

Schriften

herausgegeben von der Naturforscher-Gesellschaft
bei der Universität Dorpat.

VI.

Die
**Verwandtschaftsverhältnisse
der Arthropoden.**

Tartu Riikikooli
Raamatukogu

462475

Von

Dr. J. v. Kennel

o. ö. Professor der Zoologie.

Dorpat.

Druck von C. Mattiesen.

1891.

In Commission bei

K. F. Koehler in Leipzig, Th. Hoppe und E. J. Karow in Dorpat.



*Dem Verein deutscher Pharmaceuten
vom Verfasser.*

Schriften

herausgegeben von der Naturforscher-Gesellschaft
bei der Universität Dorpat.

VI.

Die

Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden.

Von

Dr. J. v. Kennel

o. ö. Professor der Zoologie.

Dorpat.

Druck von C. Mattiesen.

1891.

In Commission bei

K. F. Koehler in Leipzig, Th. Hoppe und E. J. Karow in Dorpat.

Gedruckt auf Anordnung der Naturforscher-Gesellschaft bei der Universität Dorpat.

Nr. 1.

Dorpat, 9. December 1891.

Der Präsident: G. Dragendorff.

Est. B

Tartu Riikliku Ülikooli
Raamatukogu

4559

Bis vor Kurzem drückte sich in der zoologischen Literatur, besonders auch in den systematischen und vergl. anatomischen Darstellungen der Lehrbücher ganz allgemein mehr oder weniger deutlich die Anschauung von der Einheit des Arthropodenstammes aus. Die Unterabtheilungen der Crustacea, Myriapoda, Arachnoidea und Insecta wurden als gleichwerthige neben oder hinter einander gestellt; zwischen die beiden ersten Gruppen stellte man allenfalls noch die der Onychophora oder Protracheata, wenn man nicht vorzog, dieselbe mit den Myriapoden zu vereinigen oder ganz aus der Classe herauszunehmen und enger mit den Anneliden zu verbinden. Dass die Protracheata aber enge Beziehungen zu den mit Tracheen atmenden Arthropoden, speciell den Myriapoden haben, dürfte ziemlich allgemein angenommen werden. Die Bestrebungen, alle Arthropoden unter gleiche phylogenetische Beziehungen zu bringen, zeigen sich u. A. besonders in den Bemühungen, die verschiedenen Körperregionen und deren äussere Anhänge mit einander direct zu vergleichen und zu homologisiren; das kann aber nur geschehen, wenn man die einzelnen Arthropodengruppen direct von einander ableiten will, oder wenn man sie alle auf gemeinsame Vorfahren bezieht, die bereits eine Reihe von Characteren besaßen, wie sie heute als gleichartige bei den Arthropoden vorhanden sind. Ich meine, wenn man die Antennen und Mundtheile der Insecten und Spinnen mit denen der Crustaceen oder einem Theil derselben homolog zu setzen versucht, so muss man annehmen, dass die gemeinschaftlichen Vorfahren beider bereits so hoch differenzirte Thiere waren, dass sie eine Gliederung des Körpers und an den einzelnen Segmenten verschiedenartig gebildete und functionirende Anhänge besaßen, aus denen sich direct die der Arthropoden, der Krebse sowohl als der übrigen, entwickelt hätten. Während in diesen Beziehungen und einigen anderen die Vorfahren also schon die Entwicklungsrichtung den verschiedenen aus ihnen hervorgehenden Zweigen gleichartig vorschrieben, wären sie in anderen noch so undifferenzirt gewesen, dass sie der freien Anlage und Ausbildung der Organe weiten Spielraum liessen, z. B. hinsichtlich der Athmungs- und Geschlechtsorgane.

Besonders die ersteren sind in den Gruppen der Crustaceen und der tracheaten Arthropoden so verschieden, in jeder derselben aber, trotz mancher Abweichungen in Organisation und Function so gleichartig, dass in neuester Zeit mehr und

mehr die Nothwendigkeit hervortrat, die Gruppe der Arthropoden in zwei Stämme, die Branchiata und Tracheata zu theilen, die nur an ihrer Wurzel zusammenhängend sich in eigenartiger Weise entwickelt haben. Da aber in beiden Stämmen noch so viel gleichartiges vorhanden ist, wie die Segmentirung, das Chitinskelet, die Verschmelzung mehrerer Segmente zu grösseren Körperabschnitten, die gegliederten Extremitäten, die Umbildung solcher zu Mundwerkzeugen, die quergestreifte Muskulatur, die Ganglienkette, die facettirten Augen, das gegliederte Rückenherz, so durfte man die gemeinsame Wurzel nur so weit zurückverlegen, als man noch Thiere fand, die alle diese Eigenthümlichkeiten wenigstens in unverkennbarer Anlage und sicherer Vorzeichnung der Weiterentwicklung darboten.

In Peripatus haben wir nun eine Thierform kennen gelernt, von der ziemlich allgemein angenommen wird, dass sie den Vorfahren der Tracheaten sehr nahe steht; nicht nur das Vorhandensein der, wenn auch sehr einfachen, Tracheen berechtigt zu dieser Annahme, sondern eine Reihe anderer Verhältnisse: die in einem Paar vorhandenen praeoralen Antennen, die paarigen, mit Andeutung von Gliederung und mit Krallen versehenen Fussstummel, die Umwandlung einiger derselben zu Fang- und Fresswerkzeugen, das Vorhandensein eines Rückenherzens mit segmentalen Ostien und offenes Circulationssystem, die Geschlechtsorgane und eine Menge embryologischer Thatsachen aus der Entwicklung der Organe, welche auf die Entwicklung und ursprüngliche Bedeutung so mancher Organe der Tracheaten helles Licht zu werfen im Stande sind.

Peripatus besitzt aber auch Organisationsverhältnisse, die als typische Annelidencharacterere bezeichnet werden müssen, nämlich wahre Segmentalorgane in jedem Rumpsegment, sofern dieselben nicht, was embryologisch nachgewiesen ist, zu anderer Function umgebildet sind. Dazu kommen Augen vom Annelidentypus, ein Rest des Hautmuskelschlauchs, glatte Muskulatur und sog. Coxaldrüsen, die vielleicht auf Borstensäcke bezogen werden dürfen. Freilich zeigt Peripatus auch Verhältnisse, die weder mit typischen Anneliden noch mit Tracheaten übereinstimmen: das Nervensystem ist strickleiterförmig mit zahlreichen Queranastomosen, ohne eigentliche segmentale Ganglien; die Längsnervenzweige haben fast gleichmässigen Belag von Ganglienzellen; dadurch ist dieses Nervensystem auch von demjenigen mancher Anneliden verschieden, wo die Längsnerven weit von einander getrennt sind. Die Verhältnisse der Leibeshöhle stellen eine Zwischenstufe zwischen Anneliden und Tracheaten dar. Im Gegensatz zu Anneliden ist ein Parapodienpaar in die Mundöffnung hineingerückt als Kiefer, während wiederum bei Tracheaten mehrere Extremitätenpaare an die Peripherie der Mundöffnung gerückt als äussere Kauwerkzeuge functioniren. Indessen liegt in der Umwandlung eines zweiten Parapodienpaares zu den Schleimpapillen und der Nephridien desselben zu Speicheldrüsen ein Uebergang zu letzterem Verhalten.

In Folge dieser Verschiedenheiten wird man behaupten dürfen: wir kennen unter den Anneliden keine Uebergangsform zu Peripatus,

und Peripatus ist kein Durchgangsstadium in der Entwicklungsreihe der Tracheaten; man wird aber andererseits die Ueberzeugung hegen können: 1) dass Peripatus einen in bestimmter Richtung weiterentwickelten Zweig einer unbekanntes, vermuthlich ausgestorbenen, Annelidenfamilie von bereits hoher Organisationsstufe repräsentirt, und 2) dass die tracheaten Arthropoden, zunächst myriapodenähnliche Thiere, zwar nicht von den heutigen Peripatusarten, aber doch von ähnlichen Annelidenabkömmlingen herzuleiten sind. Die Stammeltern der Tracheaten sind homonom deutlich segmentirte Anneliden von hoher Entwicklungsstufe, aber in manchen Beziehungen abweichend von den jetzigen höchststehenden Anneliden und das Durchgangsstadium waren Peripatus ähnliche Thiere.

Mit dieser Anschauung, die, so viel ich beurtheilen kann, ziemlich verbreitet ist, stimmt auch überein, dass wir bei den Tracheaten keine primären Larvenformen, der Trochosphaeralarve ¹⁾ der Anneliden entsprechend, finden. Dieselbe fehlt auch bereits bei Peripatus, dessen Arten sich zu einer directeren, abgekürzten Entwicklungsform aufgeschwungen haben — es müsste denn sein, dass man in den Eubryonalhüllen der genannten Thiere noch die Reste der Trochosphaera sehen will, wie ich dies in meiner Abhandlung über die Embryologie des Peripatus wahrscheinlich zu machen suchte. Wie man sich zu dieser Frage übrigens stellen mag, ist für die vorliegende Untersuchung ziemlich gleichgültig. Aber der Mangel einer freilebenden primären Larve, die der Annelidentrochosphaera entspräche, ist von Bedeutung für die Frage nach der Verwandtschaft der Tracheaten und Branchiaten und der Abstammung der letzteren.

Die Crustaceen haben selbst bis in die höchsten Gruppen hinein, die doch in ihrer Art ebensoweit von der Stammform entfernt sind, wie beispielsweise die Insecten oder Spinnen, wenigstens zum Theil im Nauplius eine Larvenform, welcher allgemein Beziehungen zur Trochosphaera zuerkannt werden; diese Larve ist von den niedersten bis zu den höchsten Branchiaten so gleichartig und überall so niedrig organisirt, dass die Larven der Anneliden eine weitaus grössere Mannigfaltigkeit und Complication der Larvenorgane aufweisen. Dieses starre Festhalten einer Larvenform bis in die höchsten Zweige eines Thierstammes hinein berechtigt, dieser Larve eine besondere Bedeutung beizumessen, und man hat auch vielfach den Nauplius als eine Larve aufgefasst, welche der Stammform der Krebse sehr nahe steht. Was die Trochosphaera für die Anneliden, das wäre der Nauplius für die Crustaceen: ein Rotatorien-ähnliches (früher geschlechtsreifgewordenes Thier), aus dessen Längenwachsthum unter gleichzeitiger Segmentirung mit Wiederholung einzelner Organe die Urformen der Crustaceen hervorgegangen seien. Ob dabei die übrigen secundären

1) Ich sage „Trochosphaera“ und nicht „Trochophora“, weil jene Bezeichnung von Rey Lankester und Semper zuerst angewandt wurde. Der Umstand, dass eine Thiergattung Trochosphaera heisst, giebt nicht, wie Hatschek meint, ein Recht, den Namen der Larvenform zu ändern; wir sprechen auch von Cyprislarven, Mysisstadium etc. Es soll ja gerade durch den gleichen Namen die Uebereinstimmung ausgedrückt werden.

Krebslarven die phylogenetisch durchlaufene Reihe für die höheren Branchiaten darstellen, kann hier undiscutirt bleiben.

Nach dieser Anschauung würden die Branchiaten mit den Anneliden zusammen gleichweit zurückliegenden Ursprung aus Rotatorien-artigen Thieren haben, während die Tracheaten, wie gezeigt und meist angenommen wird, aus viel höher stehenden Formen, und zwar fertig segmentirten, hochstehenden Anneliden entsprungen wären. Von einer nahen Verwandtschaft der beiden Hauptstämme, die bisher als Arthropoden zusammengefasst wurden, wäre dann nicht die Rede, ihre Organisation wäre in jedem Stamm besonders zur Ausbildung gekommen und die Aehnlichkeiten nur durch convergente Entwicklungsrichtung erzeugt.

Die grosse Menge der vollkommenen oder annähernden Uebereinstimmungen zwischen Crustaceen und tracheaten Arthropoden lässt indessen eine derartige Consequenz etwas gewagt erscheinen. Manche Forscher verlegen daher neuerdings den Ursprung der Branchiaten in grössere Nähe der Tracheaten, wie ich das bereits weiter oben als Grundlage für die Möglichkeit angedeutet habe, die Organisationsverhältnisse beider Gruppen wirklich zu vergleichen, resp. einzelne Organe zu homologisiren. Zu diesen gehört auch Arnold Lang, welcher in seinem Lehrbuch der vergl. Anatomie pag. 419 ff. seine Anschauung über diese Frage entwickelt, und im Zusammenhang mit einer Begründung vorträgt, die man als Quintessenz der Stützpunkte für diese Auffassung ansehen kann. Eine Discussion derselben dürfte demnach zur Klärung der Frage beitragen.

Die erwähnte Anschauung ist niedergelegt in folgenden Sätzen: pag. 420: „Der Nauplius, als für die Krebse charakteristische Larvenform, nicht aber als Stammform, wird in ungezwungener Weise durch die Annahme einer annelidenähnlichen Stammform der Krebse erklärt. Wie die Stammform der Krebse auf Anneliden zurückzuführen ist, so die Larvenform der Krebse auf die Larve der Anneliden. Charactere der erwachsenen Thiere treten überall im Thierreich in der Entwicklungsgeschichte immer früher auf. So treten bei den Krebsen Krebscharactere schon bei der der Trochophora der Anneliden entsprechenden Larve auf, es sind dies vor allem die 3 Beinpaare und der Rückenschild“. Ferner pag. 421: „Der Nauplius ist eine typische Krebslarve; die Vorfahren der Krebse besaßen noch keine typische Naupliuslarve, noch weniger stammen sie von einer naupliusähnlichen Stammform ab“.

Auf das Oben gesagte angewendet heisst das: Die Branchiaten stammen ebenso, wie Peripatus und die Tracheaten von hochstehenden Anneliden ab, die nicht allzu sehr von einander verschieden waren. Während aber die Tracheaten bereits directe Entwicklung durchmachten, hatten die Stammeltern der Branchiaten noch eine freilebende ächte Trochosphaera, die auch bei letzteren beibehalten wurde. Je mehr Krebscharactere aber bei den Nachkommen auftraten, desto mehr wurde die Trochosphaeralarve von derjenigen der Anneliden verschieden, indem sie durch Rückwärts-

verlagerung eine Reihe von Eigenthümlichkeiten erhielt, die als Crustaceencharacter zu bezeichnen sind.

Der Anschauung, dass die Stammform der Krebse ein naupliusähnliches Thier gewesen sei, stellt Lang allgemeine und specielle Gründe entgegen, die leider alle negativen Character tragen. Pag. 420 l. c. heisst es:

„Allgemeine Gründe. 1) Wir kennen keine Thierform, welche im erwachsenen geschlechtsreifen Zustand einem Nauplius gliche. 2) Wir dürfen nicht ohne weiteres aus den frühen Larvenzuständen einer Thiergruppe auf frühe phylogenetische Formzustände schliessen. — Specielle Gründe. Bei der Annahme einer naupliusähnlichen Stammform bleibt das Problem der Entstehung der typischen Krebsorganisation, der Segmentation des Körpers, des gegliederten Bauchmarks, des segmentirten Rückenherzens ganz unerklärt. Es muss auch betont werden, dass die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane mit Ausnahme eines einzigen Falles in Körperregionen ausmünden, die beim Nauplius gar nicht vorhanden sind“.

Dass wir nicht ohne Weiteres aus den frühen Larvenzuständen einer Thiergruppe auf frühe phylogenetische Formzustände schliessen dürfen, wird man zugeben müssen; denn es gibt eine Menge secundärer Larven, die durch Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse entstanden Erscheinungen für sich sind, wie z. B. die zahllosen Jugendzustände der Insecten, die allerhöchstens für ganz kleine Gruppen von Bedeutung sein können, um die Verwandtschaftsbeziehungen, d. h. einheitliche Herkunft zu erkennen. Man wird aus der Aehnlichkeit einer Blattwespenlarve mit einer Schmetterlingsraupe ebensowenig schliessen wollen, dass diese beiden Insectengruppen gleiche Vorfahren von Raupengestalt gehabt hätten, wie man aus der Mannigfaltigkeit der Fliegen- und Mückenlarven einen stark polyphyletischen Ursprung dieser Thiere erschliessen kann. Ein anderes aber ist es bei den primären Larven. Hier ist der Satz, dass die Ontogenie eine Wiederholung der Phylogenie ist, für unsere ganzen Anschauungen von so enormer Bedeutung, dass man nicht ohne schwerwiegende Begründung die Larven einer Thiergruppe als belanglos ausschliessen kann.

Gewiss bietet keine einzige Larve ein genaues Bild eines phylogenetisch durchlaufenen Formzustandes; denn es fehlen derselben vor allem die Fortpflanzungsorgane, deren Vorhandensein und deren Structur von wesentlicher Bedeutung für den früheren Körperbau und die wirklich durchlaufene Gestalt gewesen sein mussten. Ausserdem aber wird jede Entwicklung im Lauf der Zeit abgeändert; theilweise wird sie verkürzt, verschiedene Stadien zusammengezogen, einzelne zur Unkenntlichkeit verwischt und die Larve erscheint in einem recht unreifen Zustand und dennoch zu freiem Leben tauglich, theilweise erwerben die Larven während ihres freien Lebens durch Anpassung und Auslese besondere Charactere, die sie vom Typus des Thieres, das sie eigentlich recapituliren sollten, beträchtlich entfernt, — Eigenschaften, die aber auch wieder auf die Larven der Nachkommen vererbt werden, und endlich kommt dazu, dass „Charactere der erwachsenen Thiere in der Entwicklungsgeschichte immer

früher auftreten“, wodurch ebenfalls das Bild des durch die Larve recapitulirten Stammthieres undeutlicher, ja vielfach ganz unkenntlich wird.

Der Satz: „wir kennen keine Thierform, welche im erwachsenen geschlechtsreifen Zustande einem Nauplius gliche“ dürfte darum schlankweg verallgemeinert werden, und lauten: „wir kennen keine Thierform, die im erwachsenen, geschlechtsreifen Zustande irgend einer Thierlarve gliche“. Damit fällt aber die Kraft des Satzes als Beweis, dass der Nauplius keine Urform des Krebsstammes darstellen könne.

Es kommt bei der Beurtheilung der Bedeutung und des Werthes einer Larvenform nicht auf die Gleichheit, sondern auf die Aehnlichkeit mit niederen geschlechtsreifen Thieren an, d. h. auf die Möglichkeit, in der Gestalt und Organisation der Larve Anklänge, Hinweise, Beziehungen zu niederen fertigen Thieren zu finden. Die Froschlarve ist kein Fisch, und wir kennen kein geschlechtsreifes Thier, das einer solchen gliche; trotzdem lesen wir, und gewiss mit Recht, aus den morphologischen Verhältnissen dieser Larve heraus, dass die Amphibien mit den Fischen innige Verwandtschaftsbeziehungen haben, dass sie von Fischen abstammen — nicht von irgend einer jetzt lebenden Art, sondern von längst vergangenen Urformen, Provertebraten, aus deren Eigenthümlichkeiten diese wie jene abgeleitet werden können. Es gibt wenige, vielleicht keine lebenden Thiere, deren phylogenetische Durchgangsstadien noch neben ihnen existiren; dergleichen dürfte nur in ganz kleinen Gruppen aller nächst verwandter Thiere zu finden sein, innerhalb der Gruppen, die wir als Gattungen oder Familien zusammenfassen.

Freilich ist eine grosse Gefahr bei der Beurtheilung der Larvenformen auf ihren Werth als phylogenetische Hinweise vorhanden: die Möglichkeit, dass die Anklänge und Aehnlichkeiten mit niedriger stehenden fertigen Thieren kein Ausdruck wirklicher Herkunft von diesen seien, sondern selbstständig erworbene Eigenschaften, unabhängige Errungenschaften in convergenter Richtung. Dergleichen ähnlich machende Entwicklungsrichtungen ursprünglich entfernt stehender Thiergruppen können nicht geleugnet werden, sei es, dass dieselben die ausgebildeten Thiere oder die Larven betreffen. Beispiele für ersteres sind die zahllosen Fälle von Mimicry, und für letzteres finden sich bei den Larven der verschiedensten Insectengruppen eine Menge Zeugen: Larven der Blattwespen und Schmetterlinge, manche Mückenlarven z. B. von einigen Pilmücken gleichen ganz und gar kleinen Raupen, die Minirraupen ohne Bauchfüsse gleichen Käferlarven u. s. w., ferner die Convergenz in der Entwicklung der äusseren Gestalt bei Parasiten: Blutegel einerseits, Branchiobdella, Malacobdella, Planaria limuli andererseits und viele andere stark degenerirte Parasiten aus ganz verschiedenen Thiergruppen. Darum ist es ganz richtig, wenn man „nicht ohne weiteres aus den frühen Larvenzuständen einer Thiergruppe auf frühe phylogenetische Formzustände schliessen darf“.

Dieser Schwierigkeit begegnen wir aber bei der Beurtheilung des Nauplius nicht, denn seine Beziehungen zu einer Trochosphaeralarve werden allerseits anerkannt. Die Frage ist nur: repräsentirt der Nauplius, als typische Krebslarve, na-

türlich mit dem Vorbehalt mancher später hinzugekommener Abänderungen, ein Thier, das den Stammeltern der Crustaceen entspricht (nicht gleicht!), oder haben wir in ihm nur die modificirte Larve höherer Krebsahnen (mit Annelidencharacteren) zu sehen?

Ich möchte die erste Frage bejahen, und zwar aus folgenden Ueberlegungen, wobei auch die speciellen Gründe Lang's besprochen werden sollen.

Die Abstammung der Anneliden aus rotatorienähnlichen Thieren wird ziemlich allgemein angenommen, da man hier der typischen Trochosphaeralarve der Anneliden, auf die alle übrigen sich ohne besonderen Zwang beziehen lassen, die weitgehendste phylogenetische Bedeutung beilegt. Es ist dabei eine ganz differente Frage, ob der Annelidenkörper aus den Rotatorienahnen durch Längsstreckung des hinteren Körperabschnitts unter regelmässiger Wiederholung der Organe und Organentheile, oder durch eine Art innere Knospung entstanden ist, zu vergleichen der Bildung des Nemertinenkörpers im Pilidium. Selbst wenn wir die *Trochosphaera äquatorialis* Semper nicht kennen würden, welche bis auf einige Abweichungen und den Besitz von Geschlechtsorganen von der Annelidentrochosphaera täuschend recapitulirt wird, hätte diese Annahme dennoch Stützen genug, besonders da wir in der Gattung *Dinophilus* Thiere kennen, welche mit allen typischen Characteren der Rotatorien versehen, eine Längsstreckung des Körpers, Wiederholung der Wimperkränze und Nephridien aufweisen, was sie den einfachsten Anneliden nähert.

Die Rotatorien sind Gastrulathiere, welche sich durch Ausbildung eines Afters, die Localisation eines Centralnervensystems (vom Ectoderm her) und durch die Entwicklung von ein Paar Nephridien in dem lockeren mit Flüssigkeitsräumen durchsetzten Mesoderm auf eine höhere Stufe aufgeschwungen haben. Bei den jetzt noch existirenden Rotatorien kamen hiezu allmählich noch weitere Organisationsverbesserungen und Umwandlungen, die zu einer solchen Vielgestaltigkeit der Formen geführt haben, dass sich in dieser Hinsicht nur wenige Thierclassen mit ihnen vergleichen lassen. Die ursprüngliche, ziemlich gleichmässige Bewimperung des Körpers zog sich zu dem prae- und postoralen Wimperkranz zusammen, als Bewegungs- und Fangorgan dienend; bald ist mehr der eine, bald der andere entwickelt, ja es können beide allmählich verschwinden, in dem Maasse, wie die Bewegung in anderer Weise bewerkstelligt wird, und zwar durch das ausgezogene ventrale Hinterende mit Greifzangen, eingerichtet zum Einziehen und Ausstrecken, und zur Beugung in jeder Richtung. Auch andere hohle Fortsätze der Körperwand, im Innern mit Muskulatur zur Bewegung versehen, kamen zur Ausbildung (z. B. *Hexarthra* und *Polyarthra*).

Mit der Cuticularbildung auf der Körperoberfläche und deren Erstarkung ging eine Faltenbildung der Cuticula parallel, welche die Bewegung einzelner Körperabschnitte auch dann noch ermöglichte; diese Faltung ist entweder eine quere bei den langgestreckten Formen und dem ausgezogenen Bewegungsfortsatz, oder auch eine Scheidung in dorsalen und ventralen „Panzer“. Die Muskulatur ist, wenigstens bei manchen Formen und in einzelnen Muskelgruppen, die rasche, ausgiebige Bewegungen

auszuführen haben, quer gestreift; mit dem dorsal vom Schlund gelegenen Centrum des Nervensystems verbinden sich paarige oder (durch Vereinigung) unpaare Augenflecke und bilateral symmetrisch periphere, nach hinten ziehende Nerven. Der Schlundkopf, im Innern cuticularisirt, brachte besondere Kauapparate zur Ausbildung.

Trotz grosser Verschiedenheiten in Gestalt und im Verhältniss der einzelnen Organe ist dennoch die Classe der Rotatorien in sich gut abgeschlossen, und geht in ihren jetzigen Vertretern, abgesehen vielleicht von *Dinophilus*, in keine andere Thiergruppe über.

Die Trochosphaeralarven der Mollusken und Anneliden aber zeigen, dass vor Zeiten die *Urrotatorien* noch viel weiter entwicklungsfähig waren; ich sage *Urrotatorien*, weil ich meine, dass die Larve der genannten Thierclassen einem Rotator entspricht, das zwar alle wesentlichen Characterere eines typischen Räderthiers besass, aber noch nicht zu der Differenzirung gelangt war, in der wir die heutigen Vertreter dieser Gruppe sehen. Am nächsten steht jenen Urahnen der Mollusken und Anneliden die *Trochosphaera aëquatorialis*, obgleich auch sie in gewissen Richtungen verändert sein mag, z. B. in der Lage des Centralnervensystems, der Sinnesorgane, der Wimperreifen, wahrscheinlich auch der Geschlechtsorgane; über die Verhältnisse des Genitalapparates jener Stammgruppe der genannten höheren Thiere können wir natürlich nichts wissen.

Während sich die „Molluskenrotatorien“ (es kann das eine ganze Gruppe etwas verschiedener Formen gewesen sein) allmählich in toto umänderten, d. h. in allen Theilen ihres Körpers sich ziemlich gleichmässig umwandelten, im allgemeinen weichhäutig blieben und nur auf der Dorsalseite Cuticula ausbildeten, nahmen die Annelidenrotatorien in der Längsrichtung des Körpers die Hauptumwandlung vor; sie streckten sich, indem der zwischen dem Mund und After liegende Körperabschnitt in die Länge wuchs. Bei diesem Process trat eine Wiederholung einzelner Organe und eine Gliederung anderer ein, ein Verhalten, das in einfacher Weise bei *Dinophilus* noch vorliegt. Die Borstenbüschel der Chaetopoden und die Parapodien sind entweder im Verlauf der Gliederung des Körpers als neue Bewegungsapparate in regelmässiger Wiederholung aufgetreten, oder aber die ungegliederten Stammeltern hatten zum Theil schon paarige Drüsen, deren Secret zu Borsten erstarrte, zur Ausbildung gebracht, die ebenso wie die Nephridien an jedem Abschnitt des sich streckenden Körpers zum Vorschein kamen. Die provisorischen Borstenbüschel vieler Annelidenlarven könnten zu dieser Ansicht geneigt machen, besonders da sie gewöhnlich von den definitiven Borsten verschieden sind, und darum nicht unbedingt aus späteren Stadien zurückverlegte Organe sein müssen.

Es wäre nun interessant, der Frage näher zu treten über die Verschiedenheit in der Ausbildung des Mollusken- und Annelidenkörpers aus den rotatorienartigen Vorfahren, von denen jene durch eine einfache Umbildung und Weiterentwicklung der Trochosphaeralarve, die letzteren durch die Anlage eines Keimstreifens im Rotatorienkörper zur Entwicklung gelangen; doch würde dies zu sehr abseits führen.

Warum bei der Längsstreckung und Gliederung des Körpers der Trochosphaera im Stamme der Anneliden alle oder die meisten Organe in Wiederholung auftraten, statt einfach in die Verlängerung hineinzuwachsen, ist und bleibt zunächst ein Problem. Wenn Lang darum in seinen „speciellen Gründen“ meint, „bei der Annahme einer naupliusähnlichen Stammform der Crustaceen bleibt das Problem der Entstehung der typischen Krebsorganisation, die Segmentation des Körpers, des gegliederten Bauchmarks, des segmentirten Rückenherzens ganz unerklärt“, so wird das durchaus nicht gebessert durch die Annahme einer annelidenartigen Stammform der Krebse: das Problem wird nur um eine Stufe zurückgeschoben zu den Anneliden, wo es bereits besteht. Wenn wir den Nauplius mit einem oder mehreren Paaren seitlicher beweglicher Anhänge als ein modificirtes Rotator betrachten, so ist es ebenso so leicht, oder ebenso schwer, aus seiner Längsstreckung, Gliederung und Wiederholung der Organe und Organentheile direct einen Urkrebs zu construiren, wie aus der Annelidentrochosphaera ein Annelid.

Es scheint mir sogar, als wenn die von Lang in dem citirten Satz angeführten Schwierigkeiten noch nicht einmal die grössten wären. Eine Segmentirung des Körperstammes, d. h. der Haut und des Hautmuskelschlauchs sammt Leibeshöhle kann ursprünglich sehr wohl bedingt sein durch rein mechanische Momente; die begrenzte Länge der zu Bündeln vereinigten Muskelfasern, die stärkere Verhärtung der Körpercuticula, die den Muskelgruppen zur Insertion dient, die Nothwendigkeit, die Krümmungsfähigkeit und Zusammenziehung des Körpers zu erhalten, die Suspension des langen Darmrohres in der Leibeshöhle sind solche Gesichtspuncte. Wir finden ja auch bei den langgestreckten Rotatorien selber, oder bei ihrem sog. „Fuss“ ebenfalls eine ähnliche Gliederung der Cuticula und der Muskulatur.

Die Ansammlung von Ganglienzellen in den beiden Hauptlängsnerven, jedem neu entstandenen Segment entsprechend, ist wohl zweifellos bedingt durch die relative Selbständigkeit der Muskelsegmente, und kann sowohl bei Anneliden, wie bei Crustaceen unabhängig aus gleichen Gründen zur Ausbildung gelangt sein. Nicht einmal bei allen Anneliden kam es zu einer derartig scharfen Gliederung des Nervenapparates, und dass sogar hochstehende Anneliden ein unsegmentirtes Nervensystem erhalten haben konnten, sehen wir selbst noch bei dem von solchen abzuleitenden Peripatus, dessen beide Hauptnerven gleichmässig mit Ganglienzellen belegt sind, und durch zahlreiche feine Commissuren in Verbindung stehen. Es wird nicht gut angehen, dieses Verhalten als ein secundäres aufzufassen, auch die zahlreichen Commissuren der Längsnerven nicht. Diese Commissuren sind ebenso, wie die der Turbellarien, Nemertinen und Anneliden entstanden durch das Entgegenkommen peripherer Nerven, die dem Hautnervennetz dieser Thiere entsprechen. Bei einem gleichmässigen Ganglienbelag kommt es auf die Zahl dieser Commissuren nicht an; dass einzelne besonders erstarken können, sehen wir bei den mit Saugnäpfen versehenen Trematoden, der Analcommissur der Nemertinen und der hinter dem Munde liegenden der Dendrocoden. Erst bei der Concentrirung der Ganglienzellen zu Knoten wurde

die Zahl beschränkt, sei es durch Verschmelzung mehrerer, sei es durch Ausfall der einen und Erstarkung anderer. Ich glaube, dass man sich so auch das Nervensystem der Anneliden entstanden denken kann, bei denen ja auch gelegentlich zahlreichere Commissuren vorkommen. Man darf nicht vergessen, dass die Weiterentwicklung einer Thiergruppe nicht alle Organe in gleicher Richtung treffen muss, so dass wohl die meisten jetzigen Anneliden die höhere Concentration des Nervensystems erlangten, während der in anderer Hinsicht höher stehende Peripatus in seinem Vorfahrenstamm das ursprünglichere Verhalten des Nervenapparates bewahrte. Dabei braucht durchaus noch nicht angenommen zu werden, dass der Peripatusstamm selbständig bis auf die Uranneliden zurückzuleiten sei; sein Stammbaum ist vielleicht nur auf hochstehende Anneliden zurückzuführen, welche die erwähnte Eigenschaft hatten; unter ihren Nachkommen erhielt sich das ursprünglichere Nervensystem in der Peripatuslinie, während in den allenfalls von ihnen ausgehenden Anneliden die Concentration zu Ganglienknotten und Ganglienketten zur Ausbildung kam. Es scheint, als ob man nicht genug daran dächte, dass bei der dichotomischen oder mehrfachen Verzweigung eines Stammes die Abänderungen die verschiedenen Organe in den einzelnen Aesten recht ungleichmässig treffen können.

Da wir bei den Phyllopoden gleichfalls ein Strickleiternnervensystem, z. Th. mit zahlreicheren Commissuren antreffen, so sehe ich keine Schwierigkeit, hier die nämliche, selbständige Entstehung annehmen zu können.

Was nun endlich das segmentirte Rückenherz der Crustaceen anlangt, so würde auch die Annahme einer Abstammung der Krebse von Anneliden keine Erklärung bringen, denn dasselbe kann auf keinen Theil des Circulationsapparates derselben zurückgeführt werden. Wir sehen dies aus der Entstehung des fast identischen Herzens von Peripatus, das eine Bildung eigener Art ist, ein mit besonderer Wand versehener, abgegrenzter Theil der Leibeshöhle. Das Blutgefässsystem der Anneliden wird hier gar nicht mit benützt, sondern ist verschwunden. Warum sollte aber dieses Neuaufreten eines pulsatorischen Apparates solcher Art nur bei Anneliden möglich gewesen sein und nicht schon bei langgestreckten rotatorienähnlichen Thieren? Keinesfalls ist hier eine Stütze zu finden für die Annahme der Annelidennatur der Krebsahnen, weshalb ein Erklärungsversuch für die Structur dieses Organs unterbleiben kann, obgleich derselbe gar nicht so sehr schwierig wäre, wenn man die Segmentirung der Muskulatur und der Leibeshöhle, deren Theil das Herz ist, in Erwägung zieht.

Viel schwieriger ist, wie mir scheint, das Verständniss für die Wiederholung der Bewegungsorgane in jedem Segment — einerlei ob Borstenbüschel, Parapodien, oder Beine — und der Nephridien. Die Längsstreckung des Körpers allein, auch die Gliederung des Körperstammes gibt uns keine Erklärung. Dass auch bei langgestrecktem, gegliedertem Körper eine geringere Zahl von Bewegungsorganen ausreichen kann, sehen wir zum Ueberfluss ja auch an der Reduction der Zahl bei einem grossen Theil der Tracheaten und den Vertebraten, ebenso bei Crustaceen, wo eine kleine

Zahl von Extremitäten zum ausgiebigen Bewegen in Wasser, Luft und auf dem Lande ausreicht. Die Nemertinen lehren uns, dass auch bei sehr langgestrecktem Körper die Excretionsorgane sich nicht zu wiederholen brauchen, ja auf einen kleinen Theil des Körpers beschränkt sein können; wenn nun, wie bei den Anneliden, noch die Ausbildung einer Leibeshöhle dazukommt, so ist erst recht nicht einzusehen, warum nicht ein einziges, allenfalls vergrössertes oder modificirtes Paar hätte ausreichen können, um die Excretionsstoffe aus der Leibeshöhle zu entfernen.

Hier also, bei den Anneliden schon liegen die grössten Schwierigkeiten, und wir müssen die Segmentirung mit Wiederholung der Organe einfach als eine aufgetretene Thatsache hinnehmen, wenn wir in der Segmentirung nicht mehr als eine Gliederung, nicht eine unvollständig gebliebene Individuenbildung sehen wollen. Anzunehmen aber, dass eine solche Gliederung nur einmal, — bei der Entstehung der Anneliden aus rotatorienartigen Thieren stattgefunden habe, und dass nun alle segmentirten Thiere von annelidenähnlichen Vorfahren abstammen müssten, nur weil sie einige ähnliche Organisationsverhältnisse aufweisen, dazu liegt keine Berechtigung vor.

Wenn in der Rotatoriengruppe, oder richtiger unter den Stammformen der jetzigen Rotatorien die Tendenz (sit venia verbo!) zur Längsstreckung und Gliederung des Körpers mit Vervielfältigung der Organe vorhanden war, so konnten verschiedene Formen dieselbe haben; nämlich solche, die schon als Rotatorien Charactere der späteren Anneliden erworben hatten (Borstenbüschel in Follikeln) und andere, welche Arthropodeneigenthümlichkeiten aufwiesen: paarige Aussackungen des Körpers, die durch Muskeln bewegt und in sich selbst gebogen oder geknickt werden konnten. Da diese letzteren bald zu guten Bewegungsorganen ausgebildet wurden, konnten die Wimperkränze rudimentär und unterdrückt werden — es bildeten sich Thiere, die man als Urnauplius bezeichnen könnte; aus deren Streckung und Segmentirung entstanden die Urkrebse, bei denen dann die in Wiederholung aufgetretenen Bewegungsorgane in mannigfacher Weise umgewandelt und verschiedenen Dienstleistungen unterstellt wurden. Dieser Urnauplius (oder vielleicht mehrere Formen?) war also ein Geschlechtsthier, von der jetzigen Naupliuslarve der Krebse aber vermuthlich ebenso verschieden, wie die heutige Trochosphaera aequatorialis von einer Polygordiuastrochosphaera oder einer Mitraria.

Wir kennen unter den heutigen Rotatorien keine Form, welche dem Urnauplius gliche, ebenso wenig wie irgend ein Rotator irgend einer Annelidenlarve gleicht, die man dennoch ohne grossen Widerspruch als Hinweis auf den Rotatorienursprung der Anneliden betrachtet. Dass aber das frühere Vorhandensein von Rotatorienformen mit den erwähnten Kennzeichen möglich ist, dass Räderthiere Charactere heranzüchten konnten, wie sie für einen Urnauplius nöthig waren, dafür sind uns Arten wie Hexarthra und Polyarthra deutlicher Hinweis. Extremitätenartige, mit Borsten oder vielmehr Cuticularhaaren besetzte Körperanhänge konnten also bei Räderthieren entstehen, warum sollte das nicht auch bei Formen vorgekommen sein, die sich später

streckten, segmentirten und diese Anhänge an den einzelnen Segmenten wiederholten, wie wir es doch in der anderen Linie für die Anneliden annehmen?

Von Lang wird noch besonders betont, dass bei den Crustaceen die Geschlechtsorgane in Körperregionen ausmünden, die beim Nauplius gar nicht vorhanden sind, und darum könne man die Krebse nicht von naupliusartigen Geschlechtsthiere ableiten. Wenn das ein Einwand wäre, so hätte er auch Geltung für die Lumbriciden, Hirudineen, ja für alle Anneliden, bei denen die Mündung der Genitalorgane nicht im Analsegment liegt. Man neigt sich aber vielfach, und auch Lang thut dies, der Anschauung zu, dass die Ausführungsgänge der Genitalorgane bei Krebsen, ebenso wie die Antennen- und Schalendrüse umgewandelte Nephridien seien.

Dann wird man auch, wie bei den genannten Anneliden, annehmen müssen, dass die innige Verbindung der Keimdrüsen mit den Ausfuhrwegen eine secundäre sei, dass die Keimproducte ursprünglich frei in der Wand der Leibeshöhle entstanden und durch mehrere, oder beliebige Segmentalorgane nach aussen befördert wurden. Erst durch die Bevorzugung einzelner Nephridien für diese Arbeit wurden dieselben zu Oviduct oder Vas deferens, und da ihr innerer Abschnitt gleichfalls ein Theil der Leibeshöhle ist, so konnte eine Verwachsung mit der allmählig zur Keimstätte umgewandelten beschränkten Abtheilung der Leibeshöhle erfolgen. Das müsste im Crustaceenstamm schon sehr frühzeitig erfolgt sein, während es in der Annelidenreihe, nur ausnahmsweise, z. B. bei Hirudineen (und Oligochaeten) zu Stande kam. Freilich ist hier diese Anschauung nirgends bewiesen, leider auch nicht durch die neueste Untersuchung von Otto Bürger¹⁾. Wohl aber ist der Vorgang zweifellos erfolgt bei den von Anneliden abstammenden Tracheaten; aber auch hier ist es die einzige Familie Peripatus, durch welche die genannte Auffassung zur Thatsache bewiesen ist. Bei keinem andern Tracheaten liess sich bisher die Anlage der Genitalgänge als zweifellose Nephridien nachweisen, nicht einmal bei den Ephemeriden, wo dieselben bis zur Ausmündung doppelt sind. Bei den Arthropoden werden unverkennbare Nephridien, unverfälschte Segmentalorgane eben nicht mehr angelegt, und das kann auch für die Crustaceen Geltung haben, die auch in ihren heutigen niedersten Formen nicht mehr den Urtypus zeigen, sondern bereits recht weite selbstständige Wege der Organbildung und -Umwandlung zurückgelegt haben. Von den ursprünglich gleichartig angelegten segmental wiederholten Organen wurden nur diejenigen beibehalten, welche Verwendung und Bedeutung behielten, und von diesen wurden diejenigen, welche mit ihrer Function auch ihre Structur wesentlich änderten, allmählich schon in ihrer frühesten Anlage der späteren Ausbildung entsprechend umgewandelt, z. Th. bis zur Unkenntlichkeit beeinflusst, was ja auch die Antennen- und Schalendrüse zeigen, falls dieselben morphologisch Segmentalorganen entsprechen.

Sollte nachgewiesen werden können, dass wir in dem ausführenden Genitalapparat der Crustaceen Nephridien sehen müssen, so würde man annehmen dürfen,

1) Otto Bürger, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zool. Jahrb. Bd. IV

dass der Urnauplius und seine ersten segmentirten Abkömmlinge die Excretionsorgane als Ausführwege für die frei im Mesoderm, resp. in der Leibeshöhlenwand entstehenden Fortpflanzungsproducte verwendeten, wie das ja wohl auch für die Trochosphaeranhaken der Anneliden angenommen werden darf. Die gleiche Lage der Geschlechtsöffnungen der jetzigen Krebse kann dann als guter Beweis für die Einheitlichkeit des Stammes, für continuirliche Verwandtschaftsreihen verwendet werden; Ausnahmen wären darauf anzusehen, ob sie sich nicht auch in andern Organisationsverhältnissen als besonders frühzeitig abgezweigte, selbständig entwickelte Aeste erweisen. Denn eine Verlagerung der Genitalöffnungen bei scharf segmentirten Thieren, bei denen erst die Keimdrüsen in feste Verbindung mit den Leitungswegen getreten sind, aus einem Segment in ein entferntes, ist fast unmöglich.

Immerhin ist die Möglichkeit offen zu halten, dass die Genitalgänge der Crustaceen keine modificirten Nephridien seien, sondern aus schon vorhandenen Ausführungsgängen der Vorfahren herzuleiten sind. Bei den Rotatorien münden dieselben in die Cloake, und wenn das bei dem Urnauplius ebenso war, ist allerdings nicht zu verstehen, wie die Verlagerung in die neugebildete Körperregion zwischen Mund- und Analtheil des Körpers zu Stand gekommen sein soll. Aber diese Verbindung mit dem Enddarm kann sehr wohl erst in der Gruppe der Rotatorien entstanden sein, und die Urrotatorien konnten anders gelagerte Oeffnungen haben. Bei *Dinophilus* entstehen Entleerungsöffnungen für die Geschlechtsproducte ventral vor dem After. Bei der Annahme, dass der Urnauplius, wie seine Gattungsgenossen die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane vor der Analöffnung besass, so konnten dieselben beim Längenwachsthum und der Gliederung sehr wohl in die Wachsthumzone hineingezogen und so gegen die Mitte, oder selbst vor die Mitte des späteren segmentirten Körpers zu liegen kommen. Unmöglich, oder vielleicht auch unerklärlich wäre darum die Lage der Geschlechtsöffnungen bei den Crustaceen auch nicht bei der Annahme eines Naupliusahnen, dessen Excretionsorgane an der Entleerung der Genitalproducte unbetheiligt waren. Wahrscheinlicher dürfte allerdings die andere Anschauung sein.

Nach den in Vorstehendem entwickelten Auffassungen bin ich also der Meinung, dass der Stamm der Crustaceen oder Branchiaten direct zurückzuführen sei auf rotatorienartige, ungegliederte Vorfahren, die als Ersatz für die allmählich verschwindenden Wimperkränze paarige, seitliche Ausstülpungen des Körpers zur Ausbildung brachten, die mit Cuticularhaaren besetzt, wohl von vorn herein zweiästig, durch Muskeln bewegt, zunächst als Locomotionsapparate dienten. Die Cuticula des Körpers war ziemlich stark und schied sich, um Contractionen noch zu ermöglichen, in einen festeren Rückenpanzer und weichere Bauchseite. Bei dem erfolgenden Längenwachsthum trat auch eine quere Gliederung der Haut und

der Muskulatur, sowie eine Wiederholung der Bewegungsorgane, ferner auch eine innere Gliederung und Vervielfältigung einzelner Organe auf. Die Bewegungsorgane wurden theilweise anderen Dienstleistungen angepasst. Eine secundär in mancher Weise abgeänderte Andeutung dieser Urahnen ist die heutige Naupliuslarve der Crustaceen.

Die Crustaceen und die Anneliden wären demnach zwei in divergenter Richtung auseinander gehende gleichwerthige Aeste von gleichem Ursprung.

Wie man sieht, nähert sich die hier vorgetragene Anschauung der neuerdings von Plate ¹⁾ discutirten, welcher ebenfalls die Crustaceen durch die Naupliuslarve mit den Rotatorien, und zwar durch Vermittelung der Hexarthra polyptera Schm. in genetische Verbindung bringt. Dort sind auch andere hierhergehörige Ansichten besprochen und in geschickter Weise critisirt, so dass ich mich mit Plate's Darstellung allein beschäftigen kann.

Meine Ansicht unterscheidet sich von der Plate's in einer Weise, dass dadurch Schwierigkeiten, die sich dem genannten Forscher gegenüberstellen, wegfallen, oder doch viel geringer werden.

Plate spricht auch von rotatorienartigen Vorfahren, meint aber damit, wie es scheint, Thiere, die im Allgemeinen bereits alle Charactere der Rotatorien zeigten, abgesehen von der Kau einrichtung des Magens, vielleicht auch von dem Tentakelapparat; auch das Gehirn der Rotatorien könnte nach ihm eine selbstständige Bildung darstellen. Ich muss das schliessen aus seinem Stammbaum, wo er Trochophora = Rotatoria setzt, und Hexarthra als Durchgangsphase der Crustacea zeichnet, und aus dem Satz pag. 31: „Besondere Schwierigkeiten bei der Zurückführung der Trochophoralarven auf Rotatorien bereiten das Nervensystem und die damit zusammenhängenden Sinnesorgane“.

Ich stelle mir die „rotatorienartigen“ Vorfahren der Rotatorien selbst, ferner der Bryozoen, Mollusken, Anneliden und Branchiaten, die „Urtrochosphaera“ viel einfacher und undifferenzirter vor, einfacher selbst als die Larve von Polygordius, und nehme an, dass sich dieselbe in verschiedener Weise weiter entwickelte, zunächst so, dass wir in den Larven der genannten Thiere die verschiedenen z. Th. divergenten Entwicklungsphasen noch erkennen können. Es mag das auf pag. 9 und 10 Gesagte hier noch weiter ausgeführt werden.

Ich bin geneigt, anzunehmen, dass es freischwimmende Geschlechtsthiere gegeben hat, deren Ectoderm gleichmässig bewimpert war, die einen Mund und blindgeschlossenen Darmsack hatten, deren Mesoderm ein lockeres, mit Flüssigkeitsräumen durchsetztes Bindegewebe war, das auch von einzelnen Muskelfasern und -Bündeln

1) Ludwig H. Plate, Ueber die Rotatorienfauna des bottnischen Meerbusens, nebst Beiträgen zur Kenntniss der Anatomie der Philodiniden und der systematische Stellung der Räderthiere, mit 1 Tafel. Z. w. Z. Bd. 49.

durchzogen sein mochte. Ein Nervensystem war noch nicht localisirt, sondern lag zerstreut im Ectoderm. Excretionsorgane waren noch nicht ausgebildet, traten aber später als feine Canäle im Mesoderm, mit Secretionszellen verschlossen, auf. Bei solchen Gastrulathieren differenzirte sich das Wimperkleid zur Erhöhung der Bewegungsfähigkeit in der Art, dass ein praeoraler Wimperkranz erstarkte. Aus den nervösen Elementen des Ectoderms differenzirte sich ein Centralorgan heraus, das bei verschiedenen Formen an ganz verschiedener Stelle liegen mochte, nämlich da, wo im Ectoderm Sinnesorgane einfachster Art Tasthaare, Pigmentflecke etc. entstanden; die Stelle wird gewöhnlich diejenige gewesen sein, die der Bewegungsrichtung der Thiere und ihrer Orientirung im Raum gemäss die tauglichste und bevorzugteste war: die praeorale Hälfte.

Aus solchen Gastrulathieren entstanden durch Weiterentwicklung die Turbellarien (von denen dann die übrigen Plathelminthen abzuleiten sind), und die Nematoden. Denn das *Pilidium* ist nichts anderes, als eine derartige Gastrula mit Wimperkranz, deren postorale Hälfte abgeflacht, eingesunken ist, und die am oralen Pol ein Nervencentrum (Scheitelplatte) besitzt. Ob auch die Echinodermen von solchen Thieren herzuleiten sind, möchte ich hier nicht discutiren.

Eine andere Gruppe der geschilderten Gastrulathiere aber erlangte als solche eine weitere Ausbildung: Der Wimperkranz differenzirte sich schärfer, bei vielen kam noch ein postoraler hinzu, das übrige Wimperkleid verschwand mehr und mehr, die Muskulatur im Mesoderm erlangte höhere Mächtigkeit, die Excretionsorgane bildeten sich paarig definitiv aus, und es kam eine zweite Darmöffnung, der After hinzu. Diese Thiere sind meine *Urtrochosphaeren*. Das Nervensystem, zunächst hauptsächlich ein Sinnescentrum, konnte auch hier an verschiedenen Stellen zur Ausbildung gekommen sein — als Scheitelplatte am Pol innerhalb des praeoralen Wimperkranzes oder unmittelbar über dem Mund, zwischen den beiden Kränzen, resp. unter dem praeoralen Kranz. Die Structur der Geschlechtsorgane dieser *Urtrochosphaera* konnte in den einzelnen Gruppen ebenfalls differiren.

Lassen wir aus solchen Thieren als gemeinschaftlichem Stamm durch verschiedenartige Weiterentwicklung die Rotatorien, die Bryozoen, die Mollusken, die Anneliden, die Crustaceen herauswachsen, so bieten die verschiedenen Lagerungsbeziehungen der Organe z. B. des „Gehirns“ und die mannigfaltigen in jedem Stamm selbstständig erworbenen Eigenthümlichkeiten keine Schwierigkeiten. Thiere, wie *Hexarthra* zeigen uns nur, dass die Ausbildung der verschiedenartigen Körperformen und Bewegungsorgane bei solchen Thieren möglich war; denn wenn im Kreise typischer Rotatorien paarige Extremitäten auftreten konnten, so haben wir keinen Grund, die Möglichkeit zurückzuweisen, dass dies noch leichter und in mannigfaltigerer Weise bei weniger differenzirten, gewissermaassen noch umbildungsfähigeren Thieren geschehen konnte. Da die heutigen Rotatorien doch niedriger stehende Vorfahren gehabt haben müssen, so sehe ich nichts Abenteuerliches in dem Gedanken, dass eben diese Vorfahren auch anderen Thiergruppen als Ursprung dienten, welche die Rotatorien

in Complication der Organisation weit, aber in verschiedenartiger Weise überholten. Nicht die Rotatorien, sondern ihre Vorfahren, die *Urtrochosphaerathiere* sind auch die Ahnen der Anneliden einerseits, der Crustaceen andererseits — ebenso wie der Bryozoen und Mollusken. Dass bei dieser Ansicht in den verschiedenen Gruppen nur diejenigen Organe homologisirt werden können, die bei den Ahnen schon vorhanden waren und nur weiter um- und ausgebildet wurden, ist klar, ebenso, dass dies nur die allgemeinsten Anlagen sein können.

So wie ich in Bezug auf die Herkunft der Crustaceen im Princip mit Plate einverstanden bin und nur im Speciellen etwas abweiche, so stimme ich ihm bei, wenn er die Tracheaten von den Anneliden ableitet, also für beide Gruppen „ganz gesonderte Entwicklungsbahnen annimmt“. Da diese Anschauung von der Annelidenverwandtschaft der Tracheaten eine weit verbreitete zu sein scheint, bedürfte es kaum einer ausführlicheren Begründung derselben, besonders da wir an *Peripatus* klar sehen, wie aus hochstehenden Anneliden tracheate Arthropoden entstehen können. Weil jedoch die Uebereinstimmung in der Organisation der Tracheaten und Crustaceen in vielen Punkten eine so grosse zu sein scheint, dass man nur schwer sich von dem Gedanken freimacht, diese beiden Gruppen müssten nothwendig nahe genetische Beziehungen haben, so müssen wir einen Blick auf diese Verhältnisse werfen und untersuchen, ob diese Uebereinstimmungen in der That so gross sind, dass sie auf gleichen oder nahen Ursprung hinweisen müssen.

An der Einheit des Tracheatenstammes scheint wohl nicht gezweifelt zu werden, denn die Bestrebungen, die Insecten und Arachnoideen auf Myriapoden zurückzuführen, sind in der Tagesliteratur reichlich vertreten. Trotz vielfacher Verschiedenheiten sprechen für die enge Zusammengehörigkeit die Einheit der Organisation, die sich in der Bildung des Kopfes, der Structur und Gliederung des Chitinskelets, der Einfachheit der Extremitäten, der Umbildung einer bestimmten Zahl derselben zu Kopf- und Mundgliedmaassen, bei den höheren Gruppen in der Dreizahl der Thoraxsegmente, in den Athmungsorganen und den Malpighi'schen Gefässen documentirt. Die beiden letzten Organe allein sind schon beweisend genug. Denn wenn wir von zweifellos degenerirten, in ihrer Organisation wesentlich vereinfachten Formen absehen, so geht bei den Tracheaten das Vorhandensein der Tracheen und der Malpighi'schen Gefässe so gleichmässig parallel, dass man nur zu dem Schluss gelangen kann, dies müssen Erbstücke gemeinsamer Vorfahren sein. Wir finden bei Crustaceen nichts ähnliches (die Darmdivertikel bei Amphipoden und Brachyuren gehören gewiss nicht hierher¹⁾, so dass wir die Tracheaten nicht von Crustaceen ableiten können. (Auf die Bemühungen einiger Forscher, die Arachnoideen mit den Krebsen in Beziehung zu bringen, gehe ich nicht ein, da ich später zeigen werde, dass die Arachnoideen mit anderen Tracheaten gleichen Ursprungs sind.)

1) cf. Plate l. c. und Frank E. Beddard: On the possible Origin of the Malpighian Tubules in the Arthropoda. Ann. and Mag. Nat. Hist. Bd. IV, ser. 6. — Ferner: Spencer: The Urinary Organs of the Amphipoda. Quart Jour. Micr. Sc. XXV.

Die übrigen Aehnlichkeiten aber sind Dinge, wie sie überhaupt mit der Segmentation eines Thierkörpers zusammenhängen, und die jedesmal besonders entstanden sein können. Grosses Gewicht könnte man legen auf die Gliederung des Chitinskelets, die Bildung einheitlicher Körperabschnitte durch Verschmelzung mehrerer Segmente, die Gliederung der Extremitäten, ihre Umbildung zu Tast- und Fresswerkzeugen. Ich habe schon oben gesagt, dass die äussere Gliederung des Körpers aus mechanischen Ursachen erklärt werden kann, besonders wenn die Cuticula des Körpers allseitig ausgebildet und relativ fest wird, also auch in verschiedenen Stämmen des Thierreichs unabhängig zum Ausdruck kommen kann. Dasselbe gilt für extremitätenartige Anhänge des Körpers. Diese äussere Gliederung hat nicht immer streng mit der Segmentirung des Körpers zu thun, sondern wird ausgebildet je nach Bedarf unter Anpassung an verschiedene Verhältnisse und unter Benützung der Structur und Leistung der Extremitäten. Wir sehen dies in der Verschiedenartigkeit des Kopfes, Thorax, Abdomens, des Cephalothorax etc.; an der Unabhängigkeit der Gliederung der Rücken- und Bauchseite bei vielen Tracheaten, an dem Zerspalten der Chittringe eines Segments in mehrere Schienen, an der Gliederung der Juliden, wo bei den zahlreichen ungemein kurzen Segmenten, immer zwei und zwei fest verbunden sind. Wir haben ferner Beispiele für die rein mechanische Gliederung des Chitinskelets in der enorm wechselnden Zahl der Ringe, welche die Antennen und Beine der verschiedensten Arthropoden zusammensetzen. Man kann weiterhin die Gliederung der Haut bei den gepanzerten Vertebraten, von den Fischen und Reptilien an bis zu den Gürtelthieren heranziehen, und zeigen, dass wie bei den Vertebraten, so auch bei den Echinodermen eine Gliederung der inneren Stützapparate unabhängig erfolgte, — überall da, wo es sich bei der Ausbildung äusserer oder innerer Hartgebilde um ein Erhalten der Beweglichkeit handelte. Das also ist eine Eigenthümlichkeit, die sehr gut öfter als einmal in verschiedenen Stämmen unabhängig entstehen konnte. Dass beim Körperstamm im Allgemeinen der inneren Segmentbildung gefolgt wurde, liegt in der Natur der Sache.

Ebenso gibt es genug Beispiele in verschiedenen Thierklassen, die nichts mit einander zu thun haben, dafür, dass äussere Körperanhänge in der Nähe des Mundes in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellt werden, und dementsprechende Umwandlungen erfahren; ich nenne nur die Tentakel der Holothurien, der sedentären Anneliden und die Arme der Cephalopoden. Dass sowohl bei Krebsen wie bei Tracheaten gerade drei Paare der zur Ausbildung gekommenen Extremitäten diese Arbeit übernahmen, kann nicht ohne Weiteres für genetischen Zusammenhang sprechen.

Die Verschiedenheiten in diesen Hinsichten bei beiden Thiergruppen fallen wohl viel schwerer ins Gewicht. Bei Crustaceen sind zwei Paar praeorale Gliedmaassen vorhanden, bei Tracheaten durchweg ein Paar, das nach Jaworowski ¹⁾ auch bei Arachnoideen

1) A. Jaworowski, Ueber die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insecten. Zool. Anz. Nr. 364. XIV. Jahrg. 1891.

angelegt wird, aber nicht zur Ausbildung kommt; bei den Crustaceen sind die Gliedmaassen typisch zweiästig, bei den Tracheaten einfach mit Endklauen, die bei Krebsen nicht vorkommen. Nach J a w o r o w s k i (l. c.) werden zwar auch bei Spinnen (*Trochosa singoriensis*) wenigstens die vorderen Extremitätenpaare deutlich zweiästig angelegt, und er bezeichnet die Aeste als Exopodit und Endopodit. Ich glaube aber nicht, dass diese Spaltung identisch ist mit der des Krebsfusses, sondern möchte in dem „Endopodit“ nichts anderes sehen, als die Anlage einer Kaulade, einer Ausstülpung des Basalsegments der Extremität, die bei den Spinnenvorfahren vorhanden war; der Exopodit würde dann dem Taster der Insectenmundtheile entsprechen. (Darauf komme ich noch später zu sprechen.) Auf die vielfache Umbildung der Extremitäten lege ich kein Gewicht, da dieselbe in beiden Gruppen grosse Mannichfaltigkeit zeigt; wohl aber kann auf die Verwendung der Extremitäten, oder der Anhänge derselben als Kiemen bei Branchiaten hingewiesen werden, während bei Tracheaten, weder solchen die im Wasser leben, noch bei den Embryonen der ganzen Klasse auch nicht die geringsten Andeutungen vorkommen, dass hier jemals solche Verhältnisse durchlaufen worden seien. Wo hier kiemenartige Gebilde vorhanden sind, treten sie als Ausstülpungen der Haut, aber nie in Verbindung mit den Extremitäten auf, und sind sicher secundäre Erscheinungen, immer sog. Tracheenkiemen.

So wie nach der Zahl der Extremitäten der Crustaceenkopf, wo er als besonderer Abschnitt differenzirt ist, aus fünf, der Tracheatenkopf aus vier Segmenten zusammengesetzt ist, so zeigt auch der Thorax ganz verschiedene, in beiden Gruppen aber recht constante Verhältnisse. Ueberall, wo bei Tracheaten ein Thoracalabschnitt sich aus der gleichmässigen Segmentirung des Rumpfes differenzirt hat, besteht derselbe aus drei Segmenten; bei den höheren Crustaceen sehen wir hier acht, bei niederen eine wechselnde Zahl, weniger als fünf wohl nur bei reducirten Formen. Nichts berechtigt uns zu der Annahme, dass die drei Thoracalsegmente der Tracheaten aus den drei ersten Thoraxringen der Crustaceen entstanden seien, besonders da die Extremitäten der letzteren schon sehr frühzeitig in der Phylogenie zu Organen der Nahrungsaufnahme umgewandelt wurden.

Ganz ähnliches lässt sich über die Verhältnisse des Abdomens und Postabdomens sagen, und dass die Aehnlichkeiten in Muskulatur, Nervensystem, Herz etc. keine Beweise für Stammesverwandtschaft beider Gruppen zu sein brauchen, zum Theil nicht sein können, wurde schon weiter oben auseinandergesetzt; alle diese Aehnlichkeiten sind durch Convergenz der Ausbildung erreicht.

Ein einziges Organ macht es schwer, diese Anschauung anzunehmen: das facettirte Auge der Krebse und der Insecten. Sollten Sehorgane von so identischem Bau, und so abweichend von allen übrigen Augen zweimal in verschiedenen Thierstämmen zur Ausbildung gekommen sein? Ich glaube, es wird nichts anderes übrig bleiben, als diese Frage zu bejahen, denn

1) sind zusammengesetzte Augen im Stamm der Krebse entstanden, wie die einfacheren Augen der Phyllopoden beweisen; 2) besitzen unter den Tracheaten nur

die Insecten ächte zusammengesetzte Augen, und diese direct von höheren Krebsen abzuleiten, dürfte doch wohl seine Schwierigkeiten haben; 3) finden wir wiederum bei den Myriapoden Andeutungen für Entstehung zusammengesetzter Augen, und Scutigera besitzt solche von einfachem Bau, offenbar selbständig zur Ausbildung gebracht; 4) gibt es in allen Gruppen der Tracheaten einfache Follikelaugen, Stemmata, für die wir bei den Krebsen keine Homologa finden, die aber wohl geeignet sind, wie die der Spinnen und Scorpioniden, zu Facettenaugen zu werden, wie ich ¹⁾ seinerzeit andeutete und wie auch Patten meint, dem ich übrigens im Einzelnen nicht beistimmen kann.

Uebrigens sind diese Augen gar nicht so identisch in ihrem Bau, wie es auf den ersten Blick scheinen könnte, und auch in der embryonalen Entwicklung sind beträchtliche Unterschiede bemerkbar, von denen ich nur hervorheben will, dass das Krebsauge durch eine Einstülpung einen Theil seiner Anlage gewinnt, während das Insectenauge einfach modificirtes Epithel ist, ohne Einsenkung und Abschnürung. Dass in zwei Thierstämmen selbständig solche sonderbaren und complicirten Sehorgane zur Ausbildung kommen konnten, ist für mich nur ein Beweis dafür, dass sie doch nicht so ganz schlecht functioniren möchten, wie eine Anzahl von Forschern auf Grund von theilweise wunderlich angestellten Experimenten glauben machen will.

Von grösster Wichtigkeit sind für die Tracheaten die Malpighi'schen Gefässe und die Tracheen; beide Organe zusammen, ja jedes für sich allein würde genügen, ein Thier den Tracheaten ein- oder anzureihen, da in keiner anderen Gruppe dergartiges vorkommt. Fast alle Tracheaten besitzen beide Organe zusammen, und nur sehr wenige Formen sind bekannt, die nur das eine oder das andere aufweisen; Tracheen, und zwar einfachster Art, aber keine Malpighischen Gefässe besitzt allein Peripatus, Japyx und die Collembola; tracheenlos, aber im Besitz Malpighi'scher Gefässe sind eine Anzahl sehr kleiner Arthropoden, die man meist als regressiv metamorphosirte Thiere ansieht: viele Milben, die Pauropoden (?) und Tardigraden. Letztere sind gelegentlich als sehr ursprüngliche Arthropoden direct mit dem Nauplius in Beziehung gebracht worden (Bütschli), oder als Zwischenstufe zwischen Anneliden und Tracheata eingeschaltet worden (Plate l. c.). Dass sie nur in Verbindung mit Tracheaten genannt werden dürfen, führt Plate genügend überzeugend aus. Ich kann ihm aber nicht beistimmen, wenn er sie als die ursprünglichsten Tracheaten auffasst, die wir kennen. Ein ganzes Bärthierchen müsste ja dem Kopf der übrigen Tracheaten entsprechen, da es nur die vier Extremitätenpaare besitzt, welche die übrigen am Kopfe tragen; von diesen liegen aber die Antennen praeoral, wo die Tardigraden keine Spur von Anhängen besitzen.

Die Duplicität der Geschlechtsorgane, die sich bei allen gut ausgebildeten Tracheaten documentirt, wäre aus dem unpaaren dorsal in den Enddarm mündenden

1) Sitzungsberichte der Naturforscher-Gesellschaft, Dorpat, Bd. VIII. 1888.

Genitalapparat der Tardigraden nicht abzuleiten. Sehr wohl aber sind die Tardigraden als degenerirte Tracheaten zu verstehen, und zwar in Verbindung mit Insecten zu bringen. Wenn wir uns die mannichfaltigen Larvenformen der Insecten vergegenwärtigen, so finden wir nicht wenige, die mit den genannten Thierchen manche Aehnlichkeiten aufweisen, z. B. unter den madenförmigen Jugendzuständen der Dipteren. Die äussere Gliederung des Körpers ist in Zusammenhang mit der dünnen Cuticula nicht ausgebildet, der Kopf des späteren Thieres fehlt — (er kommt erst später in der Schlundeinstülpung zur Anlage) — stummelförmige Füsse mit Chitinhaken sind nicht selten, besonders bei den mehr freilebenden Formen, das Tracheensystem ist stark vereinfacht, im Schlunde sind Chitinstücke als innere Kauwerkzeuge zur Ausbildung gekommen, welche mit denen der Tardigraden die grösste Aehnlichkeit haben; das Nervensystem ist zusammengesetzt aus oberem Schlundganglion und Bauchganglienreihe — nur die Zahl der Segmente ist verschieden. Aber eine Reduction der Segmentzahl sehen wir doch überall bei den Tracheaten. Manche solcher Larven werden geschlechtsreif und pflanzen sich paedogenetisch fort. Ich meine der Gedanke liegt nahe, in den Tardigraden Abkömmlinge solcher paedogenetischer Insectenlarven zu sehen, bei denen die Weiterentwicklung zur Imago vollkommen unterdrückt wurde.

Bei der sehr geringen Grösse dieser Thiere, der Weichheit der Haut, ihrer Anpassung an sehr eigenthümliche Existenzbedingungen ist das völlige Verschwinden der Tracheen begreiflich. Ihre Geschlechtsorgane sind direct auf die Larvengeschlechtsorgane der Insecten zu beziehen; sie sind vielleicht verschmolzen aus den beiden Keimdrüsen und haben einen besonderen Ausführungsgang erhalten in den Enddarm; dafür spricht die dorsale Lage dieser Gebilde, welche mit derjenigen bei Insectenlarven übereinstimmt. Alle übrigen Verhältnisse, so auch die Anordnung der Muskulatur, das Vorhandensein von Speicheldrüsen und vielleicht auch Beindrüsen lassen für diese Auffassung kaum zu wünschen übrig¹⁾.

So bleibt uns also noch Peripatus übrig, dessen Beziehungen zu Anneliden einerseits und Tracheaten andererseits nicht geleugnet werden können. Wir haben in ihm ein Thier von ziemlich homonomer Segmentirung, die aber in der Cuticula nicht ausgesprochen ist; diese ist zwar resistent, aber weich und biegsam; sie ist über und über bedeckt mit feinen spitzen Papillen, die ebenso, wie die identischen Borsten und Haare der Tracheaten sehr gut geeignet sind, das Thier nicht nass werden zu lassen. Es besitzt die typischen praeoralen Antennen in einem Paar, von den Fussstummeln sind einige bereits der Nahrungsaufnahme dienstbar gemacht: die Kiefer und die Schleimpapillen, deren Nephridien zu Speicheldrüsen geworden sind; die Fussstummel zeigen die Anfänge von Gliederung und tragen Klauen; die so vielfach neuerdings besprochenen „Coxaldrüsen“ sind in vollkommenster Form vorhanden;

1) Vgl. hierüber meinen unterdessen erschienenen Aufsatz über „die Verwandtschaftsverhältnisse der Tardigraden“, Sitzungsber. der Dorpater Naturforscher-Gesellschaft Bd. 9. 1891.

die Geschlechtsorgane, embryologisch nachweisbar auf Annelidenverhältnisse zurückzuführen, zeigen reine Tracheateneigenthümlichkeiten; ein segmentirtes Rückenherz ist vorhanden, ebenso Tracheen, von so einfacher Structur, dass kein Zweifel obwalten kann, dieselben seien in dieser Thiergruppe eben erst als solche entstanden.

Auch in der Entwicklung der interessanten Thiere finden wir recht beherzigenswerthe Erscheinungen, wie Embryonalhüllen und, von Allem anderen abgesehen, die für Tracheaten so charakteristischen ventralen Einstülpungen der Ectoderms der „Kopflappen“, die sich mit dem „Gehirn“ vereinigen.

Aber — Peripatus besitzt keine Malpighi'schen Gefässe, sondern Annelidensegmentalorgane. Diesen Mangel können wir nicht durch Degeneration erklären, denn Peripatus ist in jeder Beziehung ein in aufsteigender Entwicklung begriffenes Thier. Wenn nun hier in keiner anderen Hinsicht der Ableitung der Tracheaten von Peripatusartigen Thieren ein Hinderniss im Wege steht, so muss die Frage aufgeworfen werden, woher kommen die Malpighi'schen Gefässe der Tracheaten, sind sie Neubildungen oder stammen sie von Organen des Peripatus, resp. der Anneliden ab? Für erstere Annahme haben wir keine Anhaltspuncte, denn wir finden diese Organe, abgesehen von der wechselnden Anzahl, überall in ganz gleichförmiger Ausbildung, nirgends eine niedrigere Stufe der Entwicklung; es ist also wahrscheinlich, dass sie schon in der Wurzel des ganzen Tracheatenstammes in derselben Form vorhanden waren. Wenn man also die bekannten Peripatusarten als Ahnen der Tracheaten betrachten wollte, so müsste man annehmen, dass zwischen ihnen und den ihnen am nächsten stehenden Tracheaten eine grosse Zahl von Uebergängen fehlen.

Bei diesen fehlenden Formen müssten wir die Entstehung der Malpighi'schen Gefässe finden. Doch auch ohne dies ist es theoretisch möglich die Malpighi'schen Gefässe abzuleiten und zwar von den Segmentalorganen ihrer Annelidenvorfahren, wenn wir uns vor Augen halten, welcher Umwandlungen und Verlagerungen diese Organe bei Peripatus fähig sind. Die genannten Organe sind schlauchförmige Anhänge des vom Ectoderm des Embryos stammenden Enddarms, was schon bewiesen würde durch ihre Insertion bei denjenigen Insectenlarven, deren Rectum nicht mit dem Mitteldarm in Verbindung steht, z. B. den Bienen.

Bei Peripatus ist das Proctodaeum ungemein kurz, der Bezirk des eingestülpten Ectoderms ganz klein, nur ein Stückchen der Ventralfläche eines Segments. Wenn bei den Nachkommen Peripatus-ähnlicher Thiere, die sich zu Tracheaten umhildeten, der Enddarm länger wurde, was bei diesen Thieren thatsächlich der Fall ist, so musste zwar nicht, es konnte aber ein grösserer Ectodermbezirk eingestülpt werden, — so gross, dass damit ein Paar Nephridialeinstülpungen mit in die Tiefe gezogen wurden; ja es konnten — vorausgesetzt dass nicht gerade die Segmentalorgane des vorletzten Körpersegments zu Genitalorganen wurden — sogar ein oder mehrere ganze Segmente mit all ihren Anlagen nach innen eingestülpt werden. (Uebrigens genügt ein einziges, und ich denke hier mehr an eine vielleicht mögliche Erklärung der Rectalpapillen.)

Dass ein solches Einbeziehen von Nephridien in den Darmtractus vorkommen kann, sehen wir an den Speicheldrüsen des Peripatus, welche die Segmentalorgane des 2. Extremitätenpaares, der Schleimpapillen sind. Nehmen wir an, dass ein Paar Nephridien mit dem Enddarm in die Tiefe gezogen wurden, so sind zweierlei Schwierigkeiten weiterhin zu überwinden: 1) der Mangel von Trichtern, die sich in die Leibeshöhle öffnen, und 2) die bei den meisten Tracheaten grössere Zahl von Malpighi'schen Gefässen. (Den Mangel der Cilien im Innern derselben erachte ich für nebensächlich; die Cilienbekleidung des Körpers und des Darmepithels ist bei Anneliden bereits ganz oder grossentheils verschwunden, sie ist auch nicht erhalten in den Speicheldrüsen und den „Analdrüsen“ des Peripatus, ebensowenig in den Genitalorganen desselben.)

Was den ersten Punct betrifft, so sind bei den Anneliden die Hirudineen Beispiele dafür, dass die innere Oeffnung der Nephridien verschwinden kann. Vielleicht hängt das mit dem im Lauf der Zeit veränderten Circulationssystem zusammen. Bei dem geschlossenen Blutgefässapparat der typischen Anneliden findet sich in der Leibeshöhle eine andere Flüssigkeit, als bei offenem Kreislauf. Dort gelangen die Excretionsstoffe aus dem Blut in die Leibeshöhlenflüssigkeit, und können direct durch die Nephridialtrichter aufgesammelt werden. Hier werden die Excretionsorgane direct von Blut umspült. Die Diffusion, die dort vom Blut zur Leibeshöhlenflüssigkeit stattfindet, kann hier bei geschlossenen Nephridien direct von Blut in diese vor sich gehen. Wenn dies auch keine Erklärung ist, so kann es die Umänderung doch begreiflich erscheinen lassen. Bei Peripatus verlieren auch die Nephridien des letzten Segments (beim Weibchen verkümmern sie) im männlichen Geschlecht ihre innere Oeffnung, was bei den Speicheldrüsen ja ohne weiteres verständlich ist¹⁾.

Die zum Theil sehr grosse Anzahl der Malpighi'schen Gefässe macht es freilich ungleich schwerer, an eine Ableitung aus einem Paar Nephridien zu glauben. Aber es gibt unter den Thieren mit typischen Segmentalorganen doch auch eine grosse Zahl von Formen, bei denen eine Vermehrung und Zerspaltung der inneren Enden dieser Gebilde vorkommt; hierher gehören viele Anneliden²⁾ und die grösste Mehrzahl der Vertebraten. Die Oberflächenvergrösserung eines Organs, besonders eines solchen, das an eine kleine Stelle localisirt wird, zum Zweck ungehinderter, oder selbst vermehrter Function ist eine auf Schritt und Tritt begegnende Thatsache. Wenn bei den Vorfahren der Tracheaten zwei Segmentalorgane mit dem Enddarm nach Innen gerückt zu Malpighi'schen Gefässen wurden, so konnten dieselben — in

1) Vielleicht ist hier auch in Betracht zu ziehen, dass schon bei Peripatus die ectodermale Einstülpung einen grösseren Antheil am Aufbau der Excretionsorgane nimmt, als bei Anneliden (cf. meine Entwicklungsgeschichte des Peripatus), und der mesodermale Theil sich auf die Bildung des Trichters beschränkt. Bei weiterer Ausschaltung des Mesoderms und besserer Ausbildung des ectodermalen Abschnittes konnte die Trichterbildung ganz unterbleiben, und die rein ectodermalen Nephridien waren gegen die Leibeshöhle abgeschlossen.

2) Der Anschauung Beddard's (l. c.), dass die Vielzahl der Nephridien in einem Segment bei Anneliden das primäre sei, kann ich mich nicht anschliessen.

dem Maasse, wie der Rest der normalen Nephridien allmählig seine Thätigkeit einstellte, — um nun die Function allein zu übernehmen, einmal bedeutend in die Länge wachsen, dann aber auch Seitenzweige aussenden und so zu ganzen Büscheln werden. Lag die Zerspaltung nahe am Ursprung aus dem Enddarm, so war nur eine geringe Verkürzung des gemeinsamen Stieles nöthig, um die Zweige einzeln in den Darm münden zu lassen. Verschiebungen, Verlagerungen, Verschmelzungen und Reductionen war hier weiter Spielraum gelassen. Dafür spricht die grosse Verschiedenheit und Zahl in den einzelnen Tracheatengruppen, sowie die Unterschiede bei Larven und ausgebildeten Thieren.

Bisher hat diese Anschauung keine Stütze in der Embryologie der Tracheaten gefunden; selbst in dem Falle, dass man irgendwo den sicheren Nachweis führen wird, dass die Malpighi'schen Gefässe beim Embryo aus Hauteinstülpungen an der Körperoberfläche entstehen und mit dem Enddarm in die Tiefe mitgenommen werden, liesse sich immer noch darüber streiten, ob es umgewandelte Nephridien sind. Denn es gibt keine typisch angelegten Segmentalorgane mehr in dieser Thiergruppe, dafür aber so zahlreiche Hauteinstülpungen, die sich im Anfang gleichen, später aber zu den verschiedensten Gebilden — Coxaldrüsen, Gift-, Stink-, Wehrdrüsen und Tracheen werden, dass es kaum möglich sein wird, sichere Anhaltspuncte zu finden.

Der Gedanke, dass Annelidennephridien bei der Bildung von Arthropodenorganen eine Rolle spielen, ist aber so allgemein verbreitet, dass schon fast alle paarig und segmental angelegten, durch Follikelbildung entstehenden Organe der Tracheaten in Verdacht gerathen sind, so die sog. Coxaldrüsen und die Tracheen. Gerade diese haben indessen mit Segmentalorganen nichts zu thun. Will man die Beziehungen zwischen Malpighi'schen Gefässen und Segmentalorganen zugestehen, so ist Peripatus ja ein Repräsentant einer Thiergruppe, welche unabhängig von Nephridien noch Drüsen an der Basis der Fusstummel und Tracheen besitzt. Die ersteren auf die Borstensäcke der Anneliden zurückzuführen, wie das Lang z. B. thut, ist eine recht glückliche Idee; allein diese Gebilde interessiren uns hier viel weniger als die Tracheen, die für die Tracheaten so charakteristisch sind, während Hautdrüsen bei fast allen Thiergruppen vorkommen, bei segmentirten auch segmental angeordnete.

Ich habe früher schon ¹⁾ die Ansicht ausgesprochen, dass die Peripatustracheen hervorgegangen seien aus einzelligen Hautdrüsen der Annelidenvorfahren, da man z. B. bei Landblutegeln solche Drüsen findet, die mit enorm langen, zu Bündeln vereinigten Ausführungsgängen versehen sind, und diese Ausfuhröhrchen leicht chitinisiert erscheinen. Durch fortgesetzt auf diesen Punct gerichtete Beobachtungen hat sich diese Anschauung nur gefestigt. Die ungemein dünnen unverzweigten Tracheen münden bei Peripatus bündelweise zerstreut auf die Körperoberfläche, auf Rücken und Bauch im Grunde enger und nicht tiefer Follikel, die mit der Körpercuticula ausgekleidet sind. Trifft man einen solchen Follikel auf einem feinen Schnitt in

1) Kennel, Ueber einige Landblutegel des tropischen America. Zool. Jahrb. Bd. II.

seiner ganzen Länge (Fig. 1), so sieht man in seinem Grunde die zahlreichen Tracheen entspringen und es macht den Eindruck, als ob dort eine Anzahl derjenigen Zellen fehlten, die den Abschluss des Follikels zu besorgen hatten. So weit man nun auch die Tracheenröhrchen verfolgt — nirgends bemerkt man einen Zellenüberzug, nirgends einen anliegenden Kern, nicht einmal eine feine Protoplasmaumhüllung, sondern nur das scharf conturirte Canälchen. Die Röhrchen können also nur dadurch entstanden sein, dass sich für jedes eine Zelle im Grunde des Follikels aus dem Verband freimachte, in die Tiefe rückte, dahin oder dorthin wanderte, aber durch einen sehr feinen Hals mit dem Epithel in Verbindung blieb. Dieser Zellenhals, ursprünglich wohl mit Schleim gefüllt, wurde hohl und in ihn drang Luft ein, während die ungemein dünne Protoplasmahülle vertrocknete und nun die Wand der Trachee darstellt. Aechtes Chitin scheint die Wand nicht zu sein, da sie sich auch in kalter Kalilauge rasch auflöst. Nur die gemeinsamen Follikel sind mit Chitin ausgekleidet, so dass man die Zahl derselben an einem Stück Peripatushaut, das man in Kalilauge kochte, genau feststellen kann. Ob am Ende jedes Tracheenröhrchens sich noch die Zelle findet, kann ich nicht sagen, halte es aber für sehr wahrscheinlich.

Da man auf diese Tracheen diejenigen der ächten tracheaten Arthropoden zurückführen kann, so ist jedem Versuch, die Nephridien der Anneliden hier in Betracht zu ziehen, die Spitze abgebrochen. Bei dieser Zurückführung ist zweierlei zu berücksichtigen: 1) die Structur der Arthropodentracheen, und 2) die Zahl und Lage der Stigmata. Um den ersten Punct für sich besprechen zu können, nehmen wir einstweilen an, worauf ich nachher zu sprechen komme, dass bei den Peripatus-artigen Stammeltern der Tracheaten in jedem Segment nur ein Paar von den ebenbeschriebenen Tracheenbündeln vorhanden gewesen, resp. übrig geblieben sei.

Dann finden wir bei den Tracheaten fast alle wünschenswerthen Uebergänge bis zu den complicirtesten Tracheenbildungen, zum Theil in Thiergruppen, die in der Phylogenie hinter einander zu stellen sind, zum Theil auch innerhalb einer Thiergruppe oder im Individuum nebeneinander. Dabei sind die Structures der Tracheen, wie sich zeigen wird, noch in anderer Weise interessant und von grosser Bedeutung.

Man kann bekanntlich dreierlei Hauptformen von Tracheen unterscheiden: 1) unverästelte feine Tracheen, die in grosser Zahl von einem Stigma, oder einem kurzen Tubus entspringen, ohne Spiralfaden, 2) stark baumförmig verzweigte, zum Theil anastomosirende Tracheen mit Spiralfaden, und 3. Fächertracheen.

Am nächsten steht offenbar die erste Sorte den Peripatustracheen. Wir finden sie bei den Diplopoden und vielen Arachniden; entweder sind sie allein vorhanden oder neben einer der anderen Sorten. Auf den ersten Blick könnte man sie für identisch halten in der Structur mit den Athmungsorganen des Peripatus, allein ihr feiner Bau ist dennoch verschieden. So fein das einzelne Röhrchen auch ist, nimmt es seinen Ursprung doch nicht aus einer Zelle, sondern ist in der ganzen Länge von einem feinen Protoplasmaüberzug umhüllt, in dem schmale Kerne in grösserer Zahl eingebettet sind; ferner ist das Röhrchen von ächtem Chitin ausgekleidet, was

beim Kochen in Kalilauge sofort entgegentritt. Doch erhält man bei dieser Procedur die Chitinröhrchen kaum in der ganzen Länge der wirklichen Tracheen und ich bin daher geneigt anzunehmen, dass sich ein beträchtlich langes Endstück genau so verhält, wie die Tracheen des Peripatus in der ganzen Länge; das ist natürlich bei dem Eindringen der Röhrchen in die verschiedensten Gewebe ungemein schwer nachzuweisen. Nur dieses Endstück wäre dann einer Peripatustrachee gleichwerthig, und das Tracheenröhrchen eines Julus oder einer Spinne etwa so zu verstehen, wie die Bildung eines Borstenfollikels bei Anneliden oder im Mantelsaum der Brachiopoden. Die eine, ursprünglich secretorische, später in ihrem Hals lufthaltige Zelle zog bei ihrem Einwuchern in die Tiefe Nachbarzellen mit, welche nun den Ausführungsgang umkleideten. Da in unserm Falle diese Zellen als gewöhnliche Elemente der Epidermis, resp. des gemeinsamen Follikels, Cuticula bilden konnten, so thaten sie dies auch in Zukunft und lieferten das feine Cuticularröhrchen, an dessen Ende sich erst die ursprüngliche, aus einer Zelle hervorgegangene Trachee ansetzt. Die Verschiedenheit von einem feinen Borstenfollikel ist nur die, dass hier die Zelle im Grund ihre secretorische Thätigkeit behielt und ein erstarrendes Secret liefert, das die Borste bildet, während sie dort aufhörte, zu secerniren und der Ausführungsgang lufthaltig wurde.

Nun blieb es aber nicht bei dieser Verbesserung der Athmungsorgane, sondern auch der gemeinsame Follikel, in den alle diese feinen Röhrchen mündeten, nahm Theil an der Vergrößerung der athmenden Oberfläche: er drang auch mehr in die Tiefe, seine Cuticula wurde feiner, und nun kam die Differenzirung seiner Cuticula in den bekannten Spiralfaden zur Ausbildung. Auf seiner inneren Spitze trug dieser Follikel zunächst sämtliche Tracheen. Diese Spitze jedoch gabelte und spaltete sich mehrfach, der Wachstumsrichtung der einzelnen Tracheenbündel entsprechend, so dass jede weiter in die Tiefe vordringende Spitze bald mehr, bald weniger primäre Tracheen trug und vor sich her schob. Aus diesem sich mehr und mehr zerspal tenden Follikel wurde das, was jetzt bei vielen Tracheaten die Spiriltracheen sind. Sie tragen an ihren feinsten Zweigen die einfachen Tracheen ohne Spiralfaden, und diese gehen über in das Endstück, das einer Peripatustrachee, dem Derivat einer einzigen Zelle entspricht. Es ist selbstverständlich, dass mit der Ausbildung dieser complicirteren Tracheen, und mit der Uebnahme der Hauptarbeit ihrerseits, die primären und secundären Theile sich bedeutend verkürzen konnten, und jetzt nur noch als allerletzte Endstückchen vertreten sind. Dass die Anastomosen der einzelnen Tracheenstämme, Bildungen späterer Zeit, secundäre Erscheinungen sind, geht schon aus der getrennten Anlage der Tracheen beim Embryo hervor.

Es kann nicht meine Aufgabe sein, alle verschiedenen Vorkommnisse im Bau der Tracheen einzeln zu besprechen, die sich überdiess ohne Weiteres ergeben, nur möchte ich erwähnen, dass man bei den Tracheen von Julus und der verwandten Formen, den Uebergang, wie ich ihn schilderte, deutlich wahrnehmen kann. Vom Stigma aus zieht der „Tracheenvorhof“ nach innen, der sich dann spaltet in mehrere Aeste; einer oder mehrere, die kurz bleiben, tragen unverästelte, feine Tracheen

ohne Spiralfaden in grosser Zahl, andere sind länger, verzweigt, besitzen Spiralfaden und tragen an ihren Enden die feinen, aber jetzt kurzen einfachen Tracheen. Anastomosen finden hier nicht statt. Man kann also unterscheiden: 1) primäre Tracheen (Peripatus); 2) secundäre (die unverästelten Röhren der Juliden und Spinnen); 3) tertiäre, die mit Spiralfaden.

Sehen wir zunächst ab von der Tracheeneinrichtung der Scutigera, so bleiben noch die Fächertracheen oder Tracheenlungen der Spinnen übrig. Ich möchte diese Gebilde nicht von metamorphosirten „Tracheen“, d. h. durch Umbildung vorhandener, wohlentwickelter tertiärer Tracheen herleiten, sondern von einem gemeinsamen Vorhof secundärer Tracheen. Wenn wir uns vorstellen, dass dieser Vorhof, wie es z. B. bei den Spinnen, die noch unverästelte Tracheenbündel an Stelle der zweiten Fächertracheen haben, der Fall ist (Argyroneta u. A.), ein weiter, rundlicher Raum war, auf dessen innerer Wölbung die Röhren in grosser Zahl aufsassen, so konnte sich derselbe ebenfalls auf seiner Oberfläche zerspalten. Das geschah aber der ganzen Anlage entsprechend nicht in spitze Hörner und Zipfel, sondern in parallele Falten, deren jede eine Reihe von Tracheen trug. Zwischen den nach aussen vom Lumen, d. h. gegen das Körpergewebe zu vorspringenden Falten lag natürlich Bindegewebe, eventuell auch Muskulatur, und durch ebensolches waren die Falten an ihren Kanten verknüpft. Spiralfäden kamen nicht zur Ausbildung, hätten auch bei der flachen Gestalt der Falten keinen Sinn; wohl aber konnte durch die Contractionen des zwischen den hohlen Blättern ausgespannten Gewebes eine localisirte Athembewegung zur Ausbildung kommen, indem die Taschen erweitert und verengt wurden, was von besonderem Vortheil werden musste bei den Formen, die entweder fest gepanzert wurden, oder deren Abdomen die Segmentirung einbüsste. Bei den Thieren mit stark verästelten, den ganzen Körper durchziehenden tertiären Tracheen spielt das Blut bei der Athmung keine, oder nur eine sehr untergeordnete Rolle; jedem Organ, jedem Gewebe wird die Luft direct zugänglich gemacht. Hier, bei dieser Einrichtung dagegen konnte es wieder zu seinem Recht als Sauerstoffträger gelangen. Die Athmung wurde wieder aus einer allgemeinen inneren, zu einer localen inneren, wie andererseits bei der Kiemenbildung aus einer allgemeinen äusseren, zu einer localen äusseren, denn der Wechsel der sauerstoffreichen und -armen Luft, war an dieser bevorzugten Stelle ganz besonders rege. In demselben Maasse aber, wie das zur Ausbildung kam, degenerirten die feinen secundären, vielleicht erst primären Tracheenröhren, und der gefaltete Vorhoffollikel blieb als alleiniges Athmungsorgan übrig. Dass auch bei Arachnoideen die Entwicklung der Tracheen einen anderen Verlauf nehmen konnte, dass sich aus dem „Vorhof“ statt eines Fächers Röhrentracheen mit Spiralfäden ausbilden mochten, wie sie bei Juliden angefangen, bei Scolopendra und den Insecten zur höchsten Ausbildung gebracht sind, das zeigen ja manche Gruppen der hierher gehörigen Thiere, Solpugiden, Phalangiden, Cyphophthalmiden etc. „Baumtracheen“ und Fächertracheen haben meiner Meinung nach gleichen Ursprung und verschiedenen Entwicklungsgang, aber die letzteren können nicht

von ersteren abgeleitet werden; sie stammen in divergenter Richtung von dem Follikel her, welcher an seinem Grund die Tracheen erster, resp. zweiter Ordnung trug.

Die mehr durch ihre auffallende Lage, als durch ihre Structur abweichenden Tracheen von *Scutigera* scheinen in ähnlicher Weise abzuleiten zu sein, wie die Fächertracheen. Auch hier sind es die „Vorhöfe“, welche sich in Zipfel ausgezogen haben, aber diesmal ähnlich wie bei den „Baumtracheen“ in zahlreiche spitze Ausläufer, die sich mehrfach verästeln. Ob die secundären Tracheen (Röhrentracheen) hier erhalten sind in den letzten unverzweigten Endröhren, oder ob diese nur die letzten Zipfel des „Vorhofs“ sind, kann am ausgebildeten Thier kaum festgestellt werden, da hier ebensowenig wie bei den Fächertracheen Spiralfäden vorhanden sind. Dass bei *Scutigera* je ein Paar Vorhöfe mit einander verschmolzen sind und sich durch ein gemeinsames Stigma öffnen, liegt ebenso auf der Hand, wie bei den Tracheen mancher Spinnen; nur liegen sie hier auf der Ventralseite, dort in der Mittellinie des Rückens.

Was nun den zweiten Punct, die Zahl und Lage der Stigmata bei den Tracheaten anlangt, so halte ich alle hier vorkommenden Verhältnisse für secundäre, sowohl die Höchstzahl von einem Paar in einem Segment, wie auch dessen Lage — in der Regel an den Seiten des Körpers, dorsal von den Extremitäten. In letzterer Hinsicht traten mancherlei Verschiebungen ein: an Körpertheilen, die später der Extremitäten entbehrten, konnten die Stigmata mehr nach der geschützteren Bauchseite rücken, und sie sind am Abdomen der Arachnoideen zum Theil in deren Medianlinie mit einander verschmolzen; bei *Scutigera* dagegen verschoben sie sich aus unbekanntem Gründen nach dem Rücken.

Dass die Vorfahren der Tracheaten an jedem Körpersegment, wo es die innere Organisation gestattete, Stigmata trugen, geht aus der Mannichfaltigkeit der Lage dieser Gebilde bei den heutigen Vertretern der Gruppe hervor; besitzt doch *Scolopendrella* Stigmata am Kopf! Die Reduction der Athemöffnungen auf geringere Zahl und ihre Beschränkung auf einzelne Segmente bildete sich erst später heraus, theils in Anpassung an eigenartige Lebensverhältnisse, — was uns besonders die Insectenlarven lehren, theils wohl auch — ich möchte sagen mechanisch, — in Folge der Hindernisse, welche andere zur Ausbildung oder mächtigen Entwicklung kommende Organe in den Weg legten. Hierher dürften vielleicht zu rechnen sein die starke Cuticularisirung der Körperbedeckung, die innige Vereinigung mehrerer Segmente zu grösseren Körpertheilen, die Anordnung und starke Entwicklung der Muskulatur in Kopf und Thorax u. dgl. Ich vermüthe, dass es auch ähnliche Verhältnisse waren, welche aus der Vielzahl der Stigmata der Peripatusartigen Thiere die Zweizahl an jedem Segment ursprünglich bedingten. Freilich kann man ja auch den Gedanken hegen, dass bei denjenigen „peripatiformen“ Thieren, welche die Stammeltern der Tracheaten wurden, überhaupt nur ein Paar Bündel von Drüsenschläuchen in jedem Segment lufthaltig wurden, wodurch die Anordnung der Stigmata der Tracheaten gegeben wäre. Dann erforderte aber dieses Verhältniss wieder eine Erklärung, wenn

man nicht die weitere Annahme machen will, dass schon bei den Annelidenvorfahren dieser die langen Hautdrüsen nur in je einem Follikelpaar segmentweise ausmündeten. Analoges Verhalten könnten wir finden in den zerstreuten Borstenfollikeln der Perichaeten und den zusammengehäuften der Lumbriciden.

Indessen scheint es mir, als ob die Ableitung der paarigen Tracheen von zerstreuten Bündeln, wie wir sie einmal bei Peripatus kennen, auch nicht unüberwindliche Schwierigkeiten fände. Bei manchen Peripatusarten sollen ja die Tracheenbüschel in je einem Gürtel in einem Segment vertheilt sein. Bei einer solchen Anordnung ist es nicht unbegreiflich, dass mit der fester werdenden Cuticula des Körpers dasjenige Paar, welches in der Nähe der Füßchen lag, seine Function am besten ausüben konnte, da bei der Bewegung der Extremitäten die dazu nöthige Muskulatur auch die Tracheen selbst oder doch den gemeinsamen Follikel durch Hin- und Herbiegen, Comprimiren, Expandiren etc. in der Richtung beeinflussen konnte, dass dort ein öfterer Luftwechsel stattfand, als anderswo. Dieser Follikel, zunächst an einer weich bleibenden Hautstelle liegend, hatte auch am ersten die Fähigkeit, sich weiter zu entwickeln, durch Anstülpungen, seiner erhöhten Thätigkeit entsprechend, secundäre Tracheenäste zu bilden. Die übrigen an ungünstigeren Stellen liegenden degenerirten. Zudem kamen in anderen Körperregionen Organe zur Ausbildung, die allen Platz beanspruchten: dorsal das Herz und die Genitalorgane, in den Seitentheilen des Rückens und Bauches die Hauptstammesmuskulatur, in der ventralen Mittellinie die Ganglienkette; in den Seitentheilen dagegen war Raum zur höheren Entfaltung neuer Organe, besonders da dort die verschwindenden Excretionsorgane Platz machten. Man braucht auf diese Gesichtspuncte kein grosses Gewicht zu legen und kann doch die Anschauung acceptiren, dass je ein Paar der Tracheenbüschel des Peripatus in jedem Segment das Uebergewicht über die übrigen gewann, und allein zur weiteren Ausbildung kam. Ein Zusammenrücken sämmtlicher Tracheenbüschel eines Segments zu je einem Paar erscheint mir dagegen höchst unwahrscheinlich.

Wenn man sich der Meinung anschliesst, dass auf diese Weise die Malpighischen Gefässe und die Tracheen der Tracheaten auf Organe peripatusartiger Thiere zurückgeführt werden können, so steht auch der Annahme nichts mehr im Wege, dass überhaupt erstere von letzteren abstammen. Ich sage absichtlich „peripatusartiger Thiere“, denn die bekannten Arten der Gattung Peripatus können diese Voreltern nicht sein, sie sind ein dem Urzustand ähnlicher, aber doch in einzelnen Beziehungen selbständig etwas weiter entwickelter Seitenzweig. Die Ahnen der Tracheaten s. str. müssen eine Stufe niedriger gesucht werden. Ja, ich gehe weiter, und behaupte, die heutigen Tracheaten sind auch kein einheitlicher Thierstamm, sondern stellen die Seiten- und Endzweige zweier Aeste dar, die von gemeinsamen Ahnen, die ich als „Peripatiformes“ bezeichnen will, entspringen. Eine ähnliche Anschauung drückt sich auch in der neueren Eintheilung der Tracheaten in Antennata und Chelicerota aus, wonach die beiden Aeste einerseits die Myriapoden und Insecten, andererseits die Arachnoideen

umfassten. Ich kann dieser Theilung nicht beistimmen; denn wenn sich nachweisen lässt, was nach Jaworowski's Mittheilung der Fall zu sein scheint, dass bei den Embryonen der Spinnen Antennen angelegt werden, so stammen sie ja doch von Antennaten ab, sind also nur hinter, nicht aber als gleichwerthig neben diese zu setzen. Zweitens aber scheint mir auf ein Organsystem bisher nicht die nöthige Aufmerksamkeit verwendet worden zu sein, das wenigstens überall mit wenigen Worten abgethan wird, und das dennoch von grösster Bedeutung ist: das Genitalsystem.

Nehmen wir einmal alle Tracheaten zusammen, so finden wir, dass bei einigen Gruppen die Geschlechtsorgane an hinteren Körperende, genauer im vorletzten Körpersegment ausmünden; nämlich bei allen Insecten und bei den Chilopoden unter den „Myriapoden“; in den anderen Gruppen aber viel weiter vorn am Körper: nämlich bei den Arachnoideen am Anfang des Abdomens, bei den Diplopoden zwischen 2. und 3. Beinpaar, bei Symphylen am 4. Segment, bei Pauropoden am 2. Beinpaar. Da die Keimdrüsen aller (nicht total degenerirter) Tracheaten mit den Leitungswegen vollkommen fest verwachsen sind, so ist an eine Verschiebung der Geschlechtsöffnung, zumal bei dem segmentirten Körper der Tracheaten, in solcher Ausdehnung nicht zu denken, — ein Satz, den ich weiter oben schon einmal ausgesprochen habe. Wir müssen in dieser weit verschiedenen Lage der Geschlechtsöffnungen vielmehr von ursprünglichen Vorfahren überkommene Verhältnisse sehen, und darum die Tracheaten in zwei Stämme theilen: 1) in solche mit Geschlechtsöffnung am Hinterende (vorletztes Körpersegment) und 2) in solche mit Geschlechtsöffnung im vorderen Theil des Körpers. Damit ist gesagt, dass schon die Myriapoden keine einheitliche Tracheatengruppe sind, sondern in zwei Abtheilungen zerfallen, von denen die Chilopoden nähere Beziehungen zu den Insecten haben, die Diplopoden, Symphylen und Pauropoden mit den Arachnoideen enger verwandt sind. Diese Anschauung ist vielleicht auf den ersten Blick etwas befremdend, weil man bisher sich gewöhnt hatte, die Myriapoden auf Grund äusserer Verhältnisse, besonders wegen der grösseren Extremitätenzahl, als eine in sich geschlossene Thiergruppe zu betrachten. Ihre Trennung muss sich in ähnlicher Weise vollziehen, wie die der Linnéischen „Amphibia“, bei denen es sich bald herausstellte, dass unter ihnen Thiere vereinigt waren, von denen die einen, die Reptilien viel nähere Beziehungen zu den Vögeln als zu den Amphibien im heutigen Sinne haben, während diese letzteren in enge Beziehung zu den Fischen gebracht werden müssen.

Wenn man, wie das fast allgemein geschieht, der Anschauung huldigt, dass die Tracheaten von Anneliden abstammen, dass die ältesten Tracheaten der Segmentirung der Vorfahren und deren Parapodialanhängen entsprechend, eine grosse Zahl von Extremitäten gehabt, und dieselben erst allmählig, von hinten nach vorn fortschreitend eingebüsst haben, wenn man ferner die Arachnoideen von den Insecten trennt, so liegt es doch nahe, zu untersuchen, ob bei den vielfüssigen Tracheaten die Wurzel der beiden höheren Tracheatengruppen zu finden sei; und wenn man nun bei diesen bereits Organisationsverhältnisse auffindet, die, auf verschiedene Ab-

theilungen vertheilt, theils nach der einen, theils nach der anderen Seite hinweisen, so wird man genöthigt sein zu fragen: 1) sind diese Verschiedenheiten so bedeutend und von solchem Gewicht, dass man von ihnen die bei den höheren Tracheaten vorhandenen Unterschiede ableiten und erklären kann, und 2) wie sind die Differenzpunkte bei den Myriapodeu selbst zu erklären und bedingen sie die Trennung dieser Thiergruppe in zwei gesonderte?

Auf der beigegebenen Tafel habe ich die wichtigsten Gruppen der Tracheaten in schematischer Weise derart skizzirt, dass die Segmente durch querverlaufende Linien in gleicher Breite angegeben sind; nur bei *Julus* sind dadurch auch die Doppelsegmente von einander abgegrenzt. Eine besondere Verzerrung der Gestalt ist dabei nur in der Kopfreion bedingt. Als Kopfsegmente sind der Höchstzahl bei Insecten entsprechend 4 mit rother Farbe ausgezeichnet, die drei folgenden als Thoraxsegmente sind grün gehalten. Ein Irrthum kann hier nur bei den Diplopoden und Scolopendrella unterlaufen, weil bei diesen die Zahl der Kopfsegmente aus den Kauwerkzeugen nicht sicher erkennbar ist, und ausserdem bei den ersten Rumpfsegmenten möglicherweise Verschmelzungen und Ausfall vorliegen kann.

Wo die Zahl der Körpersegmente 20 übersteigt, ist nach diesem Segment eine Lücke gelassen, und die letzten von hinten nach vorn mit x , $x-1$, $x-2$ etc. bezeichnet. Auf die Einzelheiten der Darstellung auf der Tafel muss ich verschiedentlich im Text noch zu sprechen kommen. *Peripatus* und die links von ihm stehenden Scolopendra und Insecten haben die Geschlechtsöffnung am Hinterende des Körpers, die rechts von *Peripatus* stehenden Gruppen dagegen in vorderen Körperregionen. Von einzelnen Organen sind schematisch, aber der wirklichen Structur entsprechend, eingezeichnet die Geschlechtsorgane — in der ersten Gruppe roth, in der zweiten blau; ferner sind die Stigmata angedeutet und bei *Peripatus* die Nephridien.

Ein Blick auf die nebeneinander stehenden Figuren wird sofort erkennen lassen, dass die Genitalorgane einer Scolopendra nicht auf die eines *Julus* oder einer Scolopendrella bezogen werden können, soweit es die Ausführungsgänge anlangt — ebenso wenig umgekehrt. Es ist dabei gänzlich abzusehen von der Duplicität der Oeffnungen bei *Julus*, oder der Oviducte bei Scolopendrella, denn diese Verhältnisse lassen sich sehr einfach durch mangelnde oder durchgeführte Einstülpung zur Bildung einer Vulva oder allgemeiner gesprochen, eines Genitalatriums erklären, wie ja auch bei *Peripatus* der unpaare Endkanal durch secundäre Einstülpung des die beiden getrennten „Genitalnephridien“ tragenden Hautabschnittes zu stande kommt. Ebenso wenig Gewicht ist zu legen auf die Einheit oder Duplicität der Keimdrüsen, da als ausgemacht angesehen werden muss, dass die keimbereitenden Organe bei allen Tracheaten ursprünglich paarig angelegt werden. Das geht schon daraus hervor, dass die Hoden bei Scolopendra paarig sind, während das Ovarium einfach ist. Alle diese Verhältnisse sind besondere Erwerbungen in den einzelnen Zweigen der Tracheaten.

Hauptsächlich zu berücksichtigen ist die Lage der Geschlechtsöffnung. Wenn man die grosse Zahl der Körpersegmente in beiden Thiergruppen in Betracht zieht,

ferner die streng durchgeführte Homonomie derselben in Haut, Extremitäten, Muskulatur, Nervensystem und Gefässapparat, so wird man gewiss nicht begreifen können, wie sich diese Oeffnung in so ausgiebiger Weise hätte verschieben können. Anders könnte es sein bei Unterdrückung der Segmentirung, z. B. bei Spinnen. Wenn da sehr frühzeitig im Embryo die Segmentirung des Abdomens verschwindet, so mag die Geschlechtsöffnung liegen wo sie will, sie könnte durch bevorzugtes Wachstum des vor oder hinter ihr liegenden Körpertheils gewaltig verschoben werden. Nicht so bei streng durchgeführter Segmentirung: hier behält — wenigstens auf der Oberfläche — jedes Segment das, was es hat, und gibt es nicht an ein anderes ab. Nur im Inneren des Körpers, wo in der Leibeshöhle die Gliederung verloren ist, treten solche Verschiebungen, besonders auch Verlagerungen der Keimdrüsen ein — hier gibt es eben keine separaten Segmente mehr, der Raum ist hier das Massgebende.

Wenn man aber die Myriapoden als einheitliche Thiergruppe aufrecht erhalten will, muss man entweder eine solche, meiner Meinung nach unmögliche, Verschiebung der Genitalöffnung annehmen, oder zu dem noch unwahrscheinlicheren Ausweg schreiten, die eine Oeffnung als Neubildung unter allmählicher Unterdrückung der früheren aufzufassen! Man darf aber dabei nicht vergessen, dass die primär vorhandene doch bis zur vollen Functionsfähigkeit der neuen in unverminderter Thätigkeit geblieben sein musste, also nicht die geringste Veranlassung zur Neubildung an ganz anderer Stelle vorlag. Anhänger einer Verschiebungstheorie könnten darauf hinweisen, dass bei den ebenfalls segmentirten Fischen eine sehr weitgehende Verschiebung der hinteren Extremitäten stattfinden konnte und stattgefunden hat. Aber dieses Beispiel kann nicht ziehen. Denn hier handelt es sich um Organe, die ihre Thätigkeit nach Aussen entfaltet zur Beförderung des ganzen Körpers, Organe, die in weicher Grundlage eingebettet rein von der Muskulatur abhängen und von dem Nutzen, den gerade ihre Lage hat; diese Muskulatur aber setzte sich an innere Stützpunkte der losen Extremitäten an. Die Configuration des inneren Skelets wird aber ganz und gar bedingt durch die Wirkung der Muskulatur in Bezug auf innere Organe oder auf die Aussenwelt. Eine solche Wirkung kann jedoch bei den Genitalorganen der Myriapoden nicht in Betracht kommen, da die Körpermuskulatur nichts mit denselben zu thun hat, und doch vor allem das äussere Chitinskelet beeinflusst werden müsste. Ausserdem finden wir in der Embryologie keinerlei Anhalt für eine Verschiebung oder Neubildung der Geschlechtsöffnung; was sehr merkwürdig wäre, wenn diese Umänderung erst im Stamm der Myriapoden stattgefunden hätte.

Bei einigen Milben (Tyroglyphen) verschiebt sich allerdings bei der letzten Häutung die Genitalöffnung, die bis dahin zwischen dem letzten Fusspaar lag, nach vorn, so dass sie nun beim zweiten Beinpaar zu finden ist; ebenso ist sie bei anderen Milben noch weiter nach vorn verlagert. Allein hier handelt es sich offenbar um degenerirte Thiere, oder richtiger um Thiere, deren ganzer Stamm in regressiver Metamorphose begriffen ist, bei denen ausserdem die Segmentirung des Körpers vollkommen unterdrückt ist. Dass bei solchen Thieren Verschiebungen vorkommen kön-

nen, habe ich bereits zugegeben, und ich kann daher in diesen Thatsachen keinen besonders werthvollen Gegenbeweis erblicken. In der Gruppe der Acarinen findet man überhaupt sehr eigenthümliche Verhältnisse, die eines genaueren Studiums wohl werth wären. Diese Absonderlichkeiten und die merkwürdige Metamorphose, mit z. Th. ruhendem Puppenstadium, lassen überhaupt noch die Frage zu, ob die Acarinen bei den Arachnoideen an ihrem richtigen Platze stehen, oder ob sie nicht einen selbständigen Zweig der Tracheaten, etwa den übrigen Arachnoideen gleichwerthig repräsentiren.

Sehr wohl denkbar und verständlich ist dagegen eine derartig verschiedene Anlage bei segmentirten Thieren, deren Keimdrüsen noch nicht mit den Ausfuhrwegen verwachsen waren, bei denen die Keimproducte in die Leibeshöhle fielen und, wie bei Anneliden, durch Nephridien nach Aussen befördert wurden. Das waren aber noch keine Myriapoden, sondern höchstens Peripatusähnliche Thiere. Dafür finden wir auch bei den heutigen Peripatusarten noch Anhaltspuncte.

Wir wissen sicher, dass bei Peripatus die Segmentalorgane des vorletzten Körpersegments mit demjenigen Theil der Leibeshöhle verwachsen, in dem die Keimproducte entstehen. Dadurch werden sie zu den definitiven Vasa deferentia und Oviducten und Uterus. Bei den Stammeltern der Peripatusgruppe war das offenbar nicht der Fall; hier fielen, wie bei allen Anneliden, die nicht in einseitiger Weise abgeändert sind, die Genitalproducte in die Leibeshöhle, wurden von den Trichtern einzelner besonders hiezu modificirter Nephridien aufgefangen und abgeleitet. In dieser Function wurde in der Peripatusgruppe das Nephridienpaar des vorletzten Segments bevorzugt. Wahrscheinlich waren aber bei den Ahnen des Peripatus noch andere Nephridien an diesem Geschäft theilhaftig, wenn auch später in geringerem Maasse, nämlich die des 7. und 8. Segments, an denen jetzt das 4. und 5. Beinpaar sich findet. Diese Nephridien sind bei den bekannten Peripatusarten durch besondere Grösse, Länge der Canalschlinge und stärkere Innervirung ausgezeichnet. Da die vor ihnen liegenden relativ sehr klein, alle dahinter folgenden normal sind, in den betreffenden Segmenten keinerlei besondere Organisationsverhältnisse vorliegen, die die Stärke der Nephridien erklären könnten, so bleibt kaum eine andere Annahme übrig, als dass sie früher, als noch kein Segmentalorgan mit dem Keimlager verwachsen war, dieses letztere auch wohl noch eine grössere Ausdehnung in der Länge des Körpers hatte, Theil nahmen an der Ausfuhr der Spermatozoen und Eier. Es darf dabei berücksichtigt werden, dass bei den Peripatusarten mit geringer Segmentzahl, wie *P. capensis*, *Novaezealandiae* etc., nur eine geringe Zahl von Segmenten zwischen den vorderen und hinteren Genitalnephridien liegt.

Bei der Annahme, dass diese Nephridien ursprünglich gleichmässig functionirten, steht nichts der Anschauung im Wege, dass bei der Weiterentwicklung und Umbildung solcher Thiere in der einen Gruppe das Paar am Hinterende, in einer anderen eines der beiden vorderen Paare bevorzugt wurden. Aus der Fortentwicklung der ersten Gruppe gingen hervor die heutigen Peripatus, die Chilopoden und Insecten,

aus der anderen unbekannte (vielleicht ausgestorbene) peripatiforme Thiere, Diplopoden, Symphylen, Pauropoden und Arachnoideen.

Mit dieser Auffassung stimmt die Lage der Geschlechtsöffnungen der genannten Thiere vollkommen überein, soweit sich dies bei dem fast gänzlichen Mangel embryologischer Thatsachen aus der Anatomie der fertigen Thiere ergeben kann. In Bezug auf die erste Gruppe kann kein Zweifel herrschen, sie schliessen sich in Hinsicht auf ihren Genitalapparat an *Peripatus direct* an. Die beiden Ovarien des *Peripatus* sind zwar durch eine Bindegewebsumhüllung vereinigt, aber innerlich durch eine Scheidewand getrennt. Bei *Scolopendra* ist diese Scheidewand verschwunden, der Eierstock einheitlich geworden; im männlichen Geschlecht dagegen ist die Trennung ebenso durchgeführt, wie bei den Insecten in beiden Geschlechtern. Die Oviducte des *Peripatus* sind sehr lang geworden, und finden Verwendung als Uteri, bei den Insecten sind sie meist als einfache Eileiter erhalten, bei *Scolopendra* aber bis zum Verschwinden verkürzt, oder in das Ovarium aufgegangen. Bei den Insecten ist ferner eine secundäre Zerspaltung der Keimdrüsen hinzugekommen, in vier bis zahlreiche Ovarial- oder Hodenschläuche. Dass dies in der That eine spätere Umbildung ist, folgere ich aus der ungemein wechselnden Zahl dieser Ovarialzipfel bei Insecten; analoge Beispiele haben wir in der Klasse der Plathelminthen übergenuß. Wie die verschiedenen Anhangsdrüsen bei Chilopoden und Insecten zu deuten sind, ist bei dem Mangel darauf gerichteter entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen nicht leicht zu sagen. Wir haben wiederum bei Plathelminthen und Schnecken Beispiele, dass die mannigfachsten Anhangsdrüsen und andere Gebilde, wie *Receptacula seminis*, *Bursa copulatrix* aus Ausstülpungen der Leitungswege entstanden sind. Da aber die Vagina der genannten Tracheaten, wie bei *Peripatus*, als ectodermale Einstülpung zur Anlage kommt, und bei *Peripatus*, und auch noch bei den anderen höheren Gruppen Hautdrüsen (Coxaldrüsen) vorhanden sind, so halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die fraglichen Gebilde mit hineingezogene und umgewandelte Hautdrüsen des betreffenden Segments sind, wie man in ähnlicher Weise die Malpighischen Gefässe als hineingezogene Segmentalorgane erklären kann. Dafür kann der Umstand geltend gemacht werden, dass schon bei *Peripatus*, wenigstens im männlichen Geschlecht, die Coxaldrüse des Genitalsegments stark umgewandelt und zu besonderer Leistung herangebildet ist. Die grössere Zahl dieser Drüsenschläuche, 2—3 Paar, bietet keine Schwierigkeit, da bei vielen *Peripatus*arten an jedem Segment mehr als ein Paar Hautdrüsen ventral und median von den Beinchen vorhanden sind.

Die Verschiedenheiten in der Bildung der Geschlechtsorgane bei *Peripatus*, Chilopoden und Insecten zeigen dagegen andererseits, dass keine dieser Thiergruppen ein Durchgangsstadium für die folgenden sein kann, sondern dass jede das gegenwärtige Ende eines in selbständiger Richtung weiterentwickelten Seitensprosses des einheitlichen Astes darstellt. Man kann z. B. nicht von dem einheitlichen weiblichen Genitalapparat der Chilopoden den paarigen der Insecten ableiten, sondern dieser steht dem des *Peripatus* näher.

Etwas grössere Schwierigkeiten bieten uns die Vertreter der anderen Gruppe, wo auch nur sorgfältige embryologische Untersuchungen endgültige Aufklärung verschaffen können. Am einfachsten liegt noch die Sache bei den vollkommen gegliederten Arachnoideen; hier finden wir die Genitalöffnung im ersten extremitätenlosen Körpersegment, und wir werden annehmen dürfen, dass das für alle Spinnen Geltung hat, auch da, wo später jede Segmentirung des Abdomens verschwindet. Setzen wir die Cheliceren gleich den Mandibeln der übrigen Tracheaten, und gleich den Kiefern des Peripatus, so zeigt ein Blick auf die Tafel, dass die Geschlechtsöffnung in dem Segment liegt, in dem bei Peripatus das zweite Paar der grossen Nephridien mündet.

Bei den Diplopoden, Symphylen und Pauropoden ist dies darum nicht so zweifellos, weil man hier über die Zahl der Kopfsegmente noch nicht im klaren ist, und ausserdem gelegentlich auf den Kopf rudimentäre Körperringe ohne Extremitäten folgen. Bei Julus liegen die beiden getrennten Geschlechtsöffnungen auf der Grenze zwischen dem zweiten und dritten beintragenden Segment. Diese Segmente, ebenso wie die vorhergehenden, sind einfach. Ein vorhergehendes Segment, nach der geäußigsten Annahme das erste auf der Kopf folgende, ist extremitätenlos. Aus wie viel Segmenten besteht aber der Kopf? Wenn das Gnathochilarium den vereinigten Anhängen von zwei Segmenten entspricht, so ist er wie derjenige der Insecten aus 4 Segmenten zusammengesetzt, andernfalls vielleicht nur aus dreien. Immerhin könnte im Kopf auch noch ein viertes anhangloses Segment versteckt sein, da ja auch das erste Rumpfsegment seine Anhänge eingebüsst hat.

Auf meiner Tafel habe ich die Vierzahl der Kopfsegmente angenommen; dann liegen die Geschlechtsöffnungen zwischen den beiden Segmenten, in denen bei Peripatus die grossen Nephridien münden, können also jedem der beiden Paare entsprechen. Da aber die Geschlechtsorgane von hinten her nach aussen führen, bei Scolopendrella und Pauropus, — unter der gleichen Voraussetzung der Vierzahl der Kopfsegmente, die Geschlechtsöffnung dem zweiten Paar der grossen Segmentalorgane entspricht, und dies für die Arachnoideen in gleicher Weise stimmt, so ist anzunehmen, dass auch bei den Diplopoden das zweite Paar der grossen Nephridien zu Ausführungswegen der Genitalproducte geworden ist. Da die Keimdrüsen im hinteren Abschnitt des Körpers sich localisirten, ist es ausserdem das wahrscheinlichste, dass das benachbarteste Nephridienpaar mit ihnen in Verbindung trat. Sollte es sich jedoch herausstellen, dass der Kopf der Juliden nur aus drei Segmenten besteht, so würden ihre Oviducte und Vasa deferentia dem ersten Paar der grossen Peripatusnephridien entsprechen. Das gleiche gilt für Symphylen und Pauropoden, bei denen die Mundwerkzeuge freilich in anderer Weise unklar sind; hier ist ausser einem Paar Mandibeln ein zweifelloses Maxillenpaar vorhanden; die zweiten Maxillen jedoch scheinen zu fehlen. Sind sie secundär durch Degeneration verschwunden, so besteht dennoch der Kopf aus 4 Segmenten, und Alles ist in Ordnung. Fehlen sie aber primär, so bleibt die Frage offen, ob der Kopf aus drei oder dennoch vier Segmenten besteht.

Im erstern Falle müssten in der Tafel die grünen und weissen Segmente um eines hinaufgeschoben werden, und die Genitalöffnung entspräche dann dem 7. Segment des Peripatus.

Bei all diesen Schwierigkeiten, die vergleichend anatomisch kaum zu lösen sind, handelt es sich, wie leicht zu sehen, doch nur um die Entscheidung, ob das eine oder das andere der grossen Nephridien des Peripatus hier in Frage kommt; um eines derselben handelt es sich immer. An der Nephridiennatur der Ausführungsgänge kann wohl kaum gezweifelt werden, denn sie sind in den vielfüssigen Formen noch doppelt. Indessen zeigen auch hier die Verschiedenheiten, dass es sich nicht um eine aufsteigende Reihe, sondern um Seitenzweige handelt, die bald in der einen, bald in der andern Weise eigenartig umgebildet wurden. Gehen wir von Peripatusähnlichen Thieren aus, so zeigen die Geschlechtsorgane der Diplopoden — wenigstens im weiblichen Geschlecht — in Bezug auf die Keimdrüse eine weitergehende Umbildung durch gänzliche Verschmelzung der paarigen Anlage; die Ausfuhrwege aber sind auf niedriger Stufe stehen geblieben — eine gemeinsame Vagina hat sich nicht eingestülpt. Scolopendrella ist in dieser Beziehung weiter gediehen, durch Bildung eines gemeinsamen Genitalatriums, und würde, falls die Trennung der Ovarien beibehalten worden wäre, dem Stadium der Peripatusarten entsprechen, nur dass hier die Oviducte nicht als Uteri benutzt werden, und darum kurz bleiben.

Bei den Spinnen dagegen finden wir bald Trennung der Keimdrüsen, bald Vereinigungen, die übrigens secundär zu sein scheinen, bald Verkürzung der Oviducte bis zum Verschwinden, (Araneideen), bald Erhaltung derselben in kurzer Ausdehnung, immer aber eine einheitliche Vagina. Dieses Verhalten ist kaum auf das bei den Diplopoden und Scolopendrella vorhandene zurückzuführen, denn bei diesen scheint die Verschmelzung der Ovarien, bei den Spinnen die ursprüngliche Trennung das primäre zu sein.

Es fragt sich nun, gibt es in den beiden so getrennten Stämmen der Tracheaten noch andere Eigenthümlichkeiten, welche diese Trennung unterstützen, andererseits aber die engere Zusammengehörigkeit jeder dieser Gruppen wahrscheinlich machen? Denn auf die Geschlechtsorgane allein dürfen wir uns nicht verlassen, obwohl sie äusserst wichtig, ja wie ich nach dem Mitgetheilten glaube behaupten zu können, das einzig wirklich entscheidende sind. Jede Thiergruppe hat so gewissermaassen ihr systematisches Organensystem, das für die Erkenntniss der Verwandtschaftsbeziehungen in erster Linie in Betracht kommt; wenn dieses aufgefunden ist, und seine Deutung erfahren hat, müssen sich die übrigen Verhältnisse um dasselbe gruppieren. Wie wechselnd und mannichfach umgebildet alle anderen Organensysteme bei den Tracheaten aber sein können, dafür geben uns Gruppen, über deren verwandtschaftlichen Zusammenhang kein Zweifel obwalten kann, überreiche Beweise: die Umbildung der Fresswerkzeuge, der Extremitäten, der Verdauungsorgane, des Tracheensystems, des Circulationsapparates u. s. w., Beispiele von extremer Entwicklung nach einer Seite, und gänzlichem Verschwinden nach der anderen. Wenn wir die riesigen Ver-

schiedenheiten, wie sie Larven und Imagines in diesen Hinsichten oft genug zeigen, berücksichtigen, werden wir zugeben müssen, dass hier die Anpassung an Existenzbedingungen das Möglichste leistet. Trotzdem lassen sich, wie ich glaube, einige Organisationsverhältnisse um jene Eigenthümlichkeiten des Genitalapparates gruppieren, die als Unterstützung der vorgetragenen Anschauung, wenn auch nur in zweiter Linie, in Betracht gezogen werden können.

Wenn wir zunächst die Tracheen berücksichtigen, so machen wir die nicht uninteressante Beobachtung, dass unverzweigte Röhrentracheen nur in der Tracheatengruppe mit vorn liegender Genitalöffnung vorkommen, und zwar durch alle Untergruppen derselben, den Diplopoden, Symphylen und Arachnoideen — oder als deren Ersatz Fächertracheen; in der anderen Abtheilung dagegen gibt es nur Baumtracheen mit Spiralfaden, abgesehen von Scutigera, worüber ich bereits gesprochen habe. Zwar haben sich auch bei Diplopoden und manchen Arachnoideen Baumtracheen ausgebildet, aber meist erst in untergeordneter Weise. Man kann demnach auch in Bezug auf dieses Organsystem eine frühzeitige Spaltung in zwei Entwicklungsrichtungen erkennen, nur ist hier die Trennung nicht so scharf durchgeführt, denn es liegt in den primitiven Peripatus-tracheen die Möglichkeit der mannichfachsten Fortbildung, die sich aber der Hauptsache nach in beiden Gruppen verschieden realisirt hat.

Unter den Gliedmaassen interessiren uns vielleicht besonders die Oberkiefer, die man wohl durchweg als homologe Gebilde gleichwerthig den Kiefern der Peripatusarten betrachten darf. Trotz aller Umformungen, welche die zur Nahrungsaufnahme dienenden Gliedmaassen des späteren Kopfes und des Cephalothorax erfahren haben, sind die Mandibeln bei Chilopoden und Insecten immer ungegliedert, und schliessen sich so in ihrer Structur den Peripatuskiefern eng an; während alle übrigen Extremitäten dieses Thieres, die Schleimpapillen nicht ausgeschlossen, in ihren ringförmigen Hautfalten die Anlage einer Gliederung enthalten, ist dies bei den Kiefern nicht der Fall. Die Cheliceren der Spinnenthier dagegen bestehen aus mehreren Gliedern. Wenn ich nun, gegenüber Lang (Lehrb. p. 533) durchaus nicht die Möglichkeit leugnen möchte, dass eine spätere Gliederung auftreten kann, (die enorme Verschiedenheit in der Zahl der Antennenglieder bei Insecten lässt sich schwer anders erklären, wie ferner auch die Gelenkbildung in der „Maske“ der Libellenlarve eine neue Acquisition ist) ¹⁾ — so ist doch auf die Gliederung der Arachnoideenmandibeln Gewicht zu legen. Diese Gliederung scheint nun aber durch die ganze Gruppe zu gehen, wenigstens finde ich die Mandibeln bei Juliden ebenfalls aus mehreren gelenkartig verbundenen, wenn auch nur schwach beweglichen Ringen zusam-

1) Hier kann man noch anführen die reiche Gliederung des Schmetterlinggrüssels, die Gelenkbildung in den hinteren Flügeln der Käfer, Wanzen etc., die Gliederung vieler Abdominalanhänge bei den Insecten, — Verhältnisse, welche zeigen, dass die verschiedensten äusseren Anhänge eine secundäre Ringelung erfahren können, die recht ausgiebig werden kann.

mengesetzt. Fig. IV der Tafel zeigt das Chitinskelet des Kopfes eines Juliden aus Trinidad von der Unterseite, alles in normaler Lage, nur der eine Oberkiefer seitwärts herausgezogen. Hier sieht man die Kaulade (*k*) einem deutlichen Chitinring (*a*) aufsitzen, der wiederum dem langen Basalstück (*b*) gelenkig verbunden ist. Wir hätten also hier die drei Glieder der Cheliceren der Scorpioniden, Solpugiden etc. Ob es sich bei Symphylen und Pauropoden ähnlich verhält, kann ich aus eigener Erfahrung nicht angeben. Sollte es nicht der Fall sein, so kann man eine secundäre Vereinfachung annehmen, wie ja auch die Cheliceren der Araneiden aus nur zwei Gliedern bestehen. Sollte sich die Gliederung in der ganzen Gruppe jedoch als durchgehend (wenn auch nur in der Anlage) erweisen, so wäre dies ein Grund mehr, in der Genealogie auf eine unter Peripatus stehende Thierform zurückzugreifen, bei der das zweite Extremitätenpaar eine andere Entwicklungsrichtung eingeschlagen hat, und wir kämen auf diesem Wege zu dem nämlichen Resultat, zu dem uns die Untersuchung des Genitalapparates geführt hat. Was die übrigen Mundtheile der Tracheaten anlangt, so bin ich wohl der Ueberzeugung, dass sie einander homolog sind, und den Schleimpapillen und dem ersten Füsschenpaar des Peripatus entsprechen. Aber hier sind die Umwandlungen viel mannichfaltiger. Besonders macht das Gnathochilarium der Diplopoden bislang unüberwindliche Schwierigkeiten und wir müssen von ihm absehen, bis gründliches ontogenetisches Material gesammelt ist. Im Uebrigen ist überall der „Taster“ die Extremität, und die Kaulade, mag sie umgewandelt sein wie sie will, ist nichts anderes, als ein dem Munde zugewendeter seitlicher Auswuchs des Basalgliedes, der wohl selbst wieder in geringfügiger Weise oder, wie im Schmetterlingsrüssel, sehr reichlich gegliedert sein kann, und ursprünglich am Kaugeschäft theilnahm. Daraus ergeben sich mit Leichtigkeit alle vorhandenen Modificationen. Bei starker Inanspruchnahme und Ausbildung der Lade wird das Bein zu einem reinen Tastwerkzeug, vielleicht auch zum Träger des Geschmacksinnes, wie es bei den Insecten der Fall ist; unter Reduction der Lade kann das Bein selbst zum Fang und zur Nahrungsaufnahme beigezogen werden, wie im zweiten Maxillenpaar der Chilopoden; genügen bei veränderter Nahrungsweise, und damit parallel gehender Umwandlung einzelner Mundtheile nur wenige zur Bewältigung der Nahrung, so kann das Bein wieder seiner früheren Bestimmung zurückgegeben werden, wie das bei allen Spinnen mit der zweiten Maxille, und bei manchen selbst mit der ersten geschieht (Mygale u. A.). Dass solche Beine auch noch unter Beibehaltung der Kaulade als Fangapparate ausgebildet werden können, sehen wir bei Scorpionen, ebenso, dass auch noch weiter rückwärts liegende Extremitäten derartige Umwandlung erfahren können bei Chilopoden, den Raubheuschrecken (Mantis), bei Nepa etc. Andererseits kann das Bein bis auf das zur Kaulade umgewandelte Basalglied verkümmern: erste Maxille der Chilopoden. Von dieser Anschauung aus allein aber sind alle diese Modificationen einfach verständlich, und sie können sich in den einzelnen Tracheatenzweigen selbständig ausgebildet haben. Die Richtigkeit dieser Auffassung wird gestützt durch die Thatsache, dass beispielsweise bei den Phrynusarten

der Taster der zweiten Maxille, der bei allen übrigen Arachnoideen als ächtes Bein functionirt, reines Tastorgan geworden resp. geblieben ist, und zu bedeutender Mächtigkeit entwickelt wurde und für den Umfang der Umbildungsfähigkeit sind die Unterschiede zwischen Larven und Imagines hinlänglicher Beweis (Raupen und Schmetterlinge).

Ich bin überzeugt, dass man bei einer genauen Untersuchung der Tracheaten, die in Rücksicht auf die dargelegten Gesichtspuncte vergleichend durchgeführt werden müsste, noch eine grosse Zahl von Verhältnissen finden würde, die sich zu Gunsten einer Zweitheilung aus weit zurückliegender Wurzel benutzen liessen; so z. B. in Bezug auf die Gliederung der Extremitäten, die Krallenbildung, den Besitz oder Mangel einer besonderen Leber, die bei Arachnoideen so mächtig entwickelt ist, die höheren Sinnesorgane, von denen die Facettenaugen, die chordotonalen und tympanalen Organe nur in dem einen Stamme zur Anlage und Ausbildung kamen, wie auch besonders die Anhangsorgane und Hilfsapparate des Geschlechts- und Begattungsapparates noch manches Beachtenswerthe liefern können. Von der Geschlechtsöffnung entfernte, zu Begattungswerkzeugen umgewandelte Extremitäten finden sich z. B. weder bei Chilopoden noch Insecten, wohl aber bei Diplöpoden und Araneiden, ebensowenig von der Vulva getrennte und unabhängige Bursae copulatricae. Eine Besprechung dieses zum grossen Theil noch wenig beachteten Materials würde mich jedoch zu weit führen, und ich glaube, dass die auseinandergesetzten Gründe einstweilen genügen dürften.

Lässt man sich durch dieselben zu der Anschauung bestimmen, dass die Tracheaten mindestens zwei Stämme repräsentiren, deren Wurzel sehr weit zurückliegt, und die beide je einen Theil der „Myriapoden“ in sich begreifen, so tritt die weitere Frage heran, wo ist dieser gemeinsame Ausgangspunct zu suchen?

Peripatus der heutigen Formen kann der Ausgangspunct nicht sein, denn er gehört der Lage seiner Genitalöffnung und der Structur seiner Geschlechtsorgane gemäss bereits zu der einen. Aber auch für die Tracheaten mit hinten liegender Geschlechtsöffnung ist er kein Ahne, wie er überhaupt keine Durchgangsform ist, sondern ein selbständig und eigenartig weiter entwickelter Seitenzweig. In Bezug auf seinen Genitalapparat könnte er wohl eine Vorstufe der Chilopoden und Insecten sein. Aber andere Verhältnisse sprechen dagegen, von denen ich nur die wichtigsten hervorheben will. Das zweite Anhangspaar des Körpers, zu Kiefern umgebildet, ist bei Peripatus in eine tertiär gebildete Mundhöhle hineingezogen, während es bei allen anderen Tracheaten am Rand der Mundöffnung als äussere Mandibel liegen bleibt. Da wir nirgends bei Tracheaten die geringste Andeutung finden, dass das jemals anders gewesen sei, so muss man annehmen, dass bei den Vorfahren derselben das betreffende Extremitätenpaar zur Nahrungsaufnahme verwendet wurde, ohne in die Mundhöhle hineinzurücken, und das Verhalten bei Peripatus ist ein eigenartiges.

Ferner dürften wohl die grossen Schleimdrüsen der Peripatusarten am folgenden Extremitätenpaar Gebilde sein, die sich nur in dieser Gruppe entwickelt haben

und kein directes Homologon bei den Tracheaten im engeren Sinne haben. Wir finden wenigstens bei den Myriapoden beider Gruppen, und auch bei den Insecten ohne Metamorphose, die doch theilweise als die primären aufgefasst werden müssen, nichts artiges. Man könnte zwar versucht sein, die Sericterien vieler Insectenlarven von diesen Organen abzuleiten; aber hier muss daran erinnert werden, dass sich bei den Larven der Insecten, die an besondere Lebensverhältnisse angepasste secundäre Jugendformen sind, aus geringfügigen Anlagen mächtige Drüsen an den verschiedensten Körperstellen unabhängig entwickelt haben, dass man auch bei Insectenlarven, z. B. einigen Pilmücken, Spinndrüsen am Hinterende findet und dass auch bei ausgebildeten Insecten, z. B. den Weibchen der Schmetterlingsgattung *Euplocamus* daselbst Spinndrüsen vorkommen. Alle diese Organe können gewiss mit vieler Wahrscheinlichkeit von Hautdrüsen der Peripatusähnlichen Vorfahren abgeleitet werden, sind aber jedesmal selbständig zu höherer Ausbildung gebracht. Wenn die Sericterien die von Peripatus direct herübergenommenen Schleimdrüsen wären, müssten wir sie doch zuerst bei den Chilopoden und ametabolischen Insecten erwarten dürfen. Die Vorfahren hatten demnach dort wohl Hautdrüsen, wie an anderen Körperstellen auch, aber ohne besondere Entfaltung.

Auch das gesammte Bauchnervensystem ist wohl bei den Peripatusarten in eigenartiger Weise weiterentwickelt worden zu mächtigen Längsstämmen mit gleichmässigem Ganglienbelag und zahlreichen Commissuren — von einer Anlage aus, die schon bei den peripatiformen Ahnen der Tracheaten zur Bildung einer Ganglienketten in höherem Grade hinstrebte. Man kann sich zwar recht gut denken, dass auch aus einem Nervensystem, wie es bei Peripatus vorhanden ist, in Folge ausgeprägterer Segmentirung der Muskulatur und grösserer Entfaltung der Extremitäten eine Ganglienketten sich noch habe differenziren können. Da aber auch bei den niedersten Tracheaten des Chilopoden-Insectenstammes eine typische Ganglienketten vorhanden ist, ausserdem ontogenetisch die beiden Hälften derselben so dicht bei einander und einheitlich angelegt werden, so darf man wohl schliessen, dass schon bei den peripatiformen Ahnen dieses Verhalten zum Ausdruck gekommen war. Ueberhaupt waren wohl diese Ahnen deutlicher segmentirt, als Peripatus, und hier ging die Gliederung des Körpers secundär mehr und mehr verloren, während die Tracheaten die deutlichere äussere Segmentirung in ihrem Stamm gerettet haben.

Vielleicht sind auch die vom Körperepithel abgeschnürten geschlossenen Augenfollikel der Peripatusarten erst in dieser Gruppe zu solcher Ausbildung gelangt, während die mit den Tracheaten gemeinsamen Vorfahren offene Augenfollikel mit Cuticularlinse besaßen, wie sie unter den Anneliden noch bei *Onuphis* und *Diopatra* vorkommen. Wenigstens können, wie ein Blick auf die Fig. 3 zeigt, welche einen Medianschnitt durch ein *Diopatra*auge darstellt, von solchen Augen direct die einfachen Augen der Tracheaten abgeleitet werden, während die Umwandlung eines geschlossenen Augenfollikels in einen offenen als Hemmungsbildung aufgefasst werden müsste. Möglicherweise besaßen jene Ahnen, wenigstens die der Tracheaten eine grössere Zahl solcher

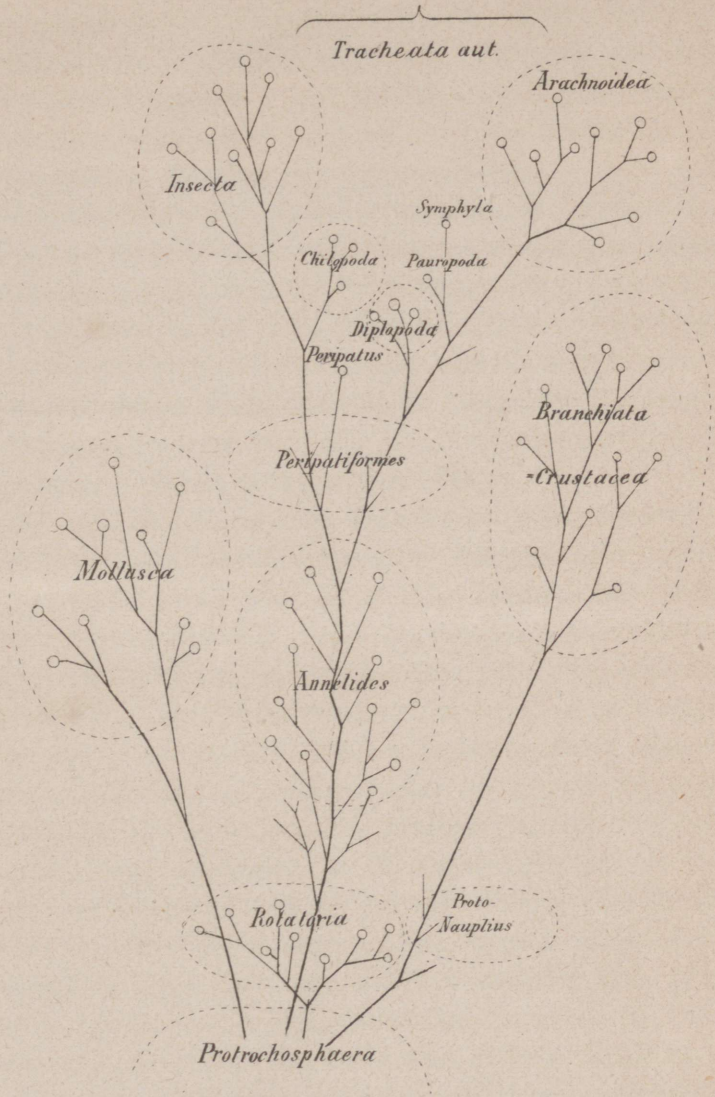
Augen, so dass die Vielzahl bei Arthropoden nicht allein durch eine Neubildung in dieser Gruppe erklärt werden müsste.

Wenn wir so die Gattung *Peripatus* als einen besonderen Seitenzweig ansehen, der sich in einzelnen Hinsichten eigenartig weiterentwickelt hat, so können wir uns die früheren peripatiformen Ahnen vorstellen als ziemlich homonom segmentirte Anneliden, deren Gliederung äusserlich verschieden deutlich ausgesprochen war. Sie besaßen ein Paar praeorale Anhänge, und an jedem folgenden Segment ein Paar Parapodien, deren Borstensäcke jedoch allmählich kein erstarrendes Secret mehr lieferten; dafür wurde die Spitze der Fusstummel stärker cuticularisirt zu hakenförmigen kleinen Klauen, das vorderste Paar, später auch die nächst folgenden wurden Hilfsapparate zur Nahrungsaufnahme. Sie besaßen, wie jetzt noch viele Hirndineen, zahlreiche sehr lange einzellige Hautdrüsen, deren feine Ausführungsgänge bündelweise zusammengelagert an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche mündeten. Sie besaßen ächte Annelidensegmentalorgane, von denen mehrere Paare im vorderen und hinteren Körpertheil als Abfuhrapparate für die frei in die Leibeshöhle fallenden Geschlechtsproducte dienten. Ihr Nervensystem stand, was den allgemeinen Habitus anlangt, auf einer scheinbar niedrigen Stufe, es war vorhanden ein oberes Schlundganglion und ein Paar mit Ganglienzellen fast gleichmässig belegte Längsnerven, die durch lange Commissuren mit einander in Verbindung standen.

Mit der Anpassung an das Landleben wurde die Körpercuticula fester, feinhöckerig und trocken, die Schleimdrüsen der Haut verloren ihre Bedeutung; sie wurden aber erhalten und, indem sich ihre langen Ausführungsgänge mit Luft füllten, zu primitiven Tracheenröhrchen umgewandelt (wahrscheinlich jedoch bei den meisten Formen nicht alle, sondern nur in jedem Segment ein Paar Hauptbündel). Die Keimdrüsen vereinigten sich mit den inneren Enden von Genitalnephridien und hier beginnt die Spaltung in zwei Hauptstämme: Je nach der Lagerung der Keimdrüsen, vielleicht auch im Anschluss an die stärkere Ausbildung des einen oder anderen Paares der betreffenden Segmentalorgane, wurde in der einen Gruppe dasjenige des vorletzten Segments, in der anderen das des achten (oder siebenten?) Segments zu definitiven Oviducten oder Vasa deferentia. Parallel mit dieser Verschiedenheit ging die Umwandlung des ersten Füsschenpaares zu Kiefern vor sich: in der einen Gruppe blieb es ungegliedert, in der anderen gliederte es sich wie alle nachfolgenden Extremitäten. In beiden Gruppen aber entwickelte sich das Nervensystem zu einer ächten Ganglienkette, mit einziger Ausnahme von *Peripatus*, der den früheren Zustand in anderer Richtung zu höherer Ausbildung brachte.

Die in Vorstehendem entwickelten Anschauungen finden ihren Ausdruck in dem folgenden Stammbaum, zu dem ich nur bemerken will, dass die gezeichnete Spaltung der Zweige innerhalb des eine Thiergruppe umschliessenden Kreises eine ganz willkürliche ist, und nur die Mannichfaltigkeit der Familien und Gattungen andeuten soll.

Aus der *Protrochosphaeragruppe* entspringen 4 Thierstämme:
1) die *Rotatorien*, die eine nur geringfügige Weiterbildung erlangten, aber



eine grosse Mannichfaltigkeit von Formen erzielten; 2) die Mollusken, welche ungegliedert blieben, aber dennoch eine starke Umbildung des Körpers und hohe Entfaltung der Organe gewannen; 3) und 4) die Stämme der Anneliden und der Crustaceen, welche das Gemeinsame haben, dass die Trochosphaeraartigen Stammformen bald eine Gliederung durch Segmentation erfuhren. Diese war im Annelidenstamm in viel vollkommenerer Weise homonom, als bei den Nachkommen des Protonauplius (=Trochosphaera). So wiederholten sich bei letzteren z. B. die Excretionsorgane nicht in allen Segmenten, und es kam frühzeitig zu einer innigeren Vereinigung einer grösseren Segmentzahl am Vorderende des Körpers durch Ausbildung von deckenden Hautfalten, Rückenschild, Cephalothorax.

Erst von hochstehenden Anneliden stammen wiederum die kurz vorher skizzirten Peripatiformes, die sich bald in die zwei Aeste mit verschiedener Lagerung der Genitalöffnung spalteten; vom einen entstammen: Peripatus, Chilopoden und Insecten, vom andern Diplopoden, Paupoden, Symphylen und Arachnoideen. Dabei zeigen alle diese genannten Gruppen, soweit wir sie jetzt kennen, immer wieder einzelne in besonderer Richtung ausgebildete Organisationsverhältnisse, wodurch sich alle als Endzweige erweisen, und nicht Durchgangsphasen für höher stehende Gruppen darstellen.

Die Insecten sind wohl eine einheitliche Tiergruppe, die, wenn auch nach verschiedenen Richtungen divergirend, dennoch von einer einzigen noch ziemlich nahe liegenden Wurzel myriapodenähnlicher Thiere abstammen. Dafür spricht die trotz aller äusseren Verschiedenheiten recht gleichmässige Organisation. Nicht so einheitlich sind die Verhältnisse bei den Arachnoideen, und man kann den Gedanken nicht so einfach abweisen, dass die Differenzirung in die einzelnen Gruppen bereits viel früher, schon bei den peripatiformen Vorfahren dieses Stammes, noch vor der Abzweigung der Diplopoden etc. stattgefunden habe. Die Verschiedenheiten in Kopf- und Thoraxbildung einerseits, mit wohl ausgeprägter Segmentirung des letzteren, der Cephalothoraxbildung andererseits, die Mannichfaltigkeit in der Structur der Athmungsorgane, ferner der Geschlechtsorgane und der Hilfsapparate für die Begattung sprechen vielleicht für diese Anschauung. Dann braucht z. B. der Cephalothorax einiger Arachnoideengruppen nicht aus der Verschmelzung eines praeformirten Kopfs und eines Thorax anderer hervorgegangen zu sein, sondern es konnte schon bei den noch gleichmässig segmentirten Vorfahren eine grössere Zahl vorderer Segmente auf einmal zum späteren Cephalothorax verschmolzen sein, wie auch bei den Diplopoden wahrscheinlich von vorn herein je zwei Segmente im grössten Theil des Körpers sich zu einem Ring vereinigt haben.

Dass die sechsfüssigen Tracheaten, zu denen man kurzweg auch die Spinnen rechnen kann, da das erste oder die beiden ersten „Beine“ den Unterkiefern der Insecten entsprechen, von vielfüssigen Vorfahren abstammen, wird allgemein angenommen, und als beweiskräftige Thatsache für diese Ansicht werden besonders die in neuester Zeit vielbesprochenen embryonalen Anhänge an den Abdominalsegmenten an-

gesehen. Es wird sich hiegegen, wie mir scheint, wenig einwenden lassen, sofern es sich um solche Anhänge bei Tracheaten handelt, die entweder keine, oder nur eine unvollkommene oder allmähliche Metamorphose durchmachen, denn nur hier können auch die Jugendformen in ihren äusseren Gestaltverhältnissen auf die Vorfahren direct bezogen werden. Anders liegt die Sache bei den Insecten mit vollkommener Metamorphose. Hier haben die Jugendformen durch besondere weitgehende Anpassungen häufig genug so bedeutende Umwandlungen erfahren, dass von den Aeusserlichkeiten der Vorfahren fast nichts erhalten blieb, (Maden, extremitätenlose Mückenlarven etc.). Larven mit einer grösseren Zahl von Beinstummeln, sog. Bauchfüssen, kommen nur bei Schmetterlingen, Blattwespen und Dipteren vor. Diese Gruppen sind aber gerade diejenigen, die als ausgebildete Thiere am weitesten differenzirt und von den Stammformen entfernt sind. Es ist darum recht zweifelhaft, ob die Bauchfüsse der Larven den Extremitätenstummeln der Vorfahren homolog sind, oder ob es nicht Neubildungen sind, erst von den Larven dieser Gruppen erworben. Das Vorkommen solcher Bauchfüsse in recht unvollkommenem Zustande in ganz vereinzelt und entfernt stehenden Gruppen der Dipteren, z. B. Eristalis, Pilzmücken, spricht vielleicht für die letztere Ansicht, ebenso die wechselnde Zahl und Anordnung der fraglichen Gebilde. Sollte das wirklich der Fall sein, so liegt weiterhin die Möglichkeit vor, dass auch viele jetzt fusslose oder sechsfüssige Insectenlarven sich durch besondere Anpassungen secundär aus solchen entwickelt haben, die derartige Bauchfüsse besaßen, und dann muss man sich die Frage vorlegen: „Sind die beim Embryo auftretenden paarigen abdominalen Stummel nicht vielleicht rudimentäre Anlagen solcher secundärer Bauchfüsse?“ Vielleicht ist dies nicht sehr wahrscheinlich, ich glaube aber, dass man bei der Beurtheilung solcher Gebilde in Bezug auf ihren morphologischen Werth diese Frage nicht ganz unberücksichtigt lassen darf. Bei den Tracheaten ohne Metamorphose dagegen wird man die Abdominalstummel, falls sie wirklich Beinanlagen sind, sicherlich den Beinen vielfüssiger Ahnen homolog setzen dürfen, vorausgesetzt, dass der Mangel der Metamorphose nicht secundär erworben ist (Aptera).

Wenn man sich nun eine Anschauung bilden will, auf welche Weise aus vielfüssigen Gliederthieren die mit 3 Beinpaaren versehenen geworden sind, so kann man vielleicht zwei Möglichkeiten vor Allem in's Auge fassen. Entweder kann man annehmen, dass die Extremitäten allmählich von hinten nach vorn bis auf 3 Paare degenerirt sind, etwa in Folge davon, dass sie nicht mehr zur Bewegung benutzt wurden; man kann sich z. B. denken, dass Myriapodenartige Thiere die hinteren Körpersegmente vom Boden erhoben — wie Staphilinen ihr ganzes Abdomen z. Th. in die Höhe schlagen oder wie die Afterraupen vieler Blattwespen und manche Schmetterlingsraupen thun, und dass dieses Freitragen des Hinterleibs unter Erstarkung und Verlängerung der vorderen Körperstützen von hinten nach vorne fortschritt, bis der Körper nur noch auf drei Beinpaaren ruhte. Dabei mochten die entlasteten Extremitäten in der gleichen Reihenfolge degeneriren und verschwinden, wie das auch mit den „Nachschiebern“ der Raupen vieler Schmetterlinge geschehen ist: Drepanuliden,

Harpyien, Hybocampa, Uropus, Stauropus. Für diese Anschauung kann der Umstand ins Feld geführt werden, dass die embryonalen Fusstummel von vorn nach hinten kleiner werden, und in manchen Fällen überhaupt nur noch an den ersten Abdominalsegmenten auftreten — abgesehen von Anhängen ganz am Hinterende, die, wenn sie überhaupt Extremitäten entsprechen, schon frühzeitig zu anderen Functionen verwendet wurden: Hilfsapparate der Fortpflanzungsorgane, Spinngriffel etc.

Gegen die genannte Anschauung könnten aber auch einige Argumente, von freilich nicht grosser Bedeutung, aufgeführt werden. Einmal kennen wir kein myriapodenartiges Thier, welches am Hinterende eine grössere Zahl extremitätenloser Segmente besitzt, sondern die Beine sind gleichmässig bis ans Ende vertheilt; Uebergänge fehlen. Und dennoch ist nicht einzusehen, warum sich nicht auch Formen mit 4 oder 5 Beinpaaren hätten erhalten sollen, und Thiere mit mehr als drei Thoracalsegmenten sich ausbilden konnten. Dann aber beweist gerade die durchgreifende Dreizahl der Thoraxsegmente mit ihren allein den Körper tragenden Extremitäten, dass diese Eigenthümlichkeit sich schon sehr früh ausgebildet haben muss, und macht es wahrscheinlich, dass die Uebertragung der gesammten Körperlast auf drei Beinpaare nicht allmählich, sondern ziemlich unvermittelt stattgefunden habe und zwar in den zwei Hauptstämmen unabhängig, da diese, wie wir gesehen haben, schon sehr frühe von einander abgezweigt wurden.

Man kann darum noch eine andere Anschauung hegen, welche diese Schwierigkeiten bis zu gewissem Grade vermeidet. Wir kennen in beiden Gruppen der Myriapoden Thiere, die mit einer geringen Beinzahl, gleichsam in unreifem, aber doch frei lebensfähigem Zustand, geboren werden, resp. das Ei verlassen, und erst im post-embryonalen Leben ihre volle Segment- und Beinzahl bekommen. Alle diese Jugendformen haben, mögen sie nun 3 oder 6 bis 7 Beinpaare besitzen, noch eine Anzahl extremitätenloser Hinterleibssegmente und erinnern dadurch in ihrer Gestalt an die höheren Tracheaten. Ueber die Ursache, warum diese Larven gerade mit 3 oder 6 Beinpaaren in existenzfähigem Zustand ein freies Leben beginnen, wissen wir freilich nichts, aber die Thatsache, dass dies der Fall ist, scheint von Wichtigkeit. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Erscheinung bei noch mehr „Myriapodenformen“ vorkommt, und dass sie auch bei ausgestorbenen Gruppen, vielleicht schon bei solchen, die noch tiefer als die heutigen Myriapoden standen, vorgekommen sein mag. Nun finden wir gerade bei den Tracheaten nicht selten Fälle von Paedogenesis, wo Thiere vor Absolvirung ihrer vollen Körperausbildung sich fortpflanzen, z. Th. parthenogenetisch, z. Th. aber auch nach Befruchtung, und dass solche Formen ihre völlige Ausbildung nicht erreichen. Daher gehört nicht nur die Fortpflanzung von Fliegenlarven, sondern auch die der flügellosen Aphiden und Orthopteren, mancher Wanzen, der weiblichen Strepsipteren, die ebensogut als Larvenformen aufgefasst werden können, wie z. B. der Axolotl. Könnte derartige nicht auch bei sechsfüssigen Myriapodenlarven vorgekommen sein, und könnte man die höheren Tracheaten nicht als Abkömmlinge solcher paedogenetischer Myriapodenlarven auffassen? Dadurch würde

die Dreizahl der Extremitätenpaare und die Bildung eines Thorax aus drei Segmenten, resp. die z. Th. ursprüngliche eines Cephalothorax verständlicher, da die einzigen drei Segmente, welche überhaupt Beine erhielten, sehr bald erstarken mussten, um den Körper zu tragen. Wenn man dagegen eine allmähliche Degeneration leistungsfähiger Extremitäten von hinten nach vorn annimmt, ist nicht einzusehen, warum nicht auch gelegentlich ein 4. oder 5. Beinpaar sammt dem zugehörigen Segment sich stärker ausgebildet haben sollte. Weder bei lebenden noch bei fossilen Tracheaten haben wir aber dafür Andeutungen, die bei der anderen Anschauung auch nicht erwartet werden können. Es braucht nicht einmal angenommen zu werden, dass an den Abdominalsegmenten gar keine Extremitäten mehr angelegt wurden, aber sie blieben von vorn herein rudimentär, da die fraglichen Larven in Anpassung an bestimmte Verhältnisse sich mit den drei primär vorhandenen Paaren ganz gut behelfen mochten. Dadurch kommen auch die jetzigen embryonalen Stummel zu ihrem Recht.

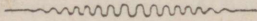
Die Anschauung wäre demnach kurz folgende: Sechsbeinige Larven myriapodenartiger Thiere blieben unter gewissen Umständen längere Zeit auf diesem Stadium stehen; sie wuchsen, segmentirten sich etwas weiter, die neu gebildeten Segmente mochten auch von vorn nach hinten Extremitätenanlagen zur Ausbildung bringen. Die Entwicklung der Körperform ging also in Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse sehr langsam vor sich, während die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane nicht gehemmt wurde, und auch eine beträchtliche Grösse erreicht werden konnte. Sie pflanzten sich fort, bevor sie sich zu wirklichen Myriapoden ausgebildet hatten. Das wurde bei verschiedenen Gruppen constant, und diese sind die Stammeltern der höheren Tracheaten. Die erreichte Segmentzahl konnte verschieden gross sein, wie besonders die verschiedenen Familien der Arachnoideen documentiren.

Nachschrift statt Vorwort.

Ich habe in vorstehender Abhandlung absichtlich vermieden, auf die verschiedenen Ansichten, über die Verwandtschaftsbeziehungen der Arthropoden, die in einzelnen Publicationen niedergelegt sind, einzugehen, einmal um meine Anschauung im Zusammenhang als geschlossenes Ganzes darzustellen, andererseits um nicht durch Polemik den Aufsatz zu umfangreich und unübersichtlich zu machen. Es fällt mir nicht ein, übereinstimmende Ansichten anderer Forscher zu usurpiren; der Leser wird aus eigener Kenntniss der Literatur leicht unterscheiden können, was mein Eigentum ist und wo ich auf dem Boden früherer Autoren stehe. Vor allem hielt ich es für unnöthig, allgemein bekannte, in verschiedenen Lehrbüchern niedergelegte und zusammengefasste Anschauungen auf ihre Quellen zu citiren. Die Abweichungen der dargelegten Ansichten von denen Anderer möge der Leser selbst auf ihren Werth prü-

fen. Eine reiche Literaturzusammenstellung findet man bei H. T. Fernald, The Relationships of Arthropods, in Stud. from the Biological Laboratory, John Hopkins University, Baltimore vol. IV Nr. 7. In wie weit ich auch von diesem Forscher abweiche, ergibt sich auf den ersten Blick aus dem Vergleiche der Stammbäume. Damit ist nicht gesagt, dass ich nicht mit vielen seiner Auseinandersetzungen, wie auch Ansichten Anderer einverstanden wäre.

December 1891.



Tafelerklärung.

- Fig. I.** Schematische Darstellung der Hauptorganisation, der Segmentierung, Extremitätenumbildung und der Genitalorgane der Tracheaten. Vgl. den Text.
- Fig. II.** Stückchen eines Querschnittes durch die Haut von *Peripatus Edwardsii* Grube, mit einem Tracheenfollikel. *cut* = Cuticula, *e* = Epidermis, *c* = Cutis, *m* = Muskulatur, *tr* = einfachste Tracheenröhrchen, in den Grund des Follikels mündend.
- Fig. III.** Medianschnitt durch ein Auge von *Diopatra*; offener Augenfollikel, ausgefüllt mit einer Cuticularverdickung.
- Fig. IV.** Chitinskelet des Kopfes eines *Julus* aus Trinidad, von unten gesehen. Der eine Oberkiefer ist seitlich herausgezogen und an ihm sieht man die Zusammensetzung aus 3 Chitinringen, *k* = Kauladen, *a* = Zwischenring, *b* = Basalstück; *gn* = Gnathochilarium (letzteres in natürlicher Lage).
-

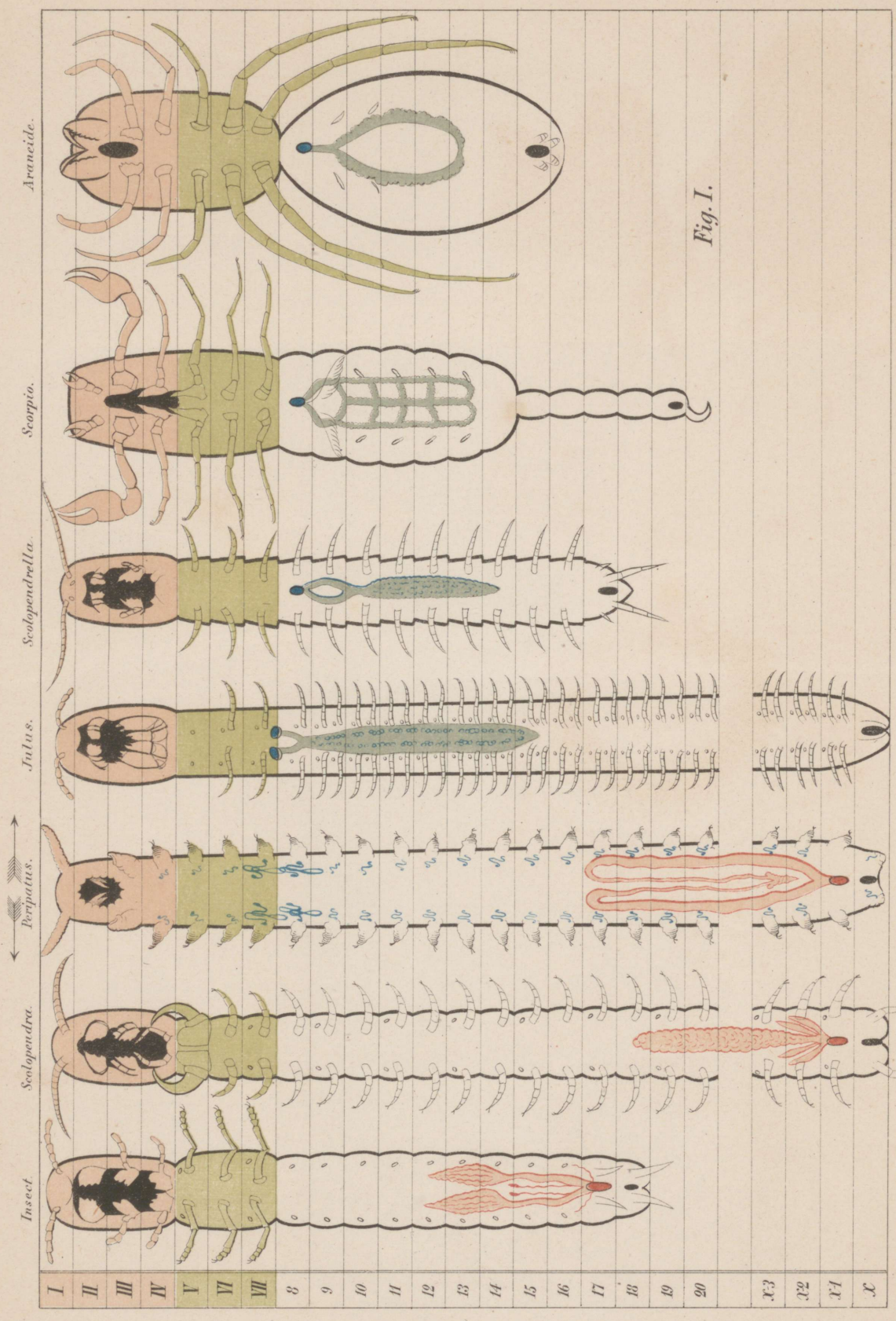


Fig. I.

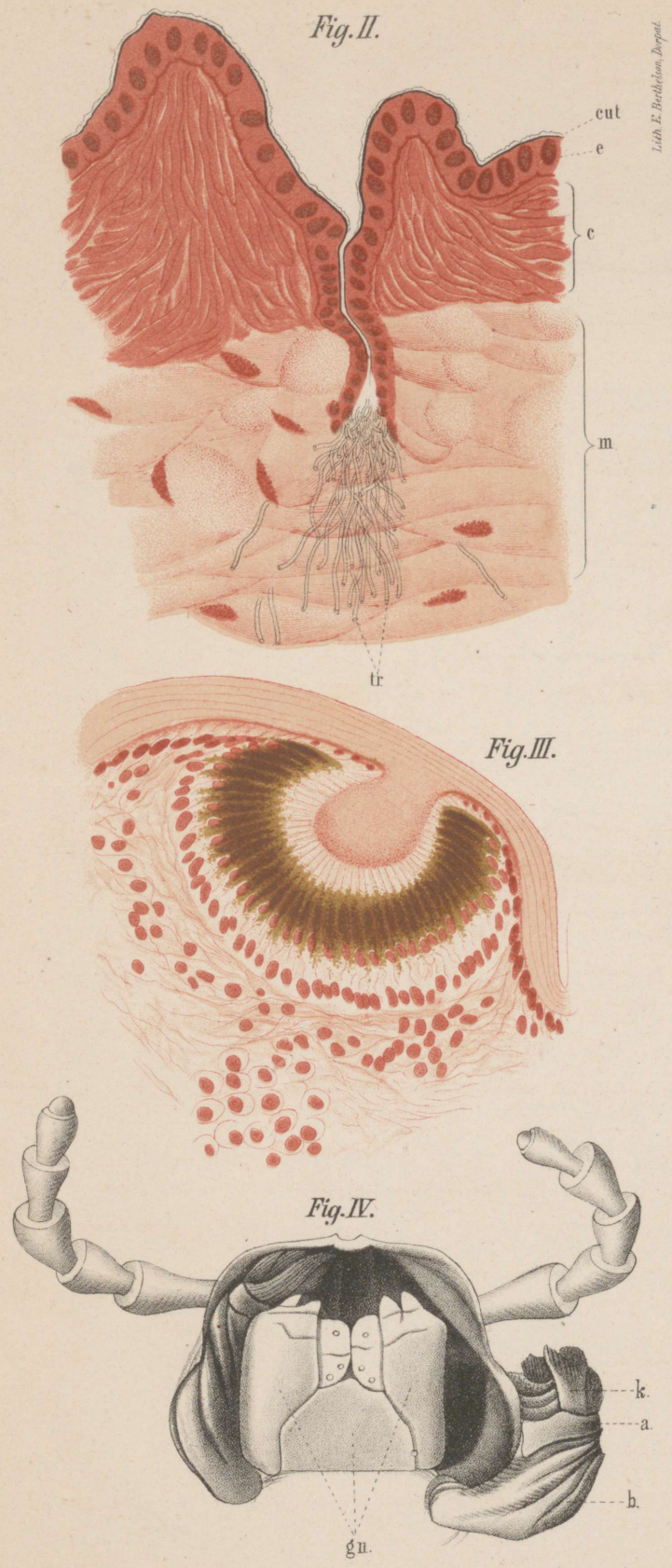


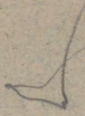
Fig. II.

Fig. III.

Fig. IV.

Lith. E. Barthélemy, Droyat.

47



A. —

Est
B-1439
VI 4559