasch und intensiv; ihr Nucleus ist gewöhnlich kugelig; meistens flimmern sie nicht. Hingegen sind die Zellen des äusseren Keimblattes oder Exoderms weiter differenzirt; ihre Form ist meistens cylindrisch oder konisch; ihr Protoplasma ist hell, klar, dicht, fettarm und färbt sich durch Carmin langsamer und weniger intensiv; ihr Nucleus ist gewöhnlich länglich; meistens flimmern die Exoderm-Zellen<sup>1)</sup>. Offenbar sind dieselben durch Anpassung an die umgebende Aussenwelt stärker modificirt als die innen gelegenen Entoderm-Zellen, welche den ursprünglichen Character der Morula-Zellen getreuer bewahrt haben. Auch verläuft die ontogenetische Bildung und Vermehrung bei den Exoderm-Zellen rascher als bei den Entoderm-Zellen.

Aus der Homologie der Gastrula bei allen Thierstämmen (mit Ausschluss der Protozoen) folgt mit Nothwendig-

1) Die Unterschiede zwischen dem Protoplasma der Exoderm- und Entoderm-Zellen sind ganz analog, wie die Unterschiede zwischen der hyalinen Rindenschicht (*Exoplasma*) und der körnigen Marksicht (*Endoplasma*) in dem einzelligen Thierkörper der Infusorien, Amöben u. s. w.

keit die wahre Homologie der ursprünglichen Darmanlage bei allen Thieren, sowie die Homologie der beiden primären Keimblätter, auch bei allen jenen höheren Thieren, die nach dem Gesetze der abgekürzten Vererbung den ursprünglichen Gastrula-Zustand verloren haben. Diese Homologie halte ich für so ausserordentlich wichtig, dass ich darauf hin den monophyletischen Ursprung der sechs höheren Thierstämme von der gemeinsamen Stammform der *Gastraea* annehme und sie alle zusammen als Keimblatt-Thiere (*Metazoa* oder *Blastozoa*) den noch nicht zur Keimblatt-Bildung gelangten Urthieren (*Protozoa*) gegenüber stelle. Diese Annahme bildet den Kern der *Gastraea*-Theorie, deren wichtigste Consequenzen nachstehend entwickelt werden sollen.

Dass die beiden permanenten Bildungshäute der Acalephen, Entoderm und Exoderm, den beiden Keimblättern der höheren Thiere wirklich homolog sind, hatte schon 1849 HUXLEY in seiner ausgezeichneten Abhandlung „On the anatomy and the affinities of the Medusae“ behauptet<sup>1)</sup>. Später ist dann vor Allen KOWALEVSKY, in einer Reihe von bedeutungsvollen ontogenetischen Arbeiten bemüht gewesen, diese Homologie über den grössten Theil des Thierreichs auszudehnen und zu zeigen, dass (mit wenigen Ausnahmen) die beiden wohlbekanntesten ursprünglichen Keimblätter der Wirbelthiere auch bei den wirbellosen Thieren der verschiedensten Stämme wiederkehren. Besonders wichtig wurde in dieser Beziehung seine glänzende Entdeckung von der identischen Ontogenese des *Amphioxus* und der *Ascidien* (1867), eine der bedeutendsten und folgenreichsten Entdeckungen der neueren Zoologie<sup>2)</sup>. Am

1) *Philosophical Transactions*, 1849, S. 425. „A complete identity of structure connects the foundation membranes of the Medusae with the corresponding membranes in the rest of the series; and it is curious to remark, that throughout, the inner and outer membranes appear to bear the same physiological relation to one another as do the serous and mucous layers of the germ; the outer becoming developed into the muscular system and giving rise to the organs of offence and defence; the inner, on the other hand, appearing to be more closely subservient to the purposes of nutrition and generation.“

2) Die bedeutende Tragweite, welche wir KOWALEVSKY'S VON KUPFFER bestätigter Entdeckung beimessen, beruht nach unserer Auffassung auf zwei Punkten. Erstens ist dadurch die tiefe Kluft zwischen den Wirbelthieren und den Wirbellosen ausgefüllt, welche bisher für unausfüllbar und für ein Haupthinderniss der Descendenz-Theorie galt. Zweitens ist dadurch auch für die Wirbelthiere, ebenso wie für die verschiedensten Wirbellosen, die ursprüngliche ontogenetische Entwicklung aus der Gastrula, mithin die gemeinsame Descen-

weitesten ausgeführt, zugleich aber doch theilweise beschränkt ist diese Homologie der beiden primordialen Keimblätter und der zunächst daraus entstehenden Organe in KOWALEVSKY'S neuester Arbeit, den „embryologischen Studien an Würmern und Arthropoden“ (1871). Die scharfsinnigste Beurtheilung und die entschiedenste Vertretung hat diese Theorie sodann durch NIKOLAUS KLEINENBERG in seiner vortrefflichen Monographie der Hydra gefunden, einem Werke, welches durch die glückliche Verbindung von genauester objectiver Beobachtung und klarer philosophischer Reflexion eine hervorragende Stellung unter den neueren morphologischen Arbeiten einnimmt. Endlich habe ich selbst in der Biologie der Kalkschwämme (a. a. O. S. 464) nachgewiesen, dass bei den Spongien die beiden primären Keimblätter zeitlebens in ihrer einfachsten Form persistiren, dass das äussere animale Keimblatt hier gleichzeitig die animalen Functionen der Empfindung und Bewegung, Skelettbildung und Deckung versieht, während das innere vegetative Keimblatt lediglich die vegetativen Functionen der Ernährung und Fortpflanzung besorgt. Zugleich habe ich daselbst die Keimblätter-Theorie direct auf den monophyletischen Stammbaum des Thierreichs angewendet und dadurch dem natürlichen System desselben die feste biogenetische Basis zu geben gesucht.

Als complet homolog im strengsten Sinne können durch die ganze Thierreihe hindurch (nach Ausschluss der Protozoen, also bei allen Metazoen, von den Spongien bis zu den Vertebraten hinauf) nur die beiden primären Keimblätter und die von ihnen umschlossene primitive Darmhöhle gelten. Die beiden Zellenschichten der Gastrula und der durch sie recapitulirten Gastraeaden, sowie das Exoderm und das Entoderm der Spongien sind in diesem strengsten Sinne unzweifelhaft complet homolog den beiden primären Keimblättern beim Embryo der Wirbelthiere, Gliederthiere, Weichthiere, Sternthiere und Würmer. Die scheinbaren Hindernisse, welche die Ausbildung eines Nahrungsdotters (und die damit zusammenhängende partielle Furchung) bei den meisten höheren Thieren dieser completen Homologie bereitet, sind leicht zu beseitigen und durch secundäre Anpassung zu erklären. Hingegen wird diese Homologie incomplet, sobald sich die beiden primären Keim-

denz von der Gastraea nachgewiesen. Alle Versuche, welche in neuester Zeit von verschiedenen Autoren gemacht worden sind, die Thatsache dieser fundamentalen Entdeckung zu bestreiten oder ihre Bedeutung zu entkräften, erscheinen so schwach, dass sie keiner Widerlegung bedürfen.

blätter zu differenziren und zwischen ihnen ein mittleres Keimblatt (Mesoderm) zu entwickeln beginnt. Die Ontogenese der Pflanzenthiere und Würmer lehrt deutlich, dass dieses mittlere Keimblatt stets als secundäres Product von einem der beiden primären Keimblätter oder von beiden zugleich abzuleiten ist. Eines oder beide primäre Keimblätter müssen daher nothwendig bei der Production des Mesoderms eine Differenzirung eingehen und können in Folge dessen jetzt nicht mehr mit den beiden unveränderten und permanenten Keimblättern der Gasträden und Spongien (Exoderm und Entoderm) complet verglichen werden. Sie müssen jetzt vielmehr, gleich den Mesoderm-Schichten selbst, als secundäre Keimblätter unterschieden werden<sup>1)</sup>.

#### 4. Die phylogenetische Bedeutung der vier secundären Keimblätter.

Während sich die Homologie der beiden primären Keimblätter mit dem Exoderm und Entoderm der Gastrula, und die phylogenetische Identität derselben in allen Thierstämmen (mit Ausnahme der Protozoen) schon jetzt ziemlich sicher annehmen lässt, so ist dagegen die Auffassung und Deutung des sogenannten Mesoderms oder des mittleren (dritten) Keimblattes, und aller der Theile, die sich aus diesem zwischen den beiden primären Keimblättern entwickeln, noch vielen Bedenken unterworfen. Die Widersprüche,

1) Die ursprüngliche Homologie der Gastrula in allen verschiedenen Thierstämmen, von den Spongien bis zu den Vertebraten, aus der wir hier direct auf die wahre Homologie des Darmes bei allen diesen Thieren, und auf ihre gemeinsame Descendenz von der Gastraea schliessen, ist von solcher Bedeutung, dass ich wenigstens den wichtigsten unter den Einwüfen, die man dagegen erheben könnte, widerlegen will. Dieser Einwurf betrifft die scheinbar sehr verschiedene Entstehung der Gastrula aus der Morula. In den meisten Fällen entsteht aus der Morula zunächst eine kugelige Keimblase, deren Wand aus einer Zellschicht zusammengesetzt ist. Indem sich diese Blase an einer Stelle selbst einstülpt, entsteht ein zweiblättriger Becher. Wenn diese Einstülpung vollendet ist, so dass der eingestülpte Theil (Entoderm oder Gastralblatt) sich innen an den äusseren, nicht eingestülpten Theil (Exoderm oder Dermalblatt) anlegt, ist die Gastrula fertig. Dieser Bildungsmodus der Gastrula scheint der ursprüngliche zu sein. In anderen Fällen hingegen höhlt sich die Morula von innen her aus und die centrale Höhlung (Magenhöhle), deren Wand aus zwei Blättern besteht, bricht secundär nach aussen durch (Mundöffnung). Dieser Bildungsmodus der Gastrula scheint aus dem ersteren durch abgekürzte Vererbung zusammengezogen zu sein. Das Resultat ist in beiden Fällen ganz dasselbe, und die scheinbar bedeutende Verschiedenheit der Genese ist secundär, als Anpassungs-Wirkung zu betrachten, wie RAY-LANKESTER (O. a. a. S. 330) sehr gut gezeigt hat.

welche in dieser Beziehung zwischen den verschiedenen Autoren existiren, sind so gross und so fundamental, dass es bei dem gegenwärtigen Zustande der ontogenetischen Literatur völlig unmöglich ist, dieselben in Uebereinstimmung zu bringen. Nicht allein wird der Ursprung und die weitere Entwicklung des mittleren Keimblattes in den verschiedenen Tiergruppen ganz verschieden geschildert, sondern sogar bei einem und demselben Thiere (wie z. B. beim Huhn, bei der Forelle) behaupten verschiedene Beobachter mit gleicher Sicherheit völlig entgegengesetzte Thatsachen. Der eine Autor lässt das Mesoderm eben so bestimmt aus dem unteren, wie der zweite Autor aus dem oberen Keimblatt hervorgehen; ein dritter Autor meint, dass ein Theil des Mesoderms aus dem unteren, ein anderer Theil aus dem oberen Keimblatt entstehe, und ein vierter Autor lässt gar einen Theil des mittleren Keimblatts oder auch wohl das Ganze aus dem nicht organisirten Nahrungsdotter „von aussen“ hineinwandern! Will man nun auch einen grossen Theil dieser unvereinbaren Widersprüche durch die Schwierigkeit der Beobachtung entschuldigen, so ist doch sicher der grössere Theil nur durch das flüchtige oder unmethodische Verfahren der Beobachter bedingt. Gerade in der Ontogenie des Mesoderms zeigt sich schlagend, wie nothwendig für ontogenetische Untersuchungen der beständige Hinblick auf die vergleichende Anatomie und die Phylogenie ist.

Um die Schwierigkeiten, welche die Entstehung des mittleren oder motorischen Keimblattes wirklich darbietet, zu bewältigen, dürfte es vor Allem gerathen sein, von vornherein die beiden wesentlich verschiedenen Bestandtheile zu sondern, aus denen dasselbe später zusammengesetzt erscheint, nämlich erstens die äussere Lamelle: BAER's Fleischschicht, REMAK's Hautplatte (besser: Hautfaserplatte) oder das Hautmuskelblatt (Parietal-Blatt des Mesoderms); und zweitens die innere Lamelle: BAER's Gefässschicht, REMAK's Darmfaserplatte oder das Darmmuskelblatt (Visceral-Blatt des Mesoderms). Es sprechen nämlich wichtige Gründe für die Annahme, dass diese beiden Blätter phylogenetisch ursprünglich verschieden sind, obgleich sie ontogenetisch bei vielen Thieren als secundäre Differenzirungen eines scheinbar einfachen mittleren Blattes auftreten. Diese Anschauung wurde bereits von BAER vertreten, der jedes der beiden primären Keimblätter in zwei Lamellen zerfallen lässt. Aus der Spaltung des äusseren oder animalen Keimblattes entsteht die Hautschicht und die Fleischschicht; aus der Spaltung des inneren

oder vegetativen Keimblattes entsteht die Gefässschicht und die Schleimschicht. Später wurde aber diese Anschauung fast allgemein verlassen und angenommen, dass zunächst nur aus einem der beiden primären Keimblätter ein drittes, mittleres Blatt entsteht, und dass die „Fleischschicht“ und „Gefässschicht“ Spaltungs-Producte dieses letzteren sind.

Allerdings scheint bei den Wirbelthieren schon die allererste Anlage des Mesoderms eine einheitliche zu sein, so dass die ganze Zellenmasse desselben von einem der beiden primären Keimblätter abzuleiten wäre. Allein schon der Umstand, dass bei einem und demselben Wirbelthier ein Theil der zuverlässigeren Beobachter mit derselben Bestimmtheit das mittlere Blatt aus dem oberen (animalen), wie ein anderer Theil aus dem unteren (vegetativen) Keimblatte ableitet, lässt die Vermuthung aufkommen, dass beide primäre Keimblätter sich am Aufbau des mittleren Keimblattes betheiligen. Diese Vermuthung wird fast zur Gewissheit durch die Vergleichung der Mesoderm-Entwicklung bei den verschiedenen Wirbellosen, wo in vielen Fällen nur das Hautmuskelblatt sich aus dem oberen Keimblatt, hingegen das Darmmuskelblatt aus dem unteren Keimblatt entwickelt. Unter vielen darauf bezüglichen Beobachtungen sind namentlich diejenigen von KOWALEVSKY über *Euaxes* bedeutungsvoll (Petersb. Mem. 1871, T. XVI, Nr. 12, S. 16, Taf. III). Uebrigens liegen auch bei den Wirbelthieren aus neuester Zeit mehrfache Beobachtungen vor, aus denen zu folgen scheint, dass ursprünglich, primär bei ihnen derselbe Entwicklungs-Modus stattfindet und dass die Vereinigung der beiden Muskelblätter in dem einfachen mittleren Keimblatt ein secundärer Vorgang, die darauf folgende Spaltung des letzteren in die beiden ersteren mithin ein tertiärer Process ist (Vergl. Taf. I, Fig. 11—16 nebst Erklärung). Besonders wichtig erscheint hierfür die genaueste Untersuchung der Vorgänge im Axentheile der Vertebraten-Keimscheibe. Hier erscheinen schon sehr frühzeitig die sämtlichen Keimblätter mehr oder minder innig zu der indifferenten Zellenmasse vereinigt, welche H1s mit dem Namen Axenstrang belegt und neben den Keimblättern zu den Uranlagen des Embryo rechnet. Diese letztere Ansicht ist ganz gewiss falsch. Denn wie die Vergleichung der *Gastrula* bei den verschiedenen Thierstämmen lehrt, ist überall die Scheidung der beiden primären Keimblätter ursprünglich eine vollständige; ihre Verbindung im Axenstrange der Wirbelthiere ist als secundäre *Concrescenz* aufzufassen. Sehr

wichtig aber erscheint die Beobachtung, dass dieser Axenstrang aus Zellen des unteren und oberen Keimblattes zusammengesetzt ist, und Zellen sowohl für die untere wie für die obere Lamelle des Mesoderms liefert. Sehr bedeutungsvoll ist ferner der Umstand, dass auch bei vielen Wirbelthieren schon sehr frühzeitig, gleich nach der Sonderung der Chorda von den Seitenplatten, und noch vor Differenzirung der Urwirbelplatten (!) eine horizontale Spaltung der Seitenplatten eintritt, die bis gegen die Axe hingehet. Allerdings verschwindet diese Sonderung des Mesoderms in zwei mittlere Blätter wieder während der Sonderung der Urwirbelplatten; sie ist aber doch wohl als Vorläufer der späteren bleibenden Spaltung der Seitenplatten aufzufassen. Eine entscheidende Bedeutung für diese wichtige Frage möchte ich der Beobachtung von KOWALEVSKY beilegen, wonach bei Amphioxus unzweifelhaft nur das Hautmuskelblatt vom äusseren, hingegen das Darmmuskelblatt vom inneren Keimblatt abstammt. Beide Muskelblätter sind hier ursprünglich völlig getrennt (a. a. O. S. 6; Taf. II, Fig. 20). Vergl. Taf. I, Fig. 13.

Betrachtet man dieses schwierige Problem im Lichte der Descendenz Theorie, so ergibt sich als das Wahrscheinlichste, dass die Zellen der Darmfaserplatte oder des Darmmuskelblattes sich in ähnlicher Weise aus den Zellen des Gastralblattes oder des vegetativen Blattes entwickeln, wie die Zellen der Hautfaserplatte oder des Hautmuskelblattes sich ursprünglich aus den Zellen des Dermalblattes oder des animalen Blattes hervorbilden. Für letzteren Vorgang ist die wichtige Entdeckung von KLEINENBERG höchst bedeutsam, wonach die Muskelfasern der Hydra (die erste Anlage des Mesoderms) noch nicht einmal selbstständige Zellen, sondern bloss faserförmige Fortsätze der nervösen Zellen des äusseren Keimblattes, der „Neuro-Muskel-Zellen“ sind.

Damit ist nun keineswegs gesagt, dass überall das Mesoderm aus diesen beiden Blättern ursprünglich zusammengesetzt wird. Da beide Muskelblätter hiernach unabhängig von einander entstanden wären, das dermale — der Hautmuskelschlauch — als Bewegungs-Organ für die Haut, das gastrale — der Darmmuskelschlauch — als Bewegungs-Organ für den Darm, so ist auch phylogenetisch der Fall denkbar, dass nur eines von Beiden zur Entwicklung gelangt. Dieser Fall liegt in der That bei einigen Hydroiden und wahrscheinlich bei der Mehrzahl der Acalephen vor; das Darmmuskel-Blatt fehlt hier und das ganze Mesoderm

ist Product des Exoderms, entspricht also mit allen seinen Theilen nur dem Hautmuskel-Blatt.

Dass bei den Wirbelthieren die beiden Muskelblätter im Axentheile des Körpers anfänglich zusammenhängen und erst später sich scheiden, lässt sich aus einem sehr alten Verwachsungsprocess der vier ursprünglich getrennten secundären Keimblätter erklären der in der Axe des Körpers bei den ältesten Acranien stattfand und mit der Entstehung eines inneren, centralen Axen-Skelets (der Chorda) in ursächlichem Zusammenhange stand. Dass gerade hier in dem „Axenstrang“ die Keimblätter sich schon frühzeitig inniger verbanden und dadurch vielfach eine ontogenetische Trübung und Abkürzung der ursprünglichen phylogenetischen Vorgänge erfolgte, darauf deutet auch die sehr frühzeitige Differenzirung der Chorda und viele andere eigenthümliche Vorgänge hin, welche in diesem axialen Körpertheile frühzeitig stattfinden. Hingegen lassen sich durch die Annahme, dass dieser centrale „Axenstrang“ ein secundäres Verwachsungs-Product ist, und dass demnach beide primäre Keimblätter (bei den fünf höheren Thierstämmen!) an der Zusammensetzung des Mesoderms Theil nehmen, nicht allein viele von jenen eigenthümlichen Vorgängen, sondern auch die Widersprüche der meisten Autoren befriedigend aufklären.

Bei dieser Auffassung lässt sich auch die Entstehung der Leibeshöhle sehr einfach physiologisch erklären. Man kann sich dieselbe ganz mechanisch vorstellen, sobald man sich die so eben entwickelten beiden Muskelblätter in gleichzeitiger und von einander unabhängiger Action denkt. Es wird dann zwischen Beiden sich nothwendig eine Spaltung herstellen und in der so entstandenen Höhle Flüssigkeit ansammeln. Diese durch die Darmwand in die primitive Leibeshöhle transsudirte Flüssigkeit ist das erste Blut, und einzelne während der Transsudation abgelöste Zellen des Darmfaser-Blattes, welche in dieser primitiven Blutflüssigkeit bleiben und sich vermehren, sind die ersten Blutzellen.

Die wahre Leibeshöhle der Thiere, das Coeloma (oder die sogenannte „Pleuroperitonealhöhle“<sup>1)</sup>) ist demnach phylo-

1) Die technische Bezeichnung *Coeloma*, welche ich in der Biologie der Kalkschwämme für die wahre Leibeshöhle der Thiere vorgeschlagen habe (S. 468) verdient vor dem bisher üblichen Ausdrucke *Pleuroperitonealhöhle* nicht allein wegen der grösseren Kürze und Bequemlichkeit den Vorzug, sondern vor allem deshalb, weil die letztere Bezeichnung auf die Wirbellosen im eigentlichen Sinne gar nicht anwendbar ist und eigentlich sich auf den jüngsten und

genetisch ebenso durch Auseinanderweichen der beiden Muskelblätter oder mittleren Keimblätter entstanden, wie das ontogenetisch aus der Embryologie der Wirbelthiere seit REMAK sicher bekannt ist. Da wo die beiden Blätter in Zusammenhang bleiben und den Darm an der Leibeswand festgeheftet erhalten, bildet sich das Mesenterium. Ich habe meine morphologische Auffassung der Leibeshöhle bereits in der Biologie der Kalkschwämme (S. 467) auseinandergesetzt und begnüge mich daher hier damit, nochmals ausdrücklich hervorzuheben, dass nach meiner Auffassung das Coelom durch den angegebenen Vorgang (Auseinanderweichen der beiden Muskelblätter) zuerst bei den Würmern entstanden ist und sich von diesen auf die vier höheren Thierstämme vererbt hat. Das Coelom oder die wahre Leibeshöhle fehlt hingegen noch sämtlichen Zoophyten (Spongien und Acalephen), sowie den niedersten Würmern, den Plathelminthen (Turbellarien, Trematoden, Cestoden). Mit dem Coeloma fehlt diesen Thieren zugleich das Blut und das Gefäß-System überhaupt. Denn diese Theile sind untrennbar verbunden. Wo sich die Spur von wahrer Leibeshöhle zeigt, da ist auch schon das erste Blut vorhanden, nämlich der Saft, der letztere erfüllt, die primitive „Haemolymph“ oder „Haemochylus“.

Bei dieser Auffassung des Coeloma befinde ich mich in fundamentalem Gegensatze zu der von den meisten Zoologen getheilten Ansicht von LEUCKART, der den Zoophyten (seinen Coelenteraten) ein echtes Coelom zuschreibt und (noch 1869) den Satz vertheilte: „Die Leibeshöhle der Coelenteraten liegt nicht zwischen Exoderm und Entoderm, sondern wird von letzterem umschlossen“<sup>1)</sup>. Eben so wenig kann ich die Auffassung von KOWALEVSKY theilen,

am meisten differenzirten Zustand des Coeloms bezieht, wie er nur den höchsten Wirbelthieren zukommt.

1) LEUCKART sagt (im Arch. für Naturg. 1870. II, S. 270): „Die Annahme, dass der innere Höhlenapparat der Coelenteraten nach seiner morphologischen Bedeutung der Leibeshöhle der übrigen Thiere entspreche, hat ziemlich allgemein Eingang in unsere Wissenschaft gefunden — eine Auffassung, welche die anatomischen Verhältnisse nicht bloss rechtfertigen, sondern dem Beobachter geradezu aufdrängen u. s. w.“ Hiergegen ist zu bemerken, dass schon VAN DER HOEVEN 20 Jahre früher in seiner Naturgeschichte (zu der LEUCKART „Berichtigungen“ lieferte) die Acalephen ganz richtig mit folgenden Worten charakterisirte: „Ventriculus parenchymate corporis sine cavitate abdominali inclusus; canales e ventriculo ortum ducentes.“ Später haben in demselben Sinne GEGENBAUR (1861), NOSCHIN (1865), SEMPER (1867) und KOWALEVSKY (1868) das coelenterische Höhlen-System der Zoophyten richtig als Darmhöhle aufgefasst.

welcher die Furchungshöhle oder Segmentationshöhle für die erste Anlage der Leibeshöhle erklärt. Ich kann in diesem Hohlraum, der sich während der Furchung zwischen den Furchungszellen bildet und später die Höhlung der Keimblase (*Vesicula blastodermica*) bildet, nur eine vorübergehende Höhlung ohne jede bleibende morphologische Bedeutung erblicken. In der That verschwindet dieselbe auch immer wieder im Laufe der Ontogenese und geht niemals direct in das wahre Coelom über. Dieses letztere erscheint erst viel später, als eine wahre Neubildung, eine Spalte zwischen den beiden Muskelblättern. Nach KOWALEVSKY'S Ansicht würde das Coelom phylogenetisch viel älter als die Darmhöhle sein, während in der That das Umgekehrte der Fall ist. Der Darm hat als Primitiv-Organ bei den Zoophyten und Acoelomen sicher sehr lange existirt, bevor sich (bei den Coelomaten) zwischen Darmwand und Leibeswand die wahre Leibeshöhle entwickelte.

##### 5. Die systematische Bedeutung der Gastraea-Theorie.

Für das natürliche System des Thierreichs, oder was dasselbe ist, für seinen Stammbaum, ergeben sich aus den bisherigen Erörterungen folgende Schlüsse, welche ich zum Theil bereits in der Biologie der Kalkschwämme, zum Theil in der vierten Auflage der „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ (im 18. Vortrage) angedeutet habe. Zunächst zerfällt das ganze Thierreich in zwei grosse Hauptgruppen, deren scheidende Grenzmarke die Gastrula bildet: einerseits die Stammgruppe der Urthiere (*Protozoa*) andererseits die sechs höheren Thierstämme, die wir jenen als Keimblattthiere (*Metazoa* oder *Blastozoa*) gegenüber stellen. Bei den Urthieren (*Protozoa*) besteht der ganze Körper entweder 1) aus einer einfachen Cytode (Moneren, Monothalamien) oder 2) aus einem Aggregate von Cytoden (Polythalamien) oder 3) aus einer einfachen Zelle (Amoeben, einzellige Gregarinen, Infusorien) oder 4) aus einem Aggregate von einfachen, gleichartigen Zellen (vielzellige Gregarinen, Synamoeben), oder endlich 5) es sind zwar die Zellen des Körpers in geringem Grade differenzirt, aber sie bilden noch keine Keimblätter, und umschliessen noch keine wahre Darmhöhle. Die Individualität der Urthiere bleibt stets auf sehr niedriger Stufe stehen. Sie bilden nämlich entweder ein Morphon erster Ordnung, eine einfache Plastide (eine Cytode oder eine Zelle); oder sie bilden höchstens ein Mor-

phon zweiter Ordnung, ein „Organ“ in rein morphologischem Sinne, ein Idorgan (Vergl. die Individualitätslehre in der Biologie der Kalkschwämme, S. 103 u. s. w.). Niemals aber erheben sich die Protozoen zu dem Formwerthe eines Morphon dritter oder vierter Ordnung, einer Person oder eines Stockes (in dem an letzterem Orte festgestellten Begriffe). Ebenso wie den Protozoen ein wirklicher Darm fehlt (das erste und älteste Organ der Keimblatt-Thiere), ebenso fehlen ihnen alle differenzirten Organ-Systeme, welche sich bei den letzteren finden. Es fehlen ihnen Nerven-System, Muskel-System, Gefäss-System, Dermal-System u. s. w. Ebenso fehlen ihnen die differenzirten Gewebe.

Aus den tiefliegenden Gründen, welche ich im zweiten Buche der generellen Morphologie und in meiner Monographie der Moneren ausführlich entwickelt habe, erscheint es für das Verständniss der generellen Biologie von wesentlichem Vortheil, mindestens einen grossen Theil der sogenannten Protozoen aus dem Thierreich überhaupt auszuschneiden und als Angehörige des neutralen, zwischen Thierreich und Pflanzenreich mitten inne stehenden Protisten-Reiches zu betrachten. Dahin gehört ein Theil der Moneren, der Amoeboiden und der Flagellaten, ferner die Catallacten, die Labyrinthuleen, die Myxomyceten und die ganze formenreiche Classe der Rhizopoden mit allen ihren verschiedenen Abtheilungen: Acyttarien Radiolarien u. s. w.). Alle diese Protisten sind als selbstständige organische Stämme oder Phylen zu betrachten, welche mit dem Thierreich in keinerlei genealogischem Zusammenhange stehen und mithin auch nicht in sein natürliches System gehören. Hingegen sind diejenigen einfachsten Organismen, welche zu den wirklichen Stammformen des Thierreichs gehören und die wahre Wurzel des thierischen Stammbaumes begründen, oder welche selbstständige Wurzelausläufer jener Wurzel repräsentiren, sowie endlich auch jene einfachsten Organismen, welche unzweifelhaft thierischen Charakter zeigen (wie die Infusorien), als wirkliche Urthiere oder Protozoen von jenen neutralen Urwesen oder Protisten zu trennen. Als solche echte Urthiere wären diejenigen Moneren und Amoeben anzusehen, welche wirklich die ältesten Stammformen des Thierreichs repräsentiren, und die ich in der vierten Auflage der Schöpfungsgeschichte als Eithiere (*Ovularia*) zusammengefasst habe, weil sie den Formwerth der einfachen (kernhaltigen) Eizelle oder der (kernlosen) Eicytode besitzen. Ferner wären dahin die der Planula entsprechenden Thierformen (Planäaden), endlich die Gre-

garinen, die Acineten und die echten bewimperten Infusorien (Ciliata) zu rechnen.

Die zweite Hauptabtheilung des Thierreichs bilden die sechs höheren Thierstämme, welche sämmtlich von der gemeinsamen Stammform der Gastraea abzuleiten sind. Wir fassen sie als Keimblattthiere (Metazoa oder Blastozoa) oder Darmthiere (Gastrozoa) zusammen. Bei allen diesen Thieren, von den Spongien bis zu den Vertebraten hinauf, entwickelt sich der Leib ursprünglich stets aus zwei primären Keimblättern, dem animalen Exoderm und dem vegetativen Entoderm. Das letztere umschliesst stets eine wahre Darmhöhle mit Mundöffnung<sup>1)</sup>. Demnach hat der Körper den Formwerth eines Morphon dritter Ordnung, einer wahren Person, oder ist aus mehreren Personen zusammengesetzt, also ein Form-Individuum vierter Ordnung, ein Stock (Biologie der Kalkschwämme, S. 103 u. s. w.). Zum Mindesten besitzen alle diese Keimblatt-Thiere zwei differenzirte Organ-Systeme, nämlich das Haut-System (die Decke des äusseren Keimblattes mit ihren Derivaten) und das Darmsystem (die Darmauskleidung des inneren Keimblattes mit ihren Derivaten).

Für die weitere Classification der Metazoen könnte man in erster Linie vorzüglich drei verschiedene Eintheilungs-Principien verwerthen: 1) Den Mangel oder Besitz des Coeloms; 2) die verschiedene Zahl der secundären Keimblätter; 3) die radiale oder bilaterale Grundform.

Wenn man das Hauptgewicht auf das Coelom und das damit zusammenhängende Gefäss-System oder Blutsystem legen will, so zerfällt die Hauptabtheilung der Metazoen zunächst in zwei verschiedene Gruppen: einerseits die niederen Keimblattthiere, ohne Coelom und ohne Haemolymphe: Zoophyten und Acoelomen (Plathelminthen); andererseits die höheren Metazoen, mit Coelom und mit Haemolymphe: die Coelomaten und die aus ihnen hervorgegangenen vier höchsten Thierstämme: Echinodermen, Arthropoden, Mollusken und Vertebraten (Vergl. die Biologie der Kalkschwämme, S. 465, 468). Für diese beiden Gruppen könnte man im strengsten

1) Die wenigen darmlosen Thiere unter den Blastozoen, die Cestoden und Acanthocephalen, dürfen hier nicht als Einwurf gelten, da sie offenbar den Darm durch Parasitismus verloren haben und ursprünglich von darmführenden Würmern abstammen. Dies geht aus ihrer vergleichenden Anatomie und Ontogenie unzweifelhaft hervor (Vergl. Generelle Morphologie Bd. II, S. LXXX).

Sinne des Wortes (aber allerdings nicht in der entsprechenden Begrenzung ihres Autors) die uralten Bezeichnungen des ARISTOTELES: Anaema und Enaema anwenden. Anaema oder wahre „blutlose“ Metazoen sind die Zoophyten und Plathelminthen (Acoelomen); Enaema oder wahre „Blutthiere“ sind hingegen die Coelomaten (Würmer mit Blut und Coelom) und die daraus entsprungene vier höchsten Thier-Phylen. Erstere könnten als Anaemaria, letztere als Haemataria bezeichnet werden.

Der Versuch, die Zahl und Differenzirung der constituirenden Keimblätter als fundamentales Eintheilungs-Prinzip für die Hauptgruppen des Thierreichs zu verwerthen, ist in neuester Zeit zweimal in verschiedener Weise ausgeführt worden, von GUSTAV JAEGER und von E. RAY-LANKESTER. Der erstere liefert in seinem gedankenreichen Lehrbuche der allgemeinen Zoologie (1871) ein besonderes Kapitel über die „Lehre von den Schichten und den Schichtengruppen: Stratographie des Thierkörpers“. JAEGER unterscheidet hier: 1) Zweischichtige Thiere („Die niedrigsten mehrzelligen Thiere“); 2) Dreischichtige Thiere (Coelenteraten); 3) fünfschichtige Thiere (Enteraten oder Darmthiere: unsere Bilaterien, die fünf höheren Thierstämme). So anerkanntenswerth der Versuch ist, in dieser Weise die „Stratographie“ für die animale Morphologie zu verwerthen, so müssen wir ihn doch im Einzelnen für misslungen erklären. Es ergibt sich dies sofort durch Vergleichung von JAEGER'S Darstellung (besonders § 55, 67) mit unserer Darstellung im vorliegenden Aufsätze, der die Gastraea-Theorie zur Basis hat. Ebenso kann ich auch dem Versuche von RAY-LANKESTER (a. a. O. S. 325) nicht im Einzelnen beistimmen. Er unterscheidet 1) Homoblastica: ohne differenzirte Keimblätter (Protozoa), 2) Diploblastica: mit zwei Keimblättern (Coelenterata), 3) Triploblastica: mit drei Keimblättern (die fünf höheren Stämme, unsere Bilaterien).

Nach unserer eigenen Ansicht würde man vielmehr, wenn man in dieser Weise die Hauptgruppen des Thierreichs durch die Zahl der Keimblätter charakterisiren wollte, folgende 4 oder 5 Abtheilungen zu unterscheiden haben: 1) Ablasteria: Thiere ohne Keimblätter (*Protozoa*); 2) Diblasteria: Thiere mit zwei permanenten Keimblättern (Gastraeaden und Spongien, niederste Acalephen); 3) Triblasteria; Thiere mit drei Keimblättern (die Mehrzahl der Acalephen: Hydromedusen, Ctenophoren, Corallen) 4) Tetrablasteria: Thiere mit vier Keimblättern (Hautsinnesblatt, Hautmuskelblatt, Darmmuskelblatt, Darmdrüsenblatt): Die

Bilaterien oder die vereinigten fünf höheren Thierstämme. Unter diesen letzteren würden die Acoelomen (die Würmer ohne Leibeshöhle und ohne Blut, die Plathelminthen) den niederen Entwicklungszustand darstellen, aus welchem sich erst secundär durch Auseinanderweichen der beiden Muskelblätter die Coelomaten (die Würmer mit Leibeshöhle und mit Blut) entwickelt haben. Divergirende Descendenten von vier verschiedenen Coelomaten-Formen sind die vier höchsten Thierstämme: Echinodermen, Arthropoden, Mollusken, und Vertebraten. Die Ableitung dieser vier typischen Phylen aus der gemeinsamen Stammgruppe der Würmer ist nicht schwer. Noch jetzt zeigt uns die vergleichende Anatomie und Ontogenie, dass dieselben nahe Verwandte unter den Coelomaten haben. Die Anneliden führen zu den Arthropoden und Echinodermen, die Bryozoen (?) zu den Mollusken, die Tunicaten (Ascidien) zu den Vertebraten hinüber (Vergl. den XVIII. Vortrag der Natürlichen Schöpfungsgeschichte). Wenn man im Sinne JAEGER'S das (durch Spaltung des animalen und vegetativen Muskelblattes entstandene) Coelom und die dazu gehörigen Zellen (Coelom-Epithelien, Lymphzellen, Blutzellen) als Repräsentanten einer besonderen fünften Schicht, eines intermediären fünften Keimblattes ansehen wollte, so würde man als Tetrablasterien nur die Acoelomen (Plathelminthen) und vielleicht einen Theil der Acalephen auffassen haben. Hingegen würden alle mit Coelom versehenen Thiere (die Coelomaten und die vier höchsten Thierstämme) eine besondere fünfte Hauptgruppe bilden; Pentablasteria (mit fünf Keimblättern oder principalen Gewebsschichten: 1. Hautsinnesblatt, 2. Hautmuskellblatt, 3. Coelomblatt oder Lymphblatt, Gefäßblatt in modificirtem Sinne, 4. Darmfaserblatt, 5. Darmdrüsenblatt).

Eine Zusammenstellung dieser fünf Hauptgruppen des Thierreichs mit den bekannten gewöhnlich angenommenen „Typen“ würde folgende Resultate ergeben:

1. Ablasteria	1. Protozoa	Protozoa	Protozoa
2. Diblasteria	2. { Gastraeada	} Zoophyta	} Metazoa
	3. Spongiae		
3. Triblasteria	3. Acalephae	} Vermes	
4. Tetrablasteria	4. Acoelomi		
	5. { Coelomati	} Typozoa	
	6. Mollusca		
5. Pentablasteria	7. { Echinoderma		
	8. Arthropoda		
	9. Vertebrata		

So verlockend es nun auch von phylogenetischem Gesichtspunkte aus erscheinen könnte, in dieser Weise die Zahl und Differenzierung der Keimblätter als Basis für die Classification des Thierreichs zu verwerthen, so ergeben sich doch bei näherer Betrachtung bedenkliche Hindernisse, welche die strenge Durchführung diese Eintheilungs-Princips nicht gestatten. Abgesehen davon, dass wir überhaupt die Ontogenese vieler Thiere (besonders aus den niederen Stämmen) noch gar nicht genügend kennen, finden sich vermittelnde Uebergangs-Formen zwischen den fünf angeführten Gruppen, welche keine scharfe Trennung zulassen, und ausserdem kommen in den niederen Phylen der Metazoen Fälle vor, in denen nahe verwandte Formen eines Stammes zu verschiedenen Gruppen der Blasterien gestellt werden müssen. Obwohl die meisten Acalephen (Hydromedusen, Ctenophoren, Corallen) wahrscheinlich Triblasterien sind, kommen doch unter ihren niederen Formen (Hydra) Diblasterien und unter ihren höheren Formen wahrscheinlich viele Tetrablasterien vor. Unter den Acoelomen (Plathelminthen) finden sich wahrscheinlich neben den vorwiegenden Tetrablasterien viele Triblasterien oder selbst Diblasterien u. s. w.

Aus diesen und anderen Gründen erscheint es vielmehr geboten, für die weitere Eintheilung der Metazoen als maassgebendes Princip lediglich die Grundzüge ihrer Phylogenie zu verwerthen, wie sie sich aus der vergleichenden Anatomie und Ontogenie der Metazoen ergeben, und wobei die stereometrische (radiale oder bilaterale) Grundform der Körperanlage eine entscheidende Rolle spielt. Die weitere Entwicklung der Gastrula erscheint hier zunächst bestimmend. Dieser folgend bin ich bereits in der Biologie der Kalkschwämme zu der Annahme gelangt, dass die Descendenten der Gastraea, als der gemeinsamen Stammform aller Metazoen, sich zunächst in zwei Linien spalteten: den Protascus, welcher als die Stammform aller Zoophyten, und die Prothelmis, welche als die gemeinsame Stammform aller fünf höheren Thierstämme anzusehen ist. Die Spaltung dieser beiden Hauptlinien ist ganz mechanisch durch die zweifach verschiedene Lebensweise bedingt, der sich die Descendenten der monaxonien (weder „radiären“, nach „bilateralen“) Gastraea zunächst anpassten. Die eine Gruppe gab die frei bewegliche Lebensweise der schwimmenden Gastraea auf, setzte sich mit dem aboralen Pole ihrer Körperaxe fest und entwickelte sich dann eo ipso weiterhin zum sogenannten „radialen Typus“ (Zoophyten). Die andere Gruppe der Gastraea-Descendenten be-

hielt die freie Ortsbewegung bei, ging aus der schwimmenden Bewegungsform in die kriechende auf den Meeresboden über, und entwickelte sich eo ipso zum sogenannten „bilateralen Typus“ (die fünf höheren Thierstämme, Würmer und Typozoen). Ich betrachte demnach lediglich einerseits die festsitzende Lebensweise bei der Stammform der Zoophyten (*Protascus*), als die mechanische „wirkende Ursache“ ihres radialen Typus oder genauer ausgedrückt ihrer actinoten (regulär-pyramidalen) Grundform; andererseits die kriechende Lebensweise bei der Stammform der Würmer (*Prothelmis*) als die mechanische causa efficiens ihres bilateralen Typus oder genauer ausgedrückt ihrer dipleuren (amphithec-pyramidalen) Grundform. Diese hat sich von den Würmern auf die vier höchsten Thierstämme vererbt.

Auf Grund dieser phylogenetischen Betrachtung können wir die sämtlichen, ursprünglich bilateralen Descendenten der Gastraea (die Abkömmlinge der Prothelmis) in eine natürliche Hauptabtheilung zusammenfassen, welche wir kurz Bilateria oder Sphenota („Keilthiere“, wegen der keilartigen Grundform im Sinne BRONN'S) nennen wollen. Diese Gruppe umfasst sämtliche Würmer und die davon abzuleitenden vier höchsten Thierstämme: Mollusken, Echinodermen, Arthropoden, Vertebraten<sup>1)</sup>.

## 6. Die Bedeutung der Gastraea-Theorie für die Homologie der Typen.

Durch die Vergleichung der Keimblätter bei den verschiedenen Thierstämmen werden wir zu der wichtigen Frage geführt, wie weit überhaupt die Organe und Organsysteme bei den sieben Phylen des Thierreichs einer morphologischen Vergleichung zugänglich sind, wie weit zwischen denselben eine wirkliche Homologie im strengsten Sinne (also Homophylie) durchzuführen ist. Diejenigen, welche an der BAER-CUVIER'schen Typen-Lehre in ihrer ursprünglichen starren Fassung festhalten und alle Typen des

1) Bei den sämtlichen Wirbelthieren, Gliederthieren und Weichthieren ist die dipleure oder bilaterale Grundform ebenso unbestritten, wie bei den Würmern. Aber auch die Stammform der Echinodermen besitzt dieselbe Grundform. Als solche betrachten wir nach unserer Echinodermen-Theorie die gegliederte Wurm-Person, welche im Asteriden-„Arm“ noch am meisten ihre Selbstständigkeit bewahrt hat. Die radiale Form der entwickelten Echinodermen-Stöcke (sternförmige Cermen aus 5 oder mehr Personen) bildet daher ebenso wenig einen Einwurf dagegen, als die radiale Form der Synascidien-Stöcke (Botryllus).

Thierreichs als völlig gesonderte morphologische Einheiten betrachten, müssen natürlich jene Frage überhaupt verneinen. Diejenigen hingegen, welche die Typen-Theorie im Lichte der Descendenz-Theorie betrachten und die von uns hier versuchte Modification derselben durch die Gastraea-Theorie, sowie die damit zusammenhängende Generalisation der Keimblätter-Theorie gelten lassen, müssen bis zu einem gewissen Grade eine solche morphologische Vergleichung gestatten. In der That hat sich auch GEGENBAUR neuerdings in diesem Sinne ausgesprochen<sup>1)</sup>, und ebenso KOWALEVSKY in seiner neuesten Arbeit<sup>2)</sup>.

So ausserordentlich wichtig und interessant diese Frage nach den Homologien der Thierstämme für die vergleichende Anatomie und Phylogenie ist, so schwierig und verwickelt erscheint bei dem gegenwärtigen unvollkommenen Zustande der Morphologie ihre sichere Beantwortung. Ich lege daher den nachfolgenden Erörterungen nur den Werth eines provisorischen Versuches bei. Das Phylum der Protozoen bleibt natürlich von dieser Betrachtung ganz ausgeschlossen, da nach unserer vorher dargelegten Ansicht kein Thier dieser Wurzelgruppe sich bis zur Bildung von Keimblättern erhebt, und demnach auch die aus letzteren entwickelten Organe den Protozoen völlig abgehen. Mithin halten wir z. B. jede morphologische Vergleichung irgend eines Theiles des Infusorien-Körpers mit einem scheinbar entsprechenden (und physiologisch vielleicht gleichwerthigen, also analogen) Theile eines Keimblatt-Thieres für ganz unzulässig. Wie ich bereits in dem Aufsätze „Zur Morphologie der Infusorien“ (a. a. O.) gezeigt habe, kann z. B. der Darm der Ciliaten physiologisch als solcher aufgefasst und mit dem Darm der Metazoen verglichen werden. In morphologischer Beziehung können diese Theile aber überhaupt nicht verglichen werden. Der Ciliaten-Darm ist Bestandtheil einer einzigen hoch differenzirten Zelle; der Metazoen-Darm ist ein Hohlraum, der von dem vielzelligen inneren Keimblatte umschlossen ist. Nur zwischen den sechs Stämmen der Metazoen, die alle von der Gastraea abzuleiten sind, können Homologien existiren.

Als die sicherste und allgemeinste Homologie, welche durch die ganze Reihe der Metazoen (von den Spongien bis zu den Vertebraten) durchführbar ist, ergibt sich die Vergleichung der-

1) GEGENBAUR, Grundzüge der vergl. Anatomie II. Aufl. S. 82.

2) KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden 1871, Schluss.

jenigen Organe, welche bei den einfachsten Metazoen, den Gastraeaden und den niedersten Spongien) bereits differenziert sind, und bei diesen zeitlebens in ihrer einfachsten Anlage verharren. Das ist erstens der primitive Darmcanal mit seinem Epithelium (dem Darmdrüsenblatt, Entoderm der Gastrula); und zweitens die oberflächlichste Körperbedeckung, das Hautsinnesblatt oder die Epidermis, Exoderm der Gastrula). Bezüglich dieser letzteren ist ausdrücklich hervorzuheben, dass zwar die ursprüngliche complete Homologie der Epidermis bei den sechs Metazoen-Phylen durch frühzeitig eintretende Häutungs-Processe vielfach gestört und incomplet werden kann, indem die ursprünglich oberste Epidermis-Schicht in eine vergängliche embryonale Hülle verwandelt oder abgestreift wird (z. B. Hydra, KLEINENBERG); dass aber nichtsdestoweniger mindestens eine Zellschicht der Epidermis sich constant erhält und als Ausgangslager für die übrigen dient, mithin die Epidermis als Ganzes, und als Derivat des einfachen Exoderms der Gastrula, bei allen sechs Metazoen-Stämmen homolog ist<sup>1)</sup>.

Sehr schwierig ist die Frage nach der Homologie des Central-Nerven-Systems. Unzweifelhaft ist dasselbe bei allen sechs Stämmen der Metazoen aus dem Exoderm hervorgegangen; aber das Centralnerven-System der Zoophyten ist sicher unabhängig von demjenigen der Würmer entstanden und diesem in

1) Die Bildung vieler embryonaler Hüllen, welche ontogenetisch aus dem obersten Keimblatt (dem Hornblatt) entstehen, ist wohl phylogenetisch durch Häutungen (oder „Mausierungen“) zu erklären, welche die Vorfahren des betreffenden Organismus in früheren Perioden der Erdgeschichte erlitten haben. So ist namentlich die Larvenhaut vieler höheren Crustaceen, die innerhalb der Eischale entsteht und selbst mehrfach gewechselt wird, auf wiederholte Häutungen der Crustaceen-Stammform, des Nauplius, und anderer aus diesem entstandenen alten Stammformen zu deuten (Vergl. die bezüglichen Angaben und Deutungen in den betreffenden Schriften von FRITZ MÜLLER, EDOUARD VAN BENEDEK, A. DOERN u. s. w.). Ebenso ist vielleicht auch das sogenannte Amnion bei manchen Thieren zu deuten. Das Amnion der Wirbelthiere ist dagegen sicher anderen Ursprungs. Was die specielle Homologie dieses Amnion bei Vertebraten und Arthropoden betrifft, wie sie von KOWALEVSKY und Anderen behauptet wird, so wird dieselbe, abgesehen von anderen Gründen, schon dadurch widerlegt, dass das Amnion nur den drei höheren Wirbelthierklassen (Amnioten) zukommt. Offenbar hat sich dasselbe hier also erst während der Entstehung der Amnioten-Stammformen aus den Amphibien entwickelt, und ist gänzlich unabhängig von dem Amnion der Arthropoden. Letzteres ist dem letzteren nur analog (und homomorph) aber nicht wirklich homolog (homophyl).

keiner Weise zu vergleichen. Hingegen ist die einfachste Form des Centralnerven-Systems, welche sich bei den Würmern findet, nämlich das über dem Schlunde gelegene einfache Nervenknotten-Paar, das sogenannte obere Schlundknotten-Paar oder Urhirn erstens in allen Classen des Würmerstammes als homolog zu betrachten, und zweitens auch dem gleichnamigen Theile der Mollusken und Arthropoden, sowie der ursprünglichen Medullarrohr-Anlage der Wirbelthiere zu vergleichen (von der das Gehirn der letzteren nur der vorderste differenzierte Abschnitt ist<sup>1)</sup>). Bei den Echinodermen ist dieses ursprüngliche Central-Organ verloren gegangen; ihr Schlundring ist nur eine secundäre Commissur zwischen den fünf radialen Nervensträngen, welche bei den Asteriden in der ursprünglichsten Form auftreten. Jeder dieser fünf Radial-Nerven der Echinodermen ist homolog dem gegliederten Bauchmark der Anneliden und Arthropoden. Vorbedingung für die Annahme dieser scheinbar paradoxen Vergleichung ist die Richtigkeit meiner Theorie vom Ursprung der Echinodermen, wonach als die Stammform dieses Phylum die Asteriden-Form zu betrachten ist, ein Stock von fünf sternförmig verbundenen, gegliederten Würmern. Diese Theorie ist zwar von CLAUS, LEUCKART SEMPER und Anderen verworfen worden, ohne dass sie jedoch irgend eine andere natürliche Theorie an deren Stelle gesetzt und den Versuch zur Erklärung der Echinodermen-Entstehung gemacht hätten. Auf der anderen Seite hat meine Theorie, welche diese Entstehung vollständig erklärt, die vollkommene Zustimmung von zwei Zoologen ersten Ranges erhalten, auf deren morphologisches Urtheil ich das grösste Gewicht lege, GEGENBAUR und M. SARS (senior), letzterer bekanntlich einer der genauesten Kenner der Echinodermen<sup>2)</sup>.

1) Nicht homolog ist selbstverständlich nach dieser Auffassung das Rückenmark der Wirbelthiere und das Bauchmark der Gliederthiere; diese können ebenso wenig verglichen werden, als der sympathische Grenzstrang der ersteren und das Bauchmark der letzteren.

2) Die Entstehung des Centralnerven-Systems aus der ursprünglichen Oberhaut des Thierkörpers, dem Hornblatte, ist eines der schlagendsten Beispiele für den Werth der phylogenetischen Auffassung und ihre Bedeutung für das Verständniss der ontogenetischen Prozesse. Bisher hat man fast allgemein jene Entstehung des „inneren“ Nervensystems aus dem äusseren Keimblatte wunderbar und paradox gefunden. Sobald man sich aber die Frage stellt: „Wie kann überhaupt das Nervensystem zuerst (phyletisch) entstanden sein“, so wird man nach reiflichem Nachdenken darüber nur die eine Antwort geben können: „Aus den oberflächlichsten Körpertheilen, welche mit der

Die Sinnesorgane der verschiedenen Thierstämme sind zum grössten Theile (mit Ausnahme der Haut als Tast-Organ, vielleicht sämmtlich!) nicht homolog; ist hier doch sogar innerhalb eines jeden Stammes die Homologie oft nicht nachzuweisen oder selbst innerhalb einer Klasse bestimmt ausgeschlossen, wie z. B. bei dem Gehörorgane der verschiedenen Insecten! Alles deutet darauf hin, dass dieselben polyphyletischen Ursprungs, aus verschiedenen Stücken des oberen Keimblatts zu verschiedenen Zeiten entstanden sind. Dieser vielfach verschiedene und selbstständige Ursprung der Sinnes-Organe ist auch phylogenetisch ganz gut begreiflich.

Wahrscheinlich haben aus dem oberen Keimblatte auch die Primordial-Nieren ihren Ursprung genommen und wahrscheinlich sind diese Organe bei allen Bilaterien (bei sämmtlichen Mitgliedern der fünf höheren Thierstämme) homolog. Die einfachste Form würden die sogenannten „Excretions-Organen oder Wassergefässe“ der Plathelminthen darstellen, welche ursprünglich weiter nichts als mächtig entwickelte schlauchförmige Hautdrüsen (gleich den Schweissdrüsen) sind. Die vergleichende Anatomie wird später wohl im Stande sein, nachzuweisen, dass diese Urnieren der ungegliederten Plathelminthen, welche sich in jedem Metamere der gegliederten Würmer als sogenannte Schleifenkanäle oder Segmental-Organen wiederholen, sowohl den Nieren der Mollusken als den Urnieren der Wirbelthiere ihren Ursprung gegeben haben <sup>1)</sup>. Unter den Arthropoden hat bereits GEGENBAUR die Homologie der „Scha-

Aussenwelt beständig in Berührung waren“. Nur aus dieser beständigen Berührung konnte sich die erste „Empfindung“ entwickeln. Secundär, hat sich dann das Nerven-System in das geschütztere Innere des Körpers zurückgezogen, „vom Hornblatt abgeschnürt“. Die Annahme eines besonderen „Nervenblattes“, welches manche Embryologen vom Hautsinnesblatt trennen, halte ich nicht für gerechtfertigt.

1) Bei *Amphioxus* ist vielleicht als Homologon oder als rudimentärer Rest der ursprünglichen Urnieren der von RATHKE entdeckte und von J. MÜLLER genauer beschriebene weite Canal zu deuten, welcher jederseits in der Hautfalte des Bauches (unmittelbar an der Aussenfläche der Sexual-Drüsen) verläuft und sich hinten zu beiden Seiten des Porus abdominalis nach aussen öffnet. (Eine zweite, vordere Oeffnung in die Mundhöhle ist problematisch.) Wenn die Vergleichung dieses Hautcanales von *Amphioxus* (Fig. 40 auf J. MÜLLER's Taf. I) mit der Urniere der Wirbelthiere und dem ähnlichen Excretions-Organen der Würmer richtig wäre, so würde damit eine sehr interessante Verbindung zwischen den beiden letzteren Organen hergestellt und zugleich die Entstehung des Urnieren-Ganges der Vertebraten aus dem äusseren Keimblatt erklärt sein.

lendrüse“ der niederen Crustaceen (und der „grünen Drüse“ der Decapoden) mit den Urnieren der Würmer nachgewiesen. Die Tracheaten haben dieses Excretions-Organ ganz verloren und an seine Stelle sind die Malpighischen Röhren des Darmcanales getreten. Wenn man die Urniere in dieser Weise ursprünglich (phylogenetisch) als eine ausstheidende Hautdrüse auffasst, so erklärt sich auch ihre ursprüngliche oberflächliche Lage beim Vertebraten-Embryo. Sie wird hier jedenfalls vom oberen Keimblatt abzuleiten sein, entweder direct vom Hornblatt, oder indirect, durch Zellen des „Axenstranges“, welche vom Hornblatt in das Hautfaserblatt eingewandert sind.

Das Hautmuskelblatt oder das Hautfaserblatt (die „Fleischschicht“ von BAER, die Hautplatten und Urwirbelplatten von REMAK) ist als Ganzes in seiner ursprünglichen einfachen Anlage wahrscheinlich bei allen sechs Metazoen-Stämmen, oder doch wenigstens bei den fünf Phylen der Bilaterien, homolog. Vermuthlich ist dasselbe bei den Würmern ebenso wie bei den Zoophyten (Hydra u. s. w.) aus dem oberen Keimblatte entstanden und hat sich von den Würmern auf die vier höheren Thierstämme vererbt. Als die beiden primitivsten Spaltungsprodukte desselben sind das Corium und der Hautmuskelschlauch zu betrachten, die beide wohl innerhalb der fünf höheren Phylen (der Bilaterien) desselben Ursprungs, also homolog sind. Auch die Rumpfmuskeln der Wirbelthiere gehen aus diesem Blatte hervor.

Nicht homolog sind dagegen die Skelet-Systeme in den verschiedenen Thierstämmen. Sowohl die inneren Skeletbildungen der Zoophyten, als diejenigen der Echinodermen und der Wirbelthiere, obwohl alle drei aus dem Hautfaserblatt zu entstehen scheinen, sind völlig verschiedene Bildungen, für jedes Phylum eigenthümlich. Das Haut-Skelet der Würmer und Arthropoden, welches bloss eine chitinisirte Ausscheidung der Epidermis (der sogenannten Hypodermis oder Chitinogen-Membran) ist, sowie die Kalkschalen der Mollusken (ebenfalls Exsudate der Epidermis) kommen hierbei gar nicht in Betracht.

Das Coelom oder die Leibeshöhle, die ursprüngliche „Pleuroperitoneal-Höhle“, welche den Protozoen, Zoophyten und den Acoelomen (Plathelminthen) gänzlich fehlt, ist sicher bei den Coelomaten und den vier höheren Thierstämmen homolog. Ueberall entsteht sie als Spalt zwischen den beiden Muskelblättern und hat sich offenbar von den Coelomaten, den blutführenden Würmern, auf die vier höheren Thierstämme vererbt. Hiergegen ist

diese Homologie nicht durch die Vergleichung mit der Segmentations-Höhle zu begründen, aus der KOWALEVSKY das Coelom hervorgehen lässt (vergl. oben S. 27). Ursprünglich ist das Coelom mit einer Flüssigkeit gefüllt, welche ihres indifferenten Characters halber als Haemolymph oder Haemochylus bezeichnet werden kann. Aber schon bei den höheren Würmern differenzirt sich diese Ernährungsflüssigkeit in zwei verschiedene Bestandtheile, in den farblosen Chylus oder die Lymphe, welche die Leibeshöhle erfüllt, und in das gefärbte Blut, welches in dem geschlossenen Gefässsystem circulirt. Dieselbe Differenzirung kehrt auch bei den Wirbelthieren wieder.

Das Darmmuskelblatt oder das Darmfaserblatt (die „Gefässschicht“ von BARR, die Darmfaserplatten und Mittelplatten von REMAK) scheint in dem Stamme der Zoophyten theils (bei den Spongien und niedersten Acalephen) ganz zu fehlen, theils (bei den höheren Acalephen) in eigenthümlicher Form sich zu entwickeln. Bei den Acoelomen beginnt sich dasselbe bereits als „Darmmuskelschlauch“ auszubilden und hat sich von diesen auf die höheren Würmer (die Coelomaten), von letzteren auf die vier höchsten Thierstämme vererbt. Es steht Nichts im Wege, eine allgemeine Homologie desselben innerhalb dieser fünf Thierstämme (der Bilaterien) anzunehmen.

Das Blutgefäss-System als Ganzes, welches sich im Zusammenhang mit dem Coelom entwickelt hat, ist demnach ebenfalls innerhalb der fünf höheren Thierstämme zu vergleichen. Die Frage jedoch, in wie weit die einzelnen Theile desselben und namentlich das Herz homolog sind, ist sehr schwierig zu entscheiden. Nach der scharfsinnigen Vergleichung von GEGENBAUR ist das Herz der Arthropoden und Mollusken einem Abschnitte des dorsalen, hingegen das Herz der Ascidien und Vertebraten einem Abschnitte des ventralen Hauptgefässstammes der Würmer ursprünglich homolog.

Das Darmdrüsenblatt, welches als epitheliale Auskleidung des Darmcanals und seiner drüsigen Anhänge in dem ganzen Thierreiche (nur die Protozoen ausgenommen) von den Spongien bis zu den Vertebraten sich constant erhält, ist sicher überall homolog; überall direct aus dem Entoderm der Gastrula abzuleiten. Allerdings ist KOWALEVSKY neuerdings zu der Annahme gelangt, dass das Darmdrüsenblatt der Insecten hiervon eine Ausnahme bilde und vielmehr als eine eigenthümliche Neubildung sui generis zu betrachten sei (Embryologische Studien an Würmern u. s. w.,

1871, S. 58). Diese Ansicht erscheint mir nicht stichhaltig. Wenn irgend ein Organ bei allen sechs Metazoen-Phylen homolog sein kann, so ist es sicher der Darmcanal mit seinem auskleidenden Epithelium, dem Darmdrüsen-Blatt. Hingegen ist die Frage von der Homologie der Darmmündungen, Mund und After, zur Zeit noch ganz dunkel, und nur so viel sicher, dass die Mundöffnung nicht überall dieselbe ist. Die ursprüngliche Mundöffnung der Gastrula, der Urmund oder das Prostoma scheint sich nur auf die Zoophyten und vielleicht auf einen Theil der Würmer vererbt zu haben. Sie scheint sich noch in dem Rusconischen After der Vertebraten zu wiederholen. Hingegen sind die Mundöffnungen der Vertebraten, der Arthropoden, der Echinodermen, eigenthümliche Neubildungen, und sicher nicht dem Urmund homolog.

#### 7. Die phylogenetische Bedeutung der ontogenetischen Succession der Organ-Systeme.

Die gesetzmässige Reihenfolge, in welcher bei den verschiedenen Thierstämmen die Organ-Systeme während der Ontogenese nach einander auftreten, gestattet uns nach dem biogenetischen Grundgesetze einen sicheren Schluss auf die historische Reihenfolge, in welcher sich die thierischen Organ-Systeme während des langen und langsamen Laufes der organischen Erdgeschichte nach einander und aus einander entwickelt haben. Diese paläontologische Altersfolge der Organ-Systeme, wie sie sich a posteriori aus den Thatsachen der Ontogenese empirisch ergibt, entspricht im Grossen und Ganzen vollständig den Vorstellungen, welche man sich darüber a priori durch physiologische Reflexion und durch philosophische Erwägung der Causal-Momente bilden könnte.

Zunächst ergibt sich aus der Vergleichung der Gastrula, und des ihr entsprechenden zweiblättrigen Keimzustandes bei den verschiedensten Thierstämmen, dass bei den ältesten Metazoen, den Gastraeaden, sich in erster Reihe zwei primäre Organ-Systeme gleichzeitig differenzirten: das innere Darm-System und das äussere Decken-System. Die ursprüngliche, ganz einfache Magenöhle oder der Urdarm der Gastraea ist in der That das älteste Organ des Metazoen-Körpers; gleichzeitig aber mit seiner Entstehung ist die Sonderung der beiden Zellschichten seiner Wand vor sich gegangen; des inneren ernährenden Epitheliums (des Gastral-Blattes oder Entoderms) und des äusseren deckenden Epitheliums (des Dermal-Blattes oder Exoderms).

In zweiter Reihe bildeten sich (bei der Mehrzahl der Metazoen?) Elemente des Skelet-Systems aus, und zwar im Exoderm, wie uns die Spongien lehren. Obgleich bei den Schwämmen die beiden primordialen Keimblätter (allgemein?) in ihrer ursprünglichen Einfachheit erhalten bleiben und kein drittes Keimblatt sich aus ihnen entwickelt, finden wir dennoch bei Vielen derselben in dem verdickten Exoderm ein sehr entwickeltes und mannichfach differenzirtes Skelet-System vor. Ja schon die Protozoen bilden sehr allgemein schützende und stützende Skelettheile. Es braucht nicht hinzugefügt zu werden, dass im Uebrigen das Skelet-System bei den verschiedenen Thierstämmen verschiedenen Alters und polyphyletischen Ursprungs ist.

In dritter Reihe bildeten sich gleichzeitig Nervensystem und Muskelsystem aus. Die schönen Untersuchungen KLEINENBERGS über die Ontogenese der Hydra haben uns über die gleichzeitige Entstehung dieser beiden Organ-Systeme belehrt, die in der innigsten Wechselwirkung sich befinden. Das höchst interessante Neuromuskel-System der Hydra führt sie uns unmittelbar in statu nascenti vor Augen. Die aus dem Exoderm der Hydra entwickelte Neuromuskelzelle zeigt uns die Functionen beider noch in einem einzigen Individuum erster Ordnung vereinigt. Erst mit deren Trennung, mit der Arbeitstheilung derselben in Nervenzellen und Muskelzellen treten die beiden Organ-systeme sich selbständig gegenüber. Wirkliche Muskeln im strengsten Sinne des Begriffes giebt es daher erst bei denjenigen Thieren, wo es auch wirkliche Nerven giebt, und umgekehrt. Wie die Acalephen uns zeigen, ist zunächst nur das dermale oder parietale Neuromuskel-System aus dem äusseren Keimblatte entstanden. Wahrscheinlich unabhängig davon ist erst später in ganz analoger Weise das gastrale oder viscerele Neuromuskel-System (Darmmuskeln und Darmnerven) aus dem Darmdrüsenblatte entstanden. Es spricht Nichts bis jetzt gegen die Annahme, dass das viscerele Nerven-System unabhängig von dem parietalen entstanden ist; das erstere ebenso im Zusammenhang mit dem Darmmuskelblatt, wie das letztere mit dem Hautmuskelblatt.

In vierter Reihe hat sich das Nieren-System oder das Excretions-System entwickelt, dessen physiologische Bedeutung für den Thier-Organismus im Allgemeinen grösser ist, als diejenige des jüngeren Blutgefäss-Systems und des damit verbundenen Coeloms. Diese Auffassung wird gerechtfertigt durch die Plathel-

minthen, welche noch kein Coelom und Blutsystem, wohl aber Urnieren (Excretions-Canäle) besitzen; ferner durch die allgemeine Verbreitung derselben durch die ganze Thierreihe, und endlich besonders durch das frühzeitige Auftreten der „Urnieren“ im Embryo. Aus Allem ergibt sich, dass wir es hier mit einer sehr alten und wichtigen Organisations-Einrichtung zu thun haben, die schon bei den Acoelomen vor der Entstehung des Blutsystems und des Coeloms existirte, und sich von da aus auf die höheren Thierstämme vererbt hat.

In fünfter Reihe erst hat sich nach dem Nieren-System das Blutgefäss-System mit dem Coelom entwickelt. Wir haben bereits gezeigt, dass diese beiden Theile in untrennbarem Zusammenhange stehen, und dass die wahre Leibeshöhle oder das Coelom geradezu als der erste Anfang des Gefäss-Systems zu betrachten ist. Erst nach eingetretener Entwicklung des Darmfaserblattes bildete sich mit seiner Ablösung von dem anhaftenden Hautfaserplatte zwischen diesen beiden Muskelblättern eine Höhle, welche sich mit dem durch die Darmwand transsudirenden Chylus füllte. Das war das Coelom in seiner einfachsten Gestalt und erst später hat sich dieses Haemochylus-System oder primordiale Urblut-System in zwei verschiedene Saftsysteme differenzirt, in das Lymphsystem und das eigentliche Blutsystem <sup>1)</sup>.

In sechster Reihe erst hat sich morphologisch als selbständiges Organ-System (!) das Genital-System entwickelt. Allerdings ist dasselbe physiologisch schon längst vorhanden, ehe alle andern Organ-Systeme sich differenzirten. Treffen wir doch schon bei den Spongien im Entoderm des Darmrohres zerstreut einzelne Zellen, welche sich zu Eiern und andere, welche sich zu Spermazellen ausbilden; und wahrscheinlich ist dasselbe schon bei den Gastraeaden der Fall gewesen. Allein bei allen Zoophyten bleibt die Bildung der beiderlei Sexualzellen auf das Epithelium einzelner Theile des Gastrocanal-Systems beschränkt; und selbst

1) Eine sehr abweichende Auffassung des Coeloms und des Blutsystems, sowie des Nieren-Systems hat RAY-LANKESTER in dem mehrfach citirten Aufsatz entwickelt (Annals and Mag. of nat. hist., Mai 1873). Derselbe hält diese beiden Organ-Systeme für identisch und meint, dass die „Excretions-Organe oder Wassergefäße“ der Acoelomen den ersten Anfang einer Leibeshöhle bilden und dass demnach dieses Coelom von Anfang an nach aussen geöffnet ist. Nach meiner Ansicht hingegen ist das Coelom primär geschlossen, erst später und unabhängig von dem älteren Urnieren-System entstanden. Die Verbindung Beider wäre demnach secundär. Die Ontogenese der Bilaterien scheint mir RAY-LANKESTER's Auffassung zu widerlegen.

noch bei vielen Würmern sind keine selbständigen persistenten Sexual-Organen in morphologischem Sinne vorhanden. Bei vielen Würmern (Bryozoen, Anneliden u. s. w.) entwickeln sich periodisch einzelne Coelom-Zellen, zerstreute Zellen des „Pleuroperitoneal-Epithels,“ zu Sexualzellen. Eine selbständige Differenzirung besonderer Geschlechts-Organen scheint demnach erst später eingetreten zu sein, vielleicht in den verschiedenen Thierstämmen zu verschiedenen Zeiten. Die Entscheidung dieser sehr schwierigen Frage hängt mit der Frage nach der Homologie der Sexual-Organen überhaupt und nach dem primären phyletischen Ursprung der Sexual-Zellen zusammen, einem der schwierigsten Probleme der Ontogenie und der Phylogenie. Den Bemerkungen, die ich über diesen Gegenstand in der Biologie der Kalkschwämme (S. 469, 471) gemacht habe, möchte ich hier noch die Eventualität hinzufügen, dass möglicherweise beide primäre Keimblätter sich an der Bildung von Sexual-Zellen betheiligen. Denn obgleich in den meisten Fällen der Ursprung der Sexual-Zellen aus Zellen des Darmfaserblattes oder selbst des primären Gastralblattes nachzuweisen ist, so scheinen dieselben doch in anderen Fällen ihren Ursprung eben so sicher aus dem Hautfaserblatt oder selbst aus dem primären Dermalblatte zu nehmen (Hydra).

Bei der Bestimmtheit, mit welcher die entgegengesetzten Angaben über den Ursprung der Sexual-Zellen selbst innerhalb der Zoophyten-Gruppe sich gegenüber stehen, dürfte endlich auch noch zu erwägen sein, ob nicht eine Dislocation derselben so frühzeitig (schon während der laurentischen Periode) stattgefunden hat, dass ihre scheinbare Ursprungsstätte in der That erst ihre zweite Heimath ist. Bei den Kalkschwämmen habe ich nachgewiesen, dass die im Entoderm ursprünglich entstandenen Eizellen mittelst ihrer amöboiden Bewegungen oft schon frühzeitig in das Exoderm hinüber wandern und dort weiter wachsen. Bei vielen Calcispongien sind die Eizellen viel leichter im Exoderm (ihrer secundären Lagerungsstätte) als im Entoderm (ihrer primären Ursprungsstätte) aufzufinden, so dass ich sogar früher selbst ihre ursprüngliche Entstehung im ersteren annahm. Nun dürfte man wohl annehmen, dass diese frühzeitige Dislocation der Zellen aus einem primären Keimblatt in das andere durch fortwährende „abgekürzte oder zusammengezogene Vererbung“ im Laufe der Generationen immer weiter in der Ontogenese zurück verlegt wird, bis sie schliesslich schon während der Differenzirung der gleichartigen Furchungszellen in die beiderlei Zellenformen

der beiden primären Keimblätter stattfindet. Dann würden Zellen die ursprünglich (phylogenetisch) dem inneren Keimblatte angehörten, doch (ontogenetisch) scheinbar zuerst im äusseren Keimblatte auftreten und umgekehrt. Ich vermute, dass dies bei den Sexualzellen oft wirklich der Fall ist und dass überhaupt eine solche frühzeitige Dislocation der Zellen, eine durch Vererbung constant gewordene Lagenveränderung und Versetzung aus einem Keimblatt in das andere, eine bedeutende Rolle spielt. Auch für unsere oben dargelegte Ansicht von der ursprünglichen Verschiedenheit der beiden Muskelblätter besitzt dieselbe grosse Bedeutung und dürfte z. B. bei der frühzeitigen axialen Conrescenz, bei der Verschmelzung der Keimblätter im Axenstrange der Vertebraten, wie bei ihrer späteren Divergenz, Vieles erklären.

#### 8. Die Bedeutung der Gastraea-Theorie für die Typen-Theorie.

Wenn man die vorstehend gegebene Begründung der Gastraea-Theorie für genügend hält und die daraus gezogenen Folgeschlüsse im Ganzen als richtig anerkennt, so wird man damit zugleich die Ueberzeugung gewonnen haben, dass durch dieselbe die sogenannte Typen-Theorie, welche noch heute allgemein als die tiefste Basis des zoologischen Systems gilt, in ihrer bisherigen Bedeutung aufgehoben ist, und einer wesentlich verschiedenen Classification des Thierreichs Platz machen muss. Bekanntlich gipfelt diese hochberühmte und hochverdiente Typen-Theorie, zu welcher im zweiten Decennium unseres Jahrhunderts zwei der bedeutendsten Zoologen gleichzeitig auf verschiedenen Wegen gelangten, in der Vorstellung, dass im Thierreiche mehrere grundverschiedene Hauptgruppen zu unterscheiden seien, von denen jede ihren eigenthümlichen „Typus“, d. h. einen ganz charakteristischen immanenten und persistenten „Bauplan“ besitzt; dieser „Bauplan“ wird bestimmt durch die eigenthümliche Lagerung und Verbindung der constituirenden Organe, und ist völlig unabhängig von dem Grade der Vollkommenheit und Ausbildung, den die verschiedenen Thierklassen jedes Typus innerhalb desselben durchlaufen. Sowohl GEORGE CUVIER, welcher auf dem Wege der vergleichenden Anatomie, als CARL ERNST BAER, welcher selbstständig und unabhängig von ersterem auf dem Wege der vergleichenden Ontogenie zu dieser Vorstellung gelangte, unterschieden im ganzen Thierreich nur vier solcher Typen, welche BAER nach dem verschiedenen Modus der Ontogenese folgendermaassen charak-

terisirte: 1) Radiata: mit strahlenförmiger Entwicklung (*evolutio radiata*); 2) Mollusca: mit gewundener Entwicklung (*evolutio contorta*); 3) Articulata: mit symmetrischer Entwicklung (*evolutio gemina*); 4) Vertebrata: mit doppelt symmetrischer Entwicklung (*evolutio bigemina*). Sowohl CUVIER als BAER hielten jeden Typus für etwas durchaus constantes und trotz aller Modificationen im tiefsten Grunde unveränderliches; sie liessen daher auch durchaus keinen Zusammenhang und keinen Uebergang zwischen den vier verschiedenen Typen zu. BAER hob insbesondere noch hervor, dass der Typus bei den niedersten Formen jeder der vier Hauptgruppen schon eben so bestimmt ausgesprochen sei, wie bei den höchsten, und dass mithin der Typus der Entwicklung völlig unabhängig von dem Grade der Ausbildung sei.

Gegenüber der früher herrschenden irrthümlichen Vorstellung, dass das ganze Thierreich eine einzige ununterbrochene Stufenleiter von Formen darstelle, und dass eine einzige continuirliche Entwicklungsreihe von dem niedersten Infusorium durch die verschiedenen Classen hindurch bis zum Menschen hinauf gehe, war die Typen-Theorie von BAER und CUVIER ein gewaltiger Fortschritt. Das helle Licht, welches sie auf die verschiedensten Theile der Zoologie, namentlich aber auf die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte warf, verschaffte ihr schnellen Eingang auch in das zoologische System, und bald waren die vier Typen ziemlich allgemein als die Basis jedes strengeren wissenschaftlichen Systems der Thiere anerkannt. Allerdings wurde man bald durch die Fortschritte in der Kenntniss der niederen Thiere genöthigt, den ganz unnatürlichen Typus der Radiata aufzulösen: SIEBOLD trennte 1845 davon zuerst die Protozoen ab und schied zugleich die Articulaten in Arthropoden und Würmer; LEUCKART unterschied 1848 zuerst als zwei besondere Typen die Coelenteraten und Echinodermen; so wurden aus den ursprünglichen vier Typen die sieben verschiedenen Hauptgruppen, welche auch heute noch in den allermeisten Systemen als die obersten und allgemeinsten Hauptabtheilungen des Thierreichs gelten. Allein das eigentliche Wesen und die ursprüngliche Bedeutung der Typen-Theorie wurde durch diese Vermehrung der Typen-Zahl nicht berührt. Vielmehr bemühten sich die neueren Zoologen, den selbstständigen und ganz eigenthümlichen Charakter der vier neueren Typen (Protozoen, Coelenteraten, Echinodermen, Würmer) in demselben Sinne zu präcisiren und jeden derselben als isolirte Formen-Einheit mit besonderem „Bauplan“ festzustellen, in welchem die

drei beibehaltenen älteren Typen (Arthropoden, Mollusken, Vertebraten) von BAER und CUVIER aufgefasst worden waren. Die seitdem immer mehr befestigte Vorstellung von dem völlig selbstständigen Charakter und dem immanenten „Bauplan“ dieser sieben Thier-Typen ist auch heutzutage noch die allgemein herrschende, so dass z. B. CLAUS noch in der neuesten Auflage seiner Zoologie (1872, S. 41) die Typen-Theorie als „den bedeutendsten Fortschritt der Wissenschaft seit ARISTOTELES und als Grundlage des natürlichen Systems“ bezeichnet. Ja HOPKINS nennt die Typen sogar die „Kepler'schen Gesetze in der Thierkunde“ und erblickt in ihnen mit KEFERSTEIN und Anderen „die schlagendste Widerlegung von DARWIN'S Irrlehre“ und den stärksten Beweis gegen die Wahrheit der Descendenz-Theorie.

Mit dieser letzteren Wendung haben unsere Gegner selbst, ohne es zu ahnen, die Achilles-Ferse der Typen-Theorie bezeichnet. Denn es ist ganz richtig, dass die Typen-Theorie in dem ursprünglichen Sinne ihrer Urheber allerdings mit der Descendenz-Theorie in einem fundamentalen Widerspruche steht. Dieser Widerspruch liegt nicht sowohl darin, dass die Typen als völlig unabhängige und getrennte Hauptgruppen des Thierreichs betrachtet werden, als vielmehr in dem teleologischen Grundprincip ihrer Auffassung. Die Vorstellung, dass die Typen völlig unabhängige Formengruppen bilden, ist allerdings unvereinbar mit jeder monophyletischen Auffassung des Thierreichs, welche alle Thiere als Nachkommen einer einzigen gemeinsamen Stammform betrachtet; sie liesse sich aber dadurch mit der Descendenz-Theorie in Einklang bringen, dass man für jeden Typus eine selbstständige Stammform, mithin für das ganze Thierreich eine polyphyletische Descendenz statuirt; soviel Typen, soviel Phylen. Völlig unvereinbar mit der Descendenz-Theorie ist hingegen die Vorstellung von dem immanenten ursprünglichen „Bauplan der Typen“, welche das eigentliche teleologische Grundprincip der Typen-Theorie bildet.

Sobald daher die durch DARWIN reformirte Descendenz-Theorie an die BAER-CUVIER'sche Typen-Theorie herantrat und die letztere nöthigte, sich mit ihr auseinander zu setzen, musste erstens dieses teleologische Grundprincip aufgeben und zweitens zugleich das Verhältniss der Typen zu einander völlig umgestaltet werden. Den ersten Versuch hierzu habe ich 1866 in meiner allgemeinen Entwicklungsgeschichte gemacht (im zweiten Bande der generellen Morphologie, im 16., 19., 24., und 25. Capitel). Erstens habe

ich dort bereits nachgewiesen, dass „*BAER*'s Typus der Entwicklung weiter Nichts ist als die Folge der Vererbung, und *BAER*'s Grad der Ausbildung weiter Nichts als die Folge der Anpassung (a. a. O. S. 11); damit ist einerseits der dualistische Begriff des Typus oder des teleologischen „Bauplans“ auf das mechanische Princip der Vererbung (mithin auf die physiologische Function der Fortpflanzung) zurückgeführt (a. a. O. S. 171); anderseits wird dadurch der dualistische Begriff der Vervollkommnung oder des teleologischen Fortbildungszieles auf das mechanische Princip der Anpassung, mithin auf die physiologische Function der Ernährung reducirt (a. a. O. S. 193). Zweitens habe ich damals bereits gezeigt, dass die verschiedenen höheren Typen des Thierreichs nur in genealogischem Sinne als Stämme oder Phylen aufgefasst werden können, dass aber die höheren Phylen des Thierreichs (Vertebraten, Mollusken, Arthropoden, Echinodermen) als divergirende Descendenten des niederen Würmerstammes zu betrachten sind, die aus verschiedenen Zweigen dieser vielgestaltigen niederen Thiergruppe ihren Ursprung genommen haben; und dass endlich die Würmer und die Coelenteraten aus der niedersten Organismen-Gruppe der Protozoen oder Protisten abgeleitet werden müssen (a. a. O. S. 413, 414). Bestimmter habe ich diese Ansicht dann in der ersten Auflage der „*Natürlichen Schöpfungsgeschichte*“ (1868) ausgesprochen und in den folgenden Auflagen derselben zu verbessern gesucht. Es fehlte mir aber, um zur vollen Klarheit zu gelangen, damals die *Gastraea*-Theorie, auf welche ich erst durch die Monographie der Kalkschwämme geführt worden bin. Erst durch die *Gastraea*-Theorie und ihre Consequenzen wird das phylogenetische Verhältniss der Thier-Typen zu einander vollständig aufgehellt.

Man könnte behaupten, dass die *Gastraea*-Theorie nur eine Reform oder eine Modification der Typen-Theorie sei, weil drei von den ursprünglichen vier Typen (Vertebraten, Mollusken, Arthropoden) nahezu in dem ursprünglichen Umfange ihres Begriffes beibehalten worden sind; allein der Inhalt dieses Begriffes ist ein völlig verschiedener geworden. Ausserdem besteht aber zwischen den beiden Theorien der höchst wesentliche Unterschied, dass in der Typen-Theorie die Typen als coordinirte selbstständige Formengruppen von gleichem morphologischen Werthe neben einander und unabhängig von einander erscheinen, während in der *Gastraea*-Theorie die Phylen als theilweise coor-

dirte, theilweise subordinirte Gruppen von völlig verschiedenem morphologischen Werthe theils neben, theils über einander, alle aber in gemeinsamem Zusammenhange erscheinen.

In der vortrefflichen Auseinandersetzung, welche GEGENBAUR in der zweiten Auflage seiner Grundzüge der vergleichenden Anatomie (1872, S. 72) „von den thierischen Typen“ gegeben hat, sind diese verschiedenartigen Beziehungen der ungleichwerthigen Typen zu einander klar erörtert und weiterhin durch die scharfsinnigsten Ausführungen im Einzelnen auf dem sicheren Fundamente der vergleichenden Anatomie fest begründet. GEGENBAUR zeigt, dass die sieben Typen oder Phylen theils ziemlich scharf, theils gar nicht von einander abgegrenzt sind; dass man niedere und höhere Typen unterscheiden muss, und dass die verschiedenen höheren Typen oder Phylen in den niederen ihren gemeinsamen Ausgangspunkt erkennen lassen. Durch diesen nachweisbaren Zusammenhang der Phylen wird „für das gesammte Thierreich eine Verbindung hergestellt, wodurch einer monophyletischen Umfassung der Boden bereitet erscheint. Durch diese erkennbaren Verknüpfungen muss die starre Auffassung der Stämme, wie sie von der ersten Typenlehre her entstand, bedeutend nachgiebiger werden; indem wir die Beziehungen der Typen zu einander in keiner anderen Weise treffen, als die Abtheilungen innerhalb der Typen: in genealogischer Gliederung“ (a. a. O. S. 77).

Mit dieser Auffassung ist thatsächlich die Typen-Theorie von BAER und CUVIER aufgehoben; sowohl dem Umfang, wie dem Inhalt des Typus-Begriffes nach. Der „Typus“ hat danach seine frühere Bedeutung vollständig verloren und besitzt als Kategorie des Systems keine andere philosophische Bedeutung, als die niederen Kategorien der Klasse, Ordnung, Genus, Species u. s. w.; er ist nur relativ (durch seine Höhe), nicht absolut von letzteren verschieden. Thatsächlich ist also auch GEGENBAUR auf dem Wege der vergleichenden Anatomie zu derselben Stellung gegenüber der Typen-Theorie gelangt, zu welcher uns der Weg der vergleichenden Ontogenie geführt hat. Die Typen-Theorie hat ihr ausserordentliches Verdienst um die Zoologie gehabt und als oberstes Classifications-Princip des Thierreichs nach allen Seiten hin ungleich fruchtbar und anregend gewirkt. Ihre Wirksamkeit ist aber jetzt als beendet anzusehen. Der consequenten Anwendung und Durchführung der Descendenz-Theorie gegenüber ist sie nicht

mehr genügend und an ihre Stelle wird zunächst diejenige phylogenetische Classification des Thierreichs treten müssen, deren wesentliche Basis unsere Gastraea-Theorie bildet.

---

## **Anhang.**

### **Synoptische phylogenetische Tabellen.**

Zur anschaulichen Uebersicht der allgemeinen Resultate, welche wir vorstehend aus der Gastraea-Theorie entwickelt haben, sollen die nachstehend folgenden vier phylogenetischen Tabellen dienen. Gegenüber den vielfachen Missdeutungen, welche die ähnlichen Tabellen und Stammbäume in meiner „Generellen Morphologie“ und „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“, sowie in der „Monographie der Kalkschwämme“ gefunden haben, will ich ausdrücklich hervorheben, dass dieselben durchaus keine dogmatische Geltung beanspruchen, vielmehr lediglich Versuche sind, mit Hilfe der Gastraea-Theorie zu einer klaren Einsicht in die wichtigsten Verhältnisse der ontogenetischen und der phylogenetischen Entwicklung des Thierkörpers und seiner fundamentalen Organ-Systeme zu gelangen. Wer diesen Versuchen nicht beistimmen kann, mag etwas besseres Positives an ihre Stelle setzen, sich aber nicht mit der negativen Verwerfung derselben begnügen, wie es gewöhnlich geschieht. Jedenfalls schliesst sich das hier vorgeschlagene System des Thierreichs enger an die wichtigsten That-sachen der Entwicklungsgeschichte an, als alle anderen bisher unternommenen Classifications-Versuche.

---

I

Tabelle über die phylogenetische Entwicklung der Organ-Systeme der Wirbelthiere, gegründet auf die Gastraea-Theorie und die ontogenetische Vergleichung der Wirbelthiere mit den Wirbellosen.

<b>A.</b> <b>Exoderma.</b> Aeusseres primäres Keimblatt.  <b>Animales Keimblatt.</b> Hautblatt.  <b>Lamina dermalis</b> Epiblast.	a. Erstes secundäres Keimblatt: <b>Hautsinnesblatt</b> (Hautschicht, BAER) oder <b>Neuroblast.</b> (Lamella neurodermalis)	I. <b>Hornrohr</b> <b>Tubus corneus</b>	1. Epidermis (Oberhaut) 2. Epidermis-Anhänge (Haare, Nägel, Federn etc.) 3. Epidermis-Drüsen (Schweissdrüsen, Talgdrüsen etc.) 4. Rückenmark 5. Gehirn 6. Sinnesorgane (Wesentlicher Theil) 7. Urnieren (??) (phylogenetisch ursprünglich Epidermis-Drüsen?) 8. Geschlechts-Drüsen (??) (phylogenetisch ursprünglich Exoderm-Zellen?)
		II. <b>Nervenrohr</b> <b>Tubus nervosus</b>	
b. Zweites secundäres Keimbl.: <b>Hautfaserblatt</b> (Fleischschicht, BAER) oder <b>Inoblast.</b> (Lamella inodermalis)	IV. <b>Lederrohr</b> <b>Tubus coriarius</b>	9. Corium (Lederhaut) (und Hautmuskulatur) 10. Rumpfmuskulatur (Seitenrumpfmuskeln etc.) 11. Endoskelet (Chorda, Wirbelsäule etc.) 12. Exocoelar (?) (Parietales Coelom-Epithel)	
	V. <b>Fleischrohr</b> <b>Tubus carnosus</b>		
<b>B.</b> <b>Entoderma.</b> Inneres primäres Keimblatt.  <b>Vegetatives Keimblatt.</b> Darmblatt.  <b>Lamina gastralis</b> Hypoblast.	c. Drittes secundäres Keimbl.: <b>Darmfaserblatt</b> (Gefässschicht, BAER) oder <b>Haemoblast.</b> (Lamella inogastralis)	VI. <b>Blutrohr</b> <b>Tubus sanguineus</b>	18. Haemolymphe (Urblut) (Primordiale Blutflüssigkeit) 14. Endocoelar (?) (Viscerales Coelom-Epithel) 15. Haupt-Gefäss-Stämme (Lymphstämme und Blutstämme; Herz) 16. Gefäss-Drüsen (Lymphdrüsen, Milz etc.) 17. Mesenterium (Gekröse) 18. Darmmuskulatur (und Darmhüllen).
		VII. <b>Gekrösrohr</b> <b>Tubus mesentericus</b>	
d. Viertes secundäres Keimbl.: <b>Darmdrüsenblatt</b> (Schleimschicht, BAER) oder <b>Mykoblast.</b> (Lamella mykogastralis)	VIII. <b>Schleimrohr</b> <b>Tubus mucosus</b>	19. Darm-Epithelium 20. Darmdrüsen-Epithelium	

II.

Synoptische Tabelle über diejenigen Uroorgane, welche mit Wahrscheinlichkeit bei den Würmern, Gliederthieren, Weichthieren und Wirbelthieren als homolog zu betrachten sind.

Vermes	Arthropoda	Mollusca	Vertebrata
I. Differenzirungs-Producte des Hautsinnesblattes.			
Epidermis	Hypodermis (Chitinogen-Membran)	Epidermis	Epidermis
Urhirn (Oberer Schlundknoten)	Gehirn (Oberer Schlundknoten)	Gehirn (Oberer Schlundknoten)	Markrohr oder Medullarrohr (Vorderster Theil!)
Excretionsorgane („Wassergefäße, Segmental-Organen“)	Schalendrüse der Crustaceen	Nieren	Urnierengänge
II. Differenzirungs-Producte des Hautfaserblattes.			
Corium (und Ringmuskelschlauch?)	Corium (Rudiment)	Corium und Hautmuskulatur (Erste Anlage!)	Corium und Hautmuskulatur (Erste Anlage!)
Längsmuskelschlauch	Rumpfmuskeln (Longitudinal)	Innere Rumpfmuskulatur	Seitenrumpfmuskeln
III. Differenzirungs-Producte des Darmfaserblattes.			
Coelom	Leibeshöhle	Leibeshöhle	Pleuro-Peritonealhöhle
Dorsales Hauptgefäß	Herz	Herz-Kammer	Aorta (primordialis)
Ventrales Hauptgefäß			Herz (nebst Arterienbulbus)
Darmwand (exclus. Epithel)	Darmwand (exclus. Epithel)	Darmwand (exclus. Epithel)	Darmfaserhaut und Mesenterium
IV. Differenzirungs-Producte des Darmdrüsenblattes.			
Darm-Epithelium	Darm-Hypodermis (zum grössten Theil)	Darm-Epithelium (zum grössten Theil)	Darm - Epithelium (ausgenommen Mundhöhle und Afterhöhle).

## III.

Entwurf einer phylogenetischen Classification des Thierreichs, gegründet auf die Gastraea-Theorie und die Homologie der Keimblätter, des Urdarms und des Coeloms.

Protozoa. (Subregnum primum) regna.	3 Syntagmata:	8 Phyla:	16 Phylocladi:	40 Classes:
(Subregnum animale secundum) Metazoa. (Descendenten der Gastraea).	Erste Hauptgruppe d. Thierreichs: <b>Protozoa. Urthiere.</b> Thiere ohne Keimblätter, ohne Darm, ohne Coelom, ohne Haemolymph.	I. <b>Protozoa.</b>	1. Ovularia 2. Infusoria	1. Monera 2. Amoebina 3. Gregarinae 4. Acinetae 5. Ciliata
	Zweite Hauptgruppe d. Thierreichs: <b>Anaemaria. Mittelthiere.</b> (Blutlose Darmthiere). Thiere mit zwei primären Keimblättern u. mit Darm; aber ohne Coelom und ohne Haemolymph.	II. <b>Zoophyta</b> (Coelenterata)  III. <b>Acoelomi.</b>	3. Spongiae 4. Acalephae 5. Acoelmio (Vermes I.)	6. Gastraeada 7. Porifera 8. Coralla 9. Hydromedusae 10. Ctenophorae 11. Archelminthes 12. Plathelminthes
(Subregnum animale secundum) Metazoa. (Descendenten der Gastraea).	Dritte Hauptgruppe des Thierreichs: <b>Haemataria. Blutthiere.</b> (Blutführende Darmthiere). Thiere mit zwei primären Keimblättern und mit Darm; mit Coelom und mit Haemolymph; alle zugleich mit Muskel-System u. mit Nerven-System.	IV. <b>Coelomati</b>  V. <b>Mollusca</b>  VI. <b>Echinoderma</b>  VII. <b>Arthropoda</b>  VIII. <b>Vertebrata</b>	6. Coelomati (Vermes II.) 7. Brachiopoda 8. Otocardia 9. Colobranchia 10. Lipobranchia 11. Carides 12. Tracheata 13. Acrania 14. Monorrhina 15. Anamnia 16. Amniota	13. Nematelminthes 14. Bryozoa 15. Tunicata 16. Rhynchocoela 17. Gephyrea 18. Rotatoria 19. Annelida 20. Spirobranchia 21. Lamellibranchia 22. Cochlides 23. Cephalopoda 24. Asterida 25. Crinoida 26. Echinida 27. Holothuridae 28. Crustacea 29. Arachnida 30. Myriapoda 31. Insecta 32. Leptocardia 33. Cyclostoma 34. Pisces 35. Dipneusta 36. Halisauria 37. Amphibia 38. Reptilia 39. Aves 40. Mammalia



## Erklärung der Tafel I.

### Schematische Illustration der Gastraea-Theorie.

Die Tafel I enthält schematische Durchschnitte durch die Jugend-Zustände von Repräsentanten aller verschiedenen Metazoen-Phylen, und soll die Homologie der beiden primären Keimblätter bei denselben, sowie den Ursprung der vier secundären Keimblätter veranschaulichen. Fig. 1—8 sind schematische Längsschnitte, Fig. 9—16 schematische Querschnitte. In allen Figuren ist das primäre innere Keimblatt (Gastralblatt, Entoderm, vegetatives Keimblatt) nebst den davon abgeleiteten Theilen durch rothe Farbe bezeichnet; hingegen das primäre äussere Keimblatt (Dermalblatt, Exoderm, animales Keimblatt) durch blaue Farbe. Die Buchstaben bedeuten überall dasselbe:

- a) Urdarm (Progaster); primitives Darmrohr
- o) Urmund (Prostoma); primitive Mundöffnung
- i) Gastralblatt (Entoderm); inneres primäres Keimblatt; Hautblatt
- d) Darmdrüsenblatt (Mykogastralblatt)
- f) Darmfaserblatt (Inogastralblatt)
- e) Dermalblatt (Exoderm); äusseres primäres Keimblatt; Darmblatt
- m) Hautfaserblatt (Inodermalblatt)
- h) Hautsinnesblatt (Neurodermalblatt)
- c) Coelom (Leibeshöhle oder Pleuroperitoneal-Höhle)
- n) Urhirn (Medullarrohr)
- x) Axenstab oder Chorda dorsalis
- t) Dorsales Darmgefäss (Aorta)
- z) Ventrales Darmgefäss (Herz)
- r) Dorsale Seitenrumpf-Muskeln
- b) Ventrale Seitenrumpf-Muskeln
- l) Lederhaut (Corium)
- k) Keimdrüsen (Anlagen der Sexual-Drüsen)
- u) Urnieren (Excretions-Canäle).

Fig. 1—8 stellen schematische Längsschnitte der Gastrula von acht verschiedenen Thierformen dar.

- Fig. 1. Gastrula einer Spongie (Olythus).
- Fig. 2. Gastrula einer Coralle (Actinia).
- Fig. 3. Gastrula eines Acoelomen (Turbellaria).
- Fig. 4. Gastrula eines Tunicaten (Ascidia).
- Fig. 5. Gastrula eines Mollusken (Limnaeus).
- Fig. 6. Gastrula eines Asteriden (Uraster).
- Fig. 7. Gastrula eines Crustaceen (Nauplius).
- Fig. 8. Gastrula eines Vertebraten (Amphioxus).

Fig. 9–16 stellen schematische Querschnitte durch Repräsentanten von acht verschiedenen Typen dar.

Fig. 9. Querschnitt durch eine einfachste Spongie (Olythus) oder eine einfachste Hydromeduse (Hydra). Die Wand des Urdarms besteht (wie bei der Gastrula) zeitlebens nur aus den beiden primären Keimblättern.

Fig. 10. Querschnitt durch eine einfache Acalephen-Form (Hydroid). Zwischen dem Gastrablatt (i) und dem Hautsinnesblatt (h) ist das Hautfaserblatt (m) angelegt.

Fig. 11. Querschnitt durch einen Acoelomen-Embryo (einer Turbellarie). Der Schnitt geht mitten durch das Urhirn oder den oberen Schlundknoten (n). Zwischen dem Hautsinnesblatte (h) und dem Darmdrüsenblatte (d) sind ausserdem nur die beiden Faserblätter sichtbar, welche dicht an einander liegen: das äussere Hautfaserblatt (m) und das innere Darmfaserblatt (f).

Fig. 12. Querschnitt durch eine Ascidien-Larve, vor der Basis des Schwanzes, wo sich das vorderste Ende der Chorda (x) zwischen das Medullarrohr (n) und das Darmrohr (d) einschleibt. Zwischen Hautfaserblatt (m) und Darmfaserblatt (f) ist das Coelom sichtbar.

Fig. 13. Querschnitt durch eine Amphioxus-Larve (Vergl. KOWALEVSKY, Entwicklungsgeschichte des Amphioxus Taf. II, Fig. 20). Das Darmfaserblatt (f) ist noch gänzlich von dem Hautfaserblatt (m) getrennt. Der ganze Körper besteht bloss aus den vier secundären Keimblättern.

Fig. 14. Querschnitt durch eine etwas ältere Amphioxus-Larve. Das Medullarrohr (n) hat sich vom Hornblatt (h) vollständig abgeschnürt. Das Hautfaserblatt (m) ist mit dem Darmfaserblatt (f) in der dorsalen Mittellinie (Mesenterial-Linie) verwachsen und in Lederhaut (l) und Rumpfmuskeln (r) differenziert. Zwischen dem Darmrohr und dem abgeschnürten Medullarrohr (n) hat sich die Anlage der Chorda (x) gebildet.

Fig. 15. Querschnitt durch einen Wurm-Embryo (Kopf-Segment eines Anneliden). Zwischen dorsalen (r) und ventralen (b) Längsmuskeln treten die Urnieren (Segmental-Organ, u) von der Hautoberfläche hindurch in die Leibeshöhle (c). Oberhalb des Urdarms (a) ist das dorsale Längsgefäss (t), unterhalb desselben das ventrale Längsgefäss (z) sichtbar, beide eingeschlossen in das Darmfaserblatt (f).

Fig. 16. Querschnitt durch einen Wirbelthier-Embryo (Körpermitte eines Fisches). Zwischen dorsalen (r) und ventralen (b) Seitenrumpf-Muskeln tritt die Urnieren-Anlage (u) von der Haut hindurch zur Leibeshöhle (c). Oberhalb des Urdarms (a) ist die primordiale Aorta (t), unterhalb desselben die Anlage des Herzens (oder des Arterienbulbus, z) sichtbar, beide eingeschlossen in das Darmfaserblatt (f). Der einzige wesentliche Unterschied zwischen dem typischen Querschnitt des Vertebraten-Körpers und des Wurmkopfes (Fig. 15) besteht darin, dass sich bei ersterem zwischen Medullarrohr (n) und Urdarm (a) die Chorda entwickelt (x).

Jena, am 29. September 1873.

# Die Gastraea - Theorie.

Taf. I.

