

B9464

~~14905~~

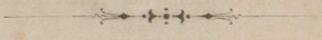
lc 31137

~~VIII, 867.~~

Die  
Ableitung der Vertebratenaugen

von den

Augen der Anneliden.



Von

**Dr. J. v. Kennel,**

ordentl. Professor der Zoologie an der Universität Dorpat.

ENSV  
Riiklik Avalik  
Raamatukogu



**DORPAT.**

Schnakenburg's Buchdruckerei.

1891.

AR Fr. R. Kreutzwald  
nim. ENSV Riiklik  
Raamatukogu

85.725

Ar. 831/B  
Kennei

Gedruckt auf Verfügung des Conseils der Kaiserlichen Universität Dorpat.  
Dorpat, am 27. November 1891.  
Nr. 1397.

Rector: O. Meykow.

Faint rectangular stamp, possibly a library or archival mark.

TALLINNA KESKRAA  
ARHIIV-  
RAAMATUKOGU  
\*

Die Frage nach den Vorfahren der Wirbelthiere ist eine der wichtigsten und interessantesten, welche in den Kreisen der Zoologen, Anatomen und Embryologen während der letzten fünfzehn Jahre auf's Eifrigste discutirt wurde; in der letzten Zeit verschwand dieses Problem wieder etwas mehr von der Tagesordnung, und es hatte den Anschein, als sollte neues Material zur Erörterung desselben gesammelt werden. Die Entdeckung der segmental angeordneten Wimpertrichter des Harnapparates der Haifische, die entsprechenden Verhältnisse bei den Amphibien und die embryologischen Funde beim Aufbau des Urogenitalsystems auch der höheren Vertebraten zeitigten und stützten die Anschauung, dass die Anneliden diejenige Thiergruppe seien, aus der heraus die niedersten Vertebraten hervorgegangen sind, da die segmentalen in die Leibeshöhle geöffneten Trichter der embryonalen Nierenanlage, die bei vielen Wirbelthieren zeitlebens, bald in sehr einfacher Form, bald in Complicationen bestehen bleiben, sich direct mit den Segmentalorganen der Anneliden vergleichen liessen. Natürlich wurden auch von vorn herein die Schwierigkeiten, welche dieser Theorie gegenüberstanden, erkannt und durch Nebentheorien zu beseitigen gesucht; andere Schwierigkeiten traten in der Folge auf, die zum Theil durch die genauere Kenntniss mancher Annelidengruppen aus dem Wege geräumt, oder doch gemildert werden konnten, zum Theil aber auch noch bestehen.

Der Umstand, dass die Ganglienreihe der Anneliden ventral, das Rückenmark der Vertebraten dorsal liegt, machte die Annahme nöthig, dass die Vorfahren der letzteren sich um  $180^{\circ}$  im Raume um ihre Längsaxe gedreht, und ihre frühere Bauchseite zur Rückseite gemacht haben, eine Annahme, gegen die man im Ernst kaum etwas einwenden kann, da wir derartige Orientirungsänderungen bei einzelnen Gruppen innerhalb grösserer Thierklassen ja zur Genüge kennen. Es sei nur erinnert an Polypen gegenüber Medusen, Crinoideen gegenüber Asteriden und Echiniden, und wiederum die Holo-

thuriern, bei denen einige Radien zur physiologischen Bauchseite wurden; vielleicht dürfen hier auch die Bothriaden und Taeniaten angeführt werden, bei denen es scheint, dass sie in verschiedenen Richtungen comprimirt seien; freischwimmende Thiere, welche die Ventralseite constant nach oben richten, gibt es in verschiedenen Gruppen, z. B. Apus, Branchipus, Cyclopiden, Notonecta u. A., und ganz analog ist die aufrechte Körperhaltung vieler Bilateralthiere.

Eine viel grössere Schwierigkeit war der Umstand, dass das Centralnervensystem der Anneliden mit oberem Schlundganglion und Ganglienkette den Verdauungskanal umfasst, während bei den Vertebraten das gesammte Centralnervensystem nur einseitig vom Darmtractus liegt. Man suchte darum auch mit grossem Eifer und vielem Aufwand von Geist bei den Wirbelthieren nach den Spuren des früheren Annelidenschlundes, der doch das Gehirn durchbohren musste, wenn dieses dem oberen plus mindestens unteren Schlundganglien der Anneliden entspricht; das Festhalten an dieser Anschauung hat unglaublich viel unnöthige Mühe gemacht; man hatte die „Zirbeldrüse“ im Verdacht, bis sich diese als rudimentäres Sinnesorgan, als Parietalauge, entpuppte, und die Meinung, dass die Hypophyse noch ein Rest des Annelidenschlundes sei, taucht immer noch von Zeit zu Zeit auf. Kleinenberg<sup>1)</sup> äussert in seiner Abhandlung über die Entwicklung von Lopadorhynchus in einem kurzen Satz seine Meinung dahin, dass das obere Schlundganglion der Anneliden völlig verschwunden sei, eine Anschauung, die so einfach ist, dass man sich wundern kann, warum sie nicht schon früher auftauchte, und die, wenn sie so sicher bewiesen werden kann, wie sie wahrscheinlich ist, dieser Schwierigkeit ein Ende bereitet, da dann nur Unterschlundganglion und Ganglienkette, einseitig von Darm gelegen, dem Centralnervensystem der Wirbelthiere homolog ist.

Andere Differenzen, z. B. das Einmünden der Segmentalkanälchen bei Vertebraten in einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang, die Vervielfältigung der Nephridialtrichter etc. haben dadurch von ihrer Schärfe viel eingebüsst, dass man auch unter den Anneliden Formen kennen lernte, bei denen mehrere Segmentalorgane einen gemeinsamen Sammelgang haben, und dass auch bei diesen Thieren eine Zerspaltung der inneren Abschnitte der Excretionskanäle vorkommen kann; ferner fehlt bei Hirudineen die innere Trichteröffnung und die Blutgefässe übernehmen eine Rolle, wie in der Niere höherer Vertebraten. Ist also schon hier die Mannichfaltigkeit sehr bedeutend, so darf es nicht wundern, dass bei den heutigen Wirbelthieren diese Verhältnisse in einseitiger Weise weiterentwickelt, nicht mehr so vollkommen mit den ursprünglichen überein-

1) Kleinenberg. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Anneliden. Z. f. w. Z. Bd. 44. 1836.

stimmen. Denn alle heutzutage lebenden Wirbelthiere, die wir kennen, sind weit entfernt von den Vorfahren, von denen wir auch erst fossile Reste kennen von dem Stadium an, da sie bereits fertige Vertebraten im jetzigen Sinne waren.

Von allen früheren Zwischenformen ist so wenig erhalten geblieben, wie von den damaligen Anneliden, da noch kein Skelet und auch keine Hartgebilde der Haut existirten, und darum nichts Versteinerungsfähiges vorhanden war. Auch die Cyclostomen geben uns wenig Aufschluss, da sie wahrscheinlich keine einfache ursprüngliche, sondern durch regressive Umbildung secundär vereinfachte Wirbelthiere sind, wofür ihre langdauernde Larvenperiode, der Mangel der Extremitäten und eine Reihe von Amphibienähnlichkeiten ins Feld geführt werden können. Die übrigen Gebilde des Vertebratenkörpers bieten im Grossen und Ganzen keine besonderen Hindernisse, besonders seit man die Differenzirung der vier Extremitäten aus continuirlichen Hautfalten für wahrscheinlich halten kann, wogegen das innere Skelet als Umbildung aus dem Bindegewebe des Körpers aufgefasst werden muss, wie derartiges auch bei anderen Thierklassen hie und da vorkommt (Echinodermen, Kopfknochen der Cephalopoden etc.).

Der Beginn dieses Stützgerüsts aber, die Chorda dorsalis der Wirbelthierembryonen und ein ähnlicher Axenstab bei Amphioxus und den Larven mancher Tunicaten führte zu einer anderen Abstammungstheorie, die sich als energischer Gegner der Annelidentheorie zeigte und annahm, dass Amphioxus als sehr ursprüngliches Wirbelthier ein Bindeglied zwischen diesen und den Tunicaten sei. Die dorsale Lage des gesammten Centralnervensystems und ausserdem dessen Configuration als Rohr, das durch Einsenkung und Abschnürung vom Ectoderm zur Anlage kommt, genügte im Verein mit der Chorda und der Gliederung der Muskulatur, den Amphioxus als das „Urwirbelthier“ zu decretiren, dessen Zusammenhang mit den Tunicaten durch die Embryologie unzweifelhaft gemacht wurde. Es soll nun hier keineswegs diese Theorie kritisch besprochen werden. Darauf aber mag hingewiesen sein, dass der Amphioxus allein in Frage kommen könnte, da die übrigen Tunicaten ohne Widerspruch wohl als stark degenerirte Thiere aufgefasst werden, die allenfalls mit Amphioxus gleiche Vorfahren haben. Selbst wenn Amphioxus ein Wirbelthier wäre, so würde abermals die Frage nach den Vorfahren auftauchen, und da bei ihm das Centralnervensystem auch total einseitig vom Darm liegt, so bleibt dieselbe Schwierigkeit, wie wenn er nicht an den Anfang der Vertebraten gestellt wird, da alle übrigen bilateral symmetrischen Thiere einen Theil ihres Centralnervensystem dorsal, einen andern ventral vom Schlunde haben. Nun kann aber gerade das Urogenitalsystem der Vertebraten, das durchgehends nach einem Schema sich aufbaut, welches von den Anneliden abgeleitet werden kann, und in der Reihe der Wirbelthiere sich ganz continuirlich umwandelt und einseitig vervoll-

kommnet, gerade nicht von Amphioxus herkommen, weil dieser nichts derartiges besitzt. Man kann also allenfalls annehmen, dass Amphioxus und die ihm verwandten Tunicaten wohl mit den Vorfahren der Wirbelthiere Beziehung hatten, aber sich von dem gemeinsamen Stamm seitlich abgezweigt und in bestimmter Richtung weiterentwickelt haben, und zwar derart, dass von den jetzt noch vorhandenen Formen Amphioxus sich ziemlich in aufsteigender Richtung, die Tunicaten dagegen in regressiver Weise weiter umwandelten. Da auch die Weiterbildung des Amphioxus einseitig war, manche Organe der Vorfahren unterdrückt, andere dagegen auf dem eingeschlagenen Wege umgeformt wurden, gibt uns dieses Thier auch kein Bild von den Ahnen der Wirbelthiere, seine Verwandtschaftsbeziehungen sind nur noch in einigen Organen zu erkennen.

Bei dieser kurz angedeuteten Auffassung steht die Theorie von der Verwandtschaft des Amphioxus mit den Wirbelthieren der Annelidentheorie nicht entgegen, sondern die Amphioxusahnen einerseits, die Vertebratenahnen andererseits sind gleichzeitige und gleicherweise Abkömmlinge anderer Thiere, als welche die Anneliden angenommen werden können. Thut man letzteres, so wird man zu der Auffassung kommen, dass die Entwicklungsrichtung eine gleiche war in Bezug auf die Gliederung der Muskulatur, die Anlage und erste Ausbildung des Nervensystems und den Anfang eines inneren Axenskelets, dass aber Amphioxus abgog aus dieser Richtung bezüglich seines Urogenitalapparates, indem er sich in dieser Hinsicht der meisten von den Vorfahren überkommenen Einrichtungen entäusserte, und abweichende zur Ausbildung brachte.

In neuester Zeit sind noch andere Wirbelthierahnen aufgetaucht, nämlich die Spinnen und die Krebse, an die bisher kein Zoologe gedacht hatte. Im „Quarterly Journal of Microscopical Science“ vol. XXXI, New Series 1890 findet sich die Abhandlung von William Patten: On the Origin of Vertebrates from Arachnids, und dicht dahinter die andere von W. H. Gaskell: On the Origin of Vertebrates from a Crustaceanlike Ancestor. Ich bin weit entfernt, mich auf eine Besprechung und Kritik der Theorien in diesen Arbeiten einzulassen, da ich nicht weiss, ob ausser ihren Autoren irgend Jemand dieselben ernst nehmen wird, andererseits die sorgfältigen Untersuchungen soweit sie descriptiv sind, alle Anerkennung verdienen mögen. Nur die Einleitung zu Patten's Abhandlung kann nicht mit Stillschweigen übergangen werden, da ich mich in Folgendem auf den Boden einer Theorie stelle und dieselbe zu stützen suche, die der genannte Autor in wenigen Worten als abgethan bezeichnet, eine Anschauung, der, wie ich vermuthe, nicht alle Zoologen sein werden.

Patten sagt, die „Annelidentheorie“ sei unfruchtbar, denn „Mesoblastsomiten, Nephridien, segmentale Anhänge und segmentale Sinnesorgane findet man bei fast allen segmentirten Thieren“; und ferner, sie sei leicht zu widerlegen „denn die gleichartige

Segmentirung, welche für die Anneliden charakteristisch ist, lässt nicht hoffen, die tiefgreifende Specialisirung des Wirbelthierkopfes zu erklären; — dies Problem muss, wenn überhaupt, gelöst werden durch die Entdeckung einer Thierform, in welcher die Specialisirung des Vertebratenkopfes bereits angedeutet ist“; diese findet er nun im Cephalothorax der Arachnoideen mit seinen concentrirten Ganglienmassen und dem „cartilagineous sternum“.

Wenn es auch richtig ist, dass man bei allen segmentirten Thieren die oben genannten Organe findet, so ist doch wohl für die Ableitung der einen Gruppe aus der anderen von nicht zu unterschätzender Bedeutung, welcher Art und von welcher Modification diese Gebilde sind. Man wird sich wohl vorstellen können und es für möglich finden, dass sich aus dem Hautmuskelschlauch eines Anneliden die verschiedenen Muskelanordnungen, wie sie bei Arthropoden und Vertebraten finden, ausbilden konnten, dass aus Parapodien durch Verlängerung und Gliederung einerseits unter Erstarkung des Chitinskelets die Extremitäten der Anthropoden, andererseits beim Weichbleiben der Hautbedeckung unter Verhärtung innerer Bindegewebssubstanzen die Flosse oder das Bein eines Wirbelthieres herausformen konnte; wie und wodurch aber bedingt worden sein könnte, dass das fertige, feste, ungemein nützliche Chitinskelet, an das sich alle Bewegungsmuskeln bei Anthropoden ansetzen, verschwand, während an seine Stelle ein inneres bindegewebiges Skelet trat, das eine totale Umwälzung der Muskelanordnung bedingt hätte, ist mir wenigstens unerfindlich. Wenn, was nicht unwahrscheinlich ist, alle Excretionsorgane der segmentirten Thiere, bei Krebsen die Antennen- und Schalendrüse, bei Tracheaten die Malpighi'schen Gefässe, bei Vertebraten die Nierenkanälchen ebensolche Nephridien sind, wie die einfachen typischen Segmentalorgane der Anneliden, so lassen sich wohl alle erstgenannten als Modificationen letzterer auffassen. Wie aber aus Schalendrüsen oder Malpighi'schen Gefässen sich die segmentalen Nierenanlagen der Vertebraten wieder ausbilden konnten — wobei sie von einer einseitig gewordenen Entwicklung wieder secundär zum früheren Verhalten zurückgekehrt sein müssten — dass lässt sich auch nicht ohne Weiteres begreifen! Wenn die Cephalothorax-Ganglienmasse der Arachnoideen das Gehirn der Vertebraten geworden wäre, woher käme dann das Rückenmark der letzteren, das doch mit dem Gehirn gleichzeitig im Embryo angelegt wird und das bei den niederen Vertebraten an Masse weit überwiegt? Entspricht dagegen Gehirn- und Rückenmark der Bauchganglienkette der Anneliden, so ist das gleichzeitige Auftreten selbstverständlich und die allmähliche Grössenzunahme und Differenzirung des Gehirns in der Reihe der Wirbelthiere eine hier erst begonnene neue Entwicklungsrichtung.

Aus dem Umstand, dass fast alle segmentirten Thiere Mesoblastsomiten, Nephridien etc. besitzen, lässt sich demnach zunächst viel eher folgern, dass sie von gemeinsamem Ursprung aus entsprossen seien und ihre gemeinsamen Charactere nach verschiedenen Seiten hin zu besonderer Ausbildung brachten, nicht aber, dass jede beliebige dieser Thiergruppen, wenn sie nur in einer einzigen Hinsicht ein scheinbar gleichartiges oder ähnlich gebautes Organ besitzt, nun auch zweifellos der Ausgangspunct für eine höhere Gruppe sei, die in dieser Hinsicht Uebereinstimmung zu zeigen scheint. Es muss immer der Nachweis erbracht werden, dass alle übrigen Organensysteme auch eine ungezwungene Zurückführung erlauben. Das dürfte aber bei der Anschauung Pattens seine Schwierigkeiten haben.

Nicht besser steht es mit dem zweiten angeführten Satze Pattens. Wenn man die Specialisirung des Wirbelthierkopfes mit seinen Complicationen nicht auf die homonome Segmentirung des Annelidenkörpers beziehen kann, so existirt doch dieselbe Schwierigkeit für den Cephalothorax des Arachnoideen, der doch irgendwoher stammen muss. Wird man nun diesen als aus verschmolzenen und modificirten Segmenten homonom gegliederter Thiere entstanden annehmen müssen, so ist doch kein Grund vorhanden für die Ansicht, dass eine derartige Consolidirung eines grösseren Körperabschnitts nur ein einziges Mal stattgefunden habe. Genau so leicht es zu begreifen ist, dass eine Anzahl der vordersten Annelidensegmente zum Cephalothorax der tracheaten Arthropoden verschmolzen sein mag, ebenso leicht zu fassen ist die Ansicht, dass aus einer anderen ähnlichen Verschmelzung direct der Kopf der niedersten Vertebraten hervorgegangen sei. Gar keine Rolle spielt hiebei das sog. knorpelige Sternum der Arachnoideen, denn das ist eine Bindegewebsplatte, die erst bei der Concentration der Ganglienketten als stützende Unterlage für den grossen Thoracalknoten entstanden ist, genau wie die Basalplatte und die Trabekel für das Wirbelthiergehirn. Beide Gebilde können schon in Rücksicht auf ihre Lage zu Schlund und Centralnervensystem nichts miteinander zu thun haben. Die Anschauung Pattens ist in diesem Punct wenig von der längst ad acta gelegten Meinung verschieden, dass die Vertebraten von den Mollusken abstammen, weil die Cephalopoden eine knorpelige Hülle in der Umgebung ihres Centralnervensystems besitzen.

So bleibt also wohl die „Annelidentheorie“ gegen diese neuen Einwürfe wenigstens in ihrem bisherigen Recht, und es fragt sich nur, ob sie nicht noch gestützt werden kann. Das wird dadurch geschehen können, dass es gelingt, ein Organ der Wirbelthiere nach dem anderen auf Gebilde, die bei den Anneliden, wenn auch in einfacherer Form vorhanden sind, zurückzuführen, und zu zeigen, wie eine directe Umwandlung verlaufen sein könnte. Directe, zweifellose Beweise werden sich ja kaum erbringen

lassen, wenn nicht noch entsprechende Uebergangsthierie entdeckt werden, da weder die Anneliden noch auch die ersten Wirbelthiere, die auch kein Skelet und keine harten Epidermisbildungen besaßen, fossile Ueberreste hinterlassen haben, die Aufschluss geben könnten.

Ich beabsichtige in Folgendem den Versuch zu machen, die Augen der Wirbelthiere von denen der Anneliden abzuleiten und zu zeigen, wie bei der allmählichen Umwandlung eines Anneliden in ein primitives Wirbelthier die Augen desselben sich verlagert und umgeändert haben könnten, so dass daraus fast mit Nothwendigkeit die Structur der jetzigen Wirbelthieraugen mit ihren dem Licht abgewendeten Stäbchen, ihrem blinden Fleck etc., resultiren musste.

Die Augen der Anneliden, die hier in Betracht kommen, sind die zweifellosen Sehorgane, welche vom oberen Schlundganglion aus innervirt, auf der Dorsalfläche oder an den Seiten der ersten Segmente des Körpers liegen, die bei manchen Anneliden bereits inniger zur Bildung eines kopfähnlichen Abschnittes vereinigt sind. Ausser den Augen innervirt der genannte Theil des Nervensystems noch den Kopf- oder Mundlappen, wenn ein solcher deutlich entwickelt ist, die am Vorderende auftretenden Tentakel und endlich werden paarige Nerven an den Schlund abgegeben. Man bezeichnet sehr häufig das Supraoesophagealganglion auch als Cerebral- oder Gehirnganglion, wodurch leicht die Auffassung erweckt werden kann, als sei dasselbe functionell etwa dem Gehirn der Vertebraten zu vergleichen. Für diese Anschauung aber fehlt jeder Beweis. Durch die ganze Reihe der wirbellosen Thiere findet sich die Ansammlung von Ganglienzellen dorsal von Schlund, von der meist zwei Hauptnervenstämme, die Ganglienzellen enthalten durch den Körper nach hinten ziehen, und die peripheren Nerven abgeben; diese beiden Längsstämme gehören aber zum Centralorgan des Nervensystems sogut wie das Rückenmark der Vertebraten, und sie scheinen sogar der Hauptsitz der das Leben bedingenden und erhaltenden Ganglienansammlungen zu sein, wie das Weiterleben und die Regeneration hinterer Körpertheile, die leichte Ersetzbarkeit und Neubildung des oberen Schlundganglions zeigt, z. B. bei Plathelminthen, Nemertinen, Anneliden, selbst Mollusken. Sie treten häufig durch quere Nerven in Verbindung, bei segmentirten Thieren ordnen sich ihre Ganglienzellen zu segmentalen Anschwellungen (Strickleiternnervensystem) und sie treten endlich durch Verkürzung der Quercommissuren zu einer Ganglienkette zusammen. Dadurch entsteht auch ein unteres Schlundganglion, das durch Concentration mehrerer hintereinanderliegender Ganglienknotten mächtiger ausgebildet werden und das obere an Masse weit aus übertreffen kann. Ferner kommen mit der Verschmelzung von Segmenten und Ausbildung grösserer Körperabschnitte weitere Concentrationen zu einem grösseren Thoracal- oder Cephalothoracalknoten vor.

Das diese ventral vom Darm liegenden Theile des Centralnervensystems für das Leben der segmentirten Thiere von enormer Wichtigkeit geworden und der Sitz vieler Lebensfunctionen sind, steht wohl, auch ohne specielle physiologische Versuche, die hier sehr dankenswerth wären, ausser Frage; wird doch beispielsweise durch den Stich mancher Grabwespen in die Ganglienreihe der Raupen und anderer Arthropoden deren willkürliche Bewegung aufgehoben oder stark herabgesetzt, während eine Vernichtung des oberen Schlundganglions diesen Erfolg nicht hat; ferner bewegt sich die hintere Hälfte eines Regenwurms etc. sobald nur die Wunde etwas vernarbt ist, genau so wie das intacte Thier, noch lange bevor ein neues „Cerebral“-ganglion wieder entstanden ist.

Da man im Allgemeinen eine Concentration der Ganglienreihe zunächst in den vorderen Theilen, und ein nach Vorn-Rücken der hinteren beobachten kann, wird man auch annehmen dürfen, dass allmählich das Unterschlundganglion eine hervorragendere Wichtigkeit gewinnt dadurch, dass es Sitz hauptsächlichlicher Functionen wird, und so viel eher die physiologische Bedeutung eines Gehirns erhält, als das dorsale Ganglion. Es soll durchaus nicht verkannt und geleugnet werden, dass bei einseitiger Entwicklungsrichtung das letztere gleichfalls erhöhte Bedeutung gewinnen könne; das wird jedoch am ehesten der Fall sein, wenn Theile des unteren Ganglions in dasselbe verlagert werden, sei es durch Hinaufrücken von Ganglienzellen in den beiden Commissuren oder dadurch, dass ganze Parthien des Unterschlundganglions, resp. des Vordertheils der Ganglienreihe mit demselben verschmelzen. Ein derartiger Vorgang ist für Peripatus nachgewiesen, und er ist für die tracheaten Arthropoden im Allgemeinen wahrscheinlich; ob es bereits bei Anneliden mit ausgesprochenerer Kopfbildung vorkommt, ist kaum bekannt. Auf diese Weise kann das dorsale Schlundganglion allerdings die physiologische Bedeutung eines Gehirns erlangen, und besitzt dieselbe vielleicht tatsächlich bei den tracheaten Arthropoden, freilich wohl in verschieden hohem Grade.

Das braucht aber bei Anneliden keineswegs der Fall zu sein. Es ist sehr wohl möglich, dass hier alle vom oberen Schlundganglion ausgehenden Nerven sensible sind, sowohl die an Augen, wie die an Mundlappen, Tentakel und Oesophagus ausstrahlenden. Das obere Schlundganglion kann reines Sinnesganglion sein, dessen Erregungen gar nicht an Ort und Stelle in Empfindungen umgesetzt zu werden brauchen, sondern vielleicht erst in den vorderen Theilen der Ganglienreihe zu Eindrücken geformt werden mögen. Sind motorische Nerven unter denen welche vom dorsalen Ganglion abgehen, so ist ja die Möglichkeit vorhanden, dass diese ihre Wurzel im Unterschlundganglion haben, und durch die Schlundcommissuren an den Ort ihrer Bestimmung gelangen. Untersuchungen hierüber und physiologische Beweise für das eine oder andere, fehlen

gänzlich. Für die geringe centrale Bedeutung des sog. Cerebralganglions sprechen aber die oben angeführten Thatsachen, deren es noch eine grössere Zahl gibt.

Auch die Entstehung des oberen Schlundganglions bei den Anneliden spricht im Allgemeinen für diese Auffassung. Zwar herrscht hier noch wenig Sicherheit in den Ansichten, indem von einer Seite behauptet wird, dasselbe gehe direct aus der „Scheitelplatte“ der Larve hervor, während andere angeben, es treten ausserdem Ectodermwucherungen auf, die sich von ihrem Entstehungsort ablösen, mit der Scheitelplatte verschmelzen und so das „Gehirn“ganglion bilden, und nach abermals anderen Untersuchungen die Scheitelplatte sich auflöst resp. abgeworfen wird, und sich das obere Schlundganglion durch Verschmelzung zweier „Sinnesplatten“ bildet, die als Wucherungen des Ectoderms zu Stande kommen. In der einen Beziehung stimmen die meisten Beobachter überein, dass das obere Schlundganglion für sich allein und getrennt von der Ganglienkette entsteht und beide Gebilde erst secundär in Verbindung treten. Dieser letztere Umstand stimmt genau überein mit der Bildung vieler Sinnesorgane und der zu ihnen gehörigen Ganglienmassen bei wirbellosen Thieren, die als separate Wucherungen resp. Einstülpungen des Epithels sich anlegen und secundär mit dem Nervensystem in Verbindung treten.

Was die Entstehung des Oberschlundganglions anlangt, so können alle Beobachter vielleicht Recht haben, da sie an verschiedenen Thierformen ihre Untersuchungen ausführten. Ist das fragliche Gebilde wirklich ganz oder grösstentheils Sinnesganglion (combinirt aus Tast-, Geruchs-, Geschmacks-, Gehör- und primärem Sehganglion), so ist es wohl möglich, dass es, je nach dem Vorhandensein des einen oder anderen Organs, nach der höheren Entwicklung derselben, oder nach dem späteren Verschwinden des einen, sich aus verschiedenen Anlagen aufbaut, theils aus solchen, welche die Larve schon besass, theils aus neu hinzukommenden, oder nur aus letzteren allein. Von diesem Gesichtspunct aus, würden manche Widersprüche begreiflich und lösbar.

Es ist ja auch für viele ausgebildete Anneliden bekannt, dass das obere Schlundganglion ungemein verschieden entwickelt sein kann, bald ein mächtiges mit Ganglienzellen verschiedener Grösse reich besetztes Gebilde, an dem man einzelne Abtheilungen unterscheiden kann, bald aber auch nur ein dünner den Schlund überbrückender Faserstrang, dessen spärliche Ganglienzellen weit seitlich auseinandergerückt sind. Nach darauf gerichteten vergleichenden Untersuchungen, die jedoch noch nicht abgeschlossen sind, glaube ich, dass sich ziemlich allgemein für Anneliden herausstellen wird, dass die Grössenentwicklung des sog. Gehirns in innigstem Zusammenhang steht mit der Zahl, Qualität und Ausbildung der Sinnesorgane, die von ihm aus innervirt werden,

die Gestalt desselben und die Vertheilung seiner Ganglienzellen aber mit der Lage der hauptsächlichsten Sinnesorgane.

Wenn das richtig ist, so wird man ohne allzugrosse Anforderungen an die Umbildungsfähigkeit stellen zu müssen, annehmen können, dass bei einer Verlagerung der Augen und der „Sinnesgruben“ nach den Seiten oder gar gegen die Ventralseite zu, auch die Ganglienzellen des dorsalen Ganglions sich in den Schlundcommissuren nach den Seiten und gegen das untere Schlundganglion hin verschieben und mit demselben in innigeren Connex treten konnten. Von jenem wird dann zunächst nichts übrig bleiben, als eine dorsal den Schlund überlagernde Commissur, allenfalls noch mit den unbedeutenden Ganglienzellen, die von der ursprünglichen Scheitelplatte der Larve stammen, wenn eine solche vorhanden war und ins obere Ganglion mit eingezogen wurde. Für die Möglichkeit einer solchen Verlagerung kann das in der Reihe der Arthropoden zweifelsohne vorkommende entgegengesetzte Verschieben ventraler Ganglienmassen zum oberen Schlundganglion angeführt werden. So gut hier, unter Beibehaltung der ursprünglichen Orientirung im Raum das obere Schlundganglion durch Completirung von Seiten anderer Theile zu einem complicirten nervösen Organ, das vielleicht den Namen Gehirn verdient, wurde, ebensogut kann unter Aenderung der räumlichen Lage des Thieres, das obere Ganglion mit dem unteren zur Bildung eines höheren Centralorgans verschmolzen sein. In der Folge konnten dann auch die embryonalen Anlagen des früheren dorsalen Ganglions gleich auf der Ventralseite auftreten in nächster Nähe der Anlage des Bauchmarks und von vornherein mit demselben ein einheitliches Gebilde darstellen, aus dem das Gehirn der Vertebraten, oder doch der vordere Theil desselben wurde. Für eine derartige Verlagerung war ja ausserdem eine kräftige Ursache darin gegeben, dass die fraglichen Annelidenformen ihre frühere Rückenseite aus irgend einem Grunde zur Bauchseite machten, und nun die Augen nach den Seiten des „Kopfes“ und endlich mehr auf die neue Rückenseite heraufrücken mochten. Solche Verlagerungen hängen ja unmittelbar zusammen mit der durch Anpassung bedingten Configuration des sie tragenden Körpertheils und sind sehr häufig in der Thierreihe; man darf nur die Stellung der Augen in der Reihe der Wirbelthiere selbst in Vergleich ziehen, oder die Verlagerung der Extremitäten bei denselben, die Lage der Augen bei Seesternen und Seeigeln, der Sinnesorgane bei Medusen und Ctenophoren etc.

Waren erst die Anlagen des oberen Schlundganglions an die Seiten des Bauchmarks herumerückt und mit diesem verschmolzen, so war die Möglichkeit vorhanden, dass die dorsale Commissur schwächer wurde, und sich in einzelne Nerven auflöste, die vielleicht den Nervus vagus der niedersten Wirbelthiere bildeten. Nur in dieser Weise wird man sich ein „Verschwinden“ des dorsalen Schlundganglions denken können.

Denn wäre es an Ort und Stelle allmählich degenerirt, und wären seine Functionen vom Unterschlundganglion vicarirend übernommen worden, so müssten auch alle mit ihm in Verbindung stehenden Sinnesorgane zu Grund gegangen sein, und diejenigen der Vertebraten wären vollkommen Neubildungen. Dies ist aber darum schon unwahrscheinlich, weil wir auch bei den niedersten Vertebraten schon sehr grosse und hoch entwickelte Augen etc. finden, ja bei diesen sogar noch ein drittes unpaares Parietalauge in hoher Ausbildung annehmen müssen, das allmählich degenerirte. Man könnte ja wohl einwenden, dass zwischen den ersten Wirbelthieren, die überhaupt als solche hätten aufgefasst werden können, und den niedersten, die wir lebend oder fossil kennen, zahllose Generationen verschwunden seien, ohne Spuren zurückgelassen zu haben, und dass bei diesen Thieren sehr gut Zeit genug vorhanden gewesen sei, die Sinnesorgane neu zur Entwicklung zu bringen. Dagegen spricht jedoch die Entstehung gerade der Wirbelthieraugen und deren Structur. Wir sehen überall bei den Thieren, und das ist auch vollkommen naturgemäss, das erste Auftreten von Sinnesorganen als Modification von Hautstellen der Körperoberfläche, die allmählich in Gruben eingesenkt werden, sich weiterhin abschnüren, und so in die Tiefe gelangen können als geschlossene Follikel. Die Nerven, welche jene Hautstellen versorgten, wurden dadurch zu specifischen Sinnesnerven, die in der Folge, mit der höheren Entwicklung der Sinnesorgane kräftiger wurden. Die Sinneszellen selbst, mit ihren Sinneshärchen, -Zäpfchen, -Stäbchen sind immer metamorphosirte Epithelzellen. Nur im Auge der Wirbelthiere ist es anders, denn hier ist das Sinnesepithel der Retina eine Bildung des Centralnervensystems. Wenn man auch die Schwierigkeit und diese Absonderlichkeit dadurch aus dem Wege räumen will, dass man sagt, auch das Centralnervensystem stammt vom Ectoderm, so ist damit dennoch nichts erklärt, denn bei allen Thieren hat, wie es scheint, dasselbe den gleichen Ursprung, und dennoch liegt die unabhängige Anlage der Sinnesorgane vor. Bei der Annahme, dass die Vertebratenaugen Neubildungen seien und dass die embryonale Entstehung derselben wenigstens in allgemeinen Zügen die phylogenetische Ausbildung repräsentire, lässt sich gar nicht einsehen, wie eine Anfangs unbedeutende seitliche Vorwölbung der Gehirnblase als Sehorgan einfachster Art hätte functioniren sollen, so dass es weiter beibehalten und zu hoher Ausbildung differenzirt werden konnte. Für eine solche Ausstülpung wäre auch gar keine Veranlassung zu ergründen; denn es konnten mit grösserer Einfachheit wieder neuerdings pigmentirte Hautstellen sich zu Follikeln einsenken und Augen liefern, wie sie schon ehemals bei Anneliden und Mollusken, also wahrscheinlich unabhängig von einander, dennoch genau nach dem gleichen Typus gebildet wurden.

Ferner bleibt die Umkehrung der Retina, die vom Licht abgewendeten Sehstäbchen und der blinde Fleck ganz räthselhaft. Dass diese Verhältnisse bei der Art, wie das Wirbelthierauge angelegt wird, nothwendig zu Stande kommen müssen, ist ja klar. Aber warum musste die Augenanlage, wenn sie Neubildung war, gerade diese mangelhafte Entwicklungsrichtung einschlagen? Denn es ist doch nicht zu leugnen, dass der blinde Fleck und alles, was damit zusammenhängt, ein Mangel an dem optischen Apparat ist! Das Auge eines Dintenfisches ist entschieden im Princip ein vortheilhafter construirtes Sehorgan, als das Wirbelthierauge, weil der ganze Augenhintergrund zum Sehen tauglich ist, und wir können gerade an den genannten Organen beobachten, bis zu welcher Feinheit und Complicirtheit der Einrichtung ein Molluskenauge vervollkommenet werden konnte. Nimmt man an, das Vertebratenauge sei wirklich als Neubildung durch eine Gehirnausstülpung und entgegenkommende Epidermiseinsenkung im Stamme der Wirbelthiere aufgetreten, so konnte auch bei dieser Anlage der genannte Fehler vermieden werden, wenn nicht die periphere, sondern die proximale Wand der Blase zur stäbchentragenden Schicht wurde, der Nervus opticus seinen Hohlraum verlor und sich nun aussen um den Augenhintergrund ausbreitete; was heute Retina ist, konnte zu einer durchsichtigen Zellenlage über den Stäbchen, oder durch Umbildung zu einer Art Glaskörper werden; dann hätte es keinen blinden Fleck gegeben und die Stäbchen konnten dem Licht zugewendet sein.

Dass dieser Entwicklungsgang nicht eingeschlagen wurde, lässt darauf schliessen, dass es sich hier nicht um eine Neubildung, sondern um die brauchbare Umarbeitung eines vorhandenen Organs handelt. Dabei konnte unter Umständen ein Fehler nicht vermieden werden, den die Structur des gegebenen Organs bei seiner Umwandlung bedingte, er konnte nur möglichst ausgeschaltet, durch Verlagerung zur Seite geschoben und dadurch unwirksam gemacht werden, wie es in der That mit dem blinden Fleck geschah. Es gibt im ganzen Thierreich nur noch zwei Thiergruppen mit ächten Follikeläugen, in denen die Stäbchen dem Licht abgewendet sind: die Onchidien und die Gattung Pecten nebst Verwandten. Im ersteren Falle handelt es sich zweifellos um Gebilde, die nicht primär als Augen auftraten, sondern um Umbildung bereits vorhandener Organe von anderer Function; da musste eben auch der Fehler, der sich bei der Umwandlung in ein Sehorgan aus der vorhandenen Structur heraus ergab, gewissermassen mit in Kauf genommen werden, es kam hier sogar zur Bildung eines blinden Fleckes. Im Pectenauge ist letzterer vermieden, dadurch, dass der Nerv in einer aequatorialen Linie ins Innere eintritt; immerhin wurde hier die vordere Hälfte der Blase zur Retina, eingedrückt durch die zellige Linie. Es scheint mir übrigens noch nicht sicher zu sein, ob wir es hier wirklich mit Sehorganen zu thun haben; die Gebilde

bei Pecten machen viel eher den Eindruck von Leuchtorganen, wofür die Austapezierung des Hintergrundes mit einer stark glänzenden Membran, und der Mangel dunkeln Pigments daselbst spricht, ganz analog, wie bei den Leuchtorganen der Fische. Ob die sog. Augen von Pecten wirklich Licht erzeugen, weiss ich nicht, jedenfalls glänzen sie selbst bei geringen Mengen einfallenden Lichts sehr stark, wie die mit Tapetum versehenen Augen höherer Thiere, und das kann für diese Muscheln auch schon von grosser Bedeutung sein zum Anlocken sehender Beute oder zum Abschrecken sehender Feinde.

Diejenigen Organe, aus welchen sich die Augen der Wirbelthiere entwickelt haben, sind meiner Meinung nach die Augen ihrer Vorfahren, der Anneliden gewesen. Wo bei diesen Thieren ächte Follikelaugen von höherer Structur vorhanden sind, liegen sie in der Zwei- oder Vierzahl auf dem Rücken oder an den Seiten des Vorderendes in innigem Zusammenhang mit dem dorsalen Schlundganglion, dem sie entweder dicht aufsitzen, oder mit dem sie durch kurze, starke Sehnerven in Verbindung stehen. In letzterem Falle findet sich häufig ausserhalb der Retina noch eine Menge von Ganglienzellen als besonderes Ganglion opticum. Die Augen selbst sind in einigen Fällen (Diopatra, Onuphis) noch offene, mit dem Körperepithel in Verbindung stehende Follikel, deren Zellen in Stäbchen- und Pigmentzellen und secretorische Zellen differenzirt sind, während der Follikel ausgefüllt ist durch eine linsenförmige Verdickung der Cuticula, welche in der Nähe der Sehstäbchen, wie es scheint, ziemlich weich, halbflüssig bleibt. In den meisten Fällen sind die Augenfollikel von der Epidermis abgeschnürt, ihre Vorderwand besteht aus niedrigen durchsichtigen Zellen, die Cuticularabsonderung im Innern der Augenblase bleibt als sog. Glaskörper flüssig oder gallertartig. Bei höherer Ausbildung entsteht in demselben durch Condensation eine kuglige Linse im vorderen Theil der Augenblase. Wo 4 Augen vorhanden sind, stehen zwei näher der dorsalen Mittellinie und zwei mehr seitlich und etwas nach vorn gerückt.

Ein schematisch gehaltener Querschnitt durch diesen „Kopftheil“ eines Anneliden würde sich etwa präsentiren, wie Fig. 1 der beigegebenen Tafel zeigt: Die vier Augen, dem oberen Schlundganglion aufsitzend, welches durch die Commissuren mit dem unteren Schlundganglion in Verbindung steht. Fig. 2 zeigt die Anlage des Centralnervensystems sammt den Augenanlagen; auf der Ventralseite die Epithelwucherung, die sich als Bauchganglienlinie abspaltet (der Einfachheit wegen unpaar dargestellt), dorsal in der Mittellinie die Ectodermverdickung der Scheitelplatte und jederseits derselben eine Sinnesplatte, in welche die 2 Paar Augenfollikel sich eingesenkt haben. Auch diese Anlagen spalten sich vom Ectoderm ab, soweit sie zum Oberschlundganglion verschmelzen, während die Augenfollikel sich durch vollständiges Schliessen von der Haut trennen; die Verbindung durch die Schlundcommissuren tritt unterdessen auf.

Wenn nun allmählich die angenommene Verlagerung der Sinnesplatten mehr nach der Ventralseite eintritt, so erhalten wir bei einem Querschnitt durch das jugendliche Vorderende ein Bild, wie es in Fig. 3 construiert ist: dorsal nur noch allenfalls die Scheitelplatte (unter der Annahme, dass eine solche sich am Aufbau des centralen Nervensystems beteiligt), ventral dagegen die Sinnesplatten und Augenanlagen mit der medianen Verdickung des unteren Schlundganglions verbunden. Wenn sich bei solchen Uebergangsformen von Anneliden zu Vertebraten die Anlage fertig ausgebildete, so musste im reifen Zustand das Bild ungefähr umgekehrt werden wie Fig. 1. Aus der Scheitelplatte wurde ein winziges oberes Ganglion, während die Augen als ächte Annelidenaugen dem Unterschlundganglion angelagert waren, das durch Verschmelzen mit den Sinnesplatten beträchtlich vergrößert nun zu einer Art Gehirn wurde. Dreht man nun ein solches Thier um, so kommt die Anlage des Bauchmarks, also auch die des verstärkten Vorderendes sammt den Augenanlagen dorsal zu liegen, die Vereinigung von Sinnesplatten und medianer Ganglionanlage wird inniger, der jetzt ventral gelegene unbedeutende Rest des Oberschlundganglions verschwindet mehr und mehr, und wir erhalten etwa Fig. 4 als Anlage des neuen Gehirns bei den Uebergangsformen. Natürlich braucht die zeitliche Reihenfolge der Vorgänge nicht die eben geschilderte gewesen zu sein, sondern es ist vielmehr wahrscheinlicher, dass sich normale Anneliden zunächst auf den Rücken drehten, und dass dann erst das Hinaufrücken der Sinnesplatten und Augenanlagen allmählich erfolgte.

Im ausgebildeten Zustand würde nun das neue Gehirn mit den Augen wieder aussehen, wie Fig. 1, wenn man sich das untere Ganglion wegdenkt und die Schlundcommissuren in einen Nervenplexus auflöst; die Thiere mochten ächte Annelidenaugen haben. Das ganze Centralnervensystem, jetzt ein Rückenmark entstand durch Abspaltung vom Ectoderm, und hatte dabei die Structur des Annelidenbauchmarks; nur kann man annehmen, dass die Gliederung, wenn eine solche bei den Annelidenvorfahren überhaupt scharf ausgeprägt war, mehr verwischt wurde, und die Ganglienzellen in der ganzen Länge gleichmässiger sich verbreiteten.

Wir machen überall die Beobachtung, dass die Ganglienzellen in den Centralnervensystemen, die durch einfache Abspaltung entstehen, an der Oberfläche liegen, zunächst der äusseren Haut zugewendet und erst durch Vermehrung secundär auch auf die Seitentheile herumrücken, so dass dann im Allgemeinen bei Invertebraten die Ganglienzellen peripher, die Fasersubstanz central liegt. Es werden demnach diejenigen Zellen zu Ganglienzellen, welche am längsten mit der Körperoberfläche in Berührung bleiben. Wenn nun aus der Abspaltung der Nervenplatte eine Einstülpung wird, so finden wir dasselbe Verhältniss, worauf auch Hatschek in seinem Lehrbuch hinweist; hier werden

dann die der Rinne zunächstliegenden zu Ganglienzellen, wodurch sich die umgekehrte Lagerung im Rückenmark der Vertebraten leicht erklärt: Aus der Abspaltung wurde als Abkürzung des Vorgangs eine Einfaltung und Abschnürung derselben, statt des bis dahin soliden Rückenmarkstranges ein Rückenmarkrohr. In derselben Weise kam auch wahrscheinlich die Invaginationsgastrula zu Stande, abzuleiten von einer polaren Einwucherung, ferner die Mesodermbildung durch Entodermstaschen aus paarigen Wucherungen in der Nähe des Gastrulamundes, und viele derartige Erscheinungen.

Anfangs war die Einsenkung natürlich nur unbedeutend; sie hatte nur den Erfolg, dass eine grössere Zellenmasse schneller in die Tiefe gelangte und sich abspalten konnte. Durch eine geringe Einsenkung jedoch wurden auch schon die beiden der Mittelebene genäherten Augen näher zusammengezogen und in ihren optischen Axen convergent gestellt. Ob hierin nicht etwa der Beginn der Kreuzung in der Wurzel der Nervi optici zu suchen ist, möchte ich nur als Frage aufwerfen; denn in das linke Mittelaugen fielen nun die Lichtstrahlen von rechts her und umgekehrt, was wohl eine Correction durch Verlagerung der Ganglienzellen an der Wurzel der entsprechenden Nerven zur Folge haben konnte; da diese Kreuzung an der tiefsten Stelle des Rückenmarks stattfinden musste, die Einsenkung umgreifend, erklärte sich vielleicht der Ursprung der Nervi optici aus der Basis des Gehirns.

Wenn nun aber die Einsenkung schneller und tiefer vor sich ging, konnten die beiden Mittelaugen, resp. die Stelle, wo sie sich als Follikel einsenken sollten, auch mit in die Tiefe gezogen werden, während die mehr seitlich liegenden Augen noch jederseits neben der Verschlussstelle des Rückenmarkrohres liegen blieben. Die ersteren traten nun auf als seitliche Follikelausstülpungen der Gehirnblase, die ihre volle Ausbildung zu Annelidenaugen durchmachten, wie die beiden aussen liegenbleibenden Augen. Wenn man sich die betreffenden Thiere, die wohl nicht sehr gross waren, ziemlich durchsichtig denkt, konnten die Augen auch in der Tiefe noch ganz gut functioniren, indem das Licht vom Rücken her schräg von rechts in das linke, schräg von links in das rechte Auge fiel. Wir kennen ja Thiere genug, bei denen functionirende Augen ziemlich tief in das Körpergewebe eingesenkt sind. Eine wesentliche Aenderung aber dürfte mit diesen Augen doch vorgegangen sein. Es ist nämlich wahrscheinlich, dass im Inneren der Gehirnhöhle die Fähigkeit der Zellen, Cuticularsubstanzen zu bilden, aufhörte, wie dies ja mit der ganzen Epidermis, in Folge ihrer Schichtung späterhin der Fall war. Ein Glaskörper und eine Linse wird demnach in den beiden „Gehirnaugen“, wie wir sie kurz nennen wollen, nicht mehr entstanden sein, sondern es wird daselbst nur die Flüssigkeit gewesen sein, die auch sonst in den Hohlräumen des Centralnervensystems sich ansammelte. Ferner mochten diese Augen, auf einem etwas embryonalem Stadium,

unbeschadet jeder Weiterentwicklung und Functionsfähigkeit, stehen bleiben, d. h. sie schnürten sich allmählich nicht mehr vom Gehirn ab, sondern blieben nach dem Hohlraum zu offene Augenfollikel. Dieses Stadium etwa ist hypothetisch in Fig. 5 im Entstehen, in Fig. 6 im fertigen Zustand dargestellt. Auf der dorsalen Seite sehen wir die beiden ursprünglich seitlichen Augen der Mittellinie stark genähert, als ächte Annelidenaugen dem hohlen Gehirn aufsitzen, an dessen Seitenwand dagegen die beiden offenen Follikel der ursprünglichen Mittelaugen. Es ist ganz selbstverständlich, dass bei letzteren die Sehstäbchen dem Gehirnhohlraum und damit dem von oben und seitlich einfallenden Licht zugewendet sein müssen, das Pigment peripher sich ausbreitet, und dass der Nervus opticus sich seiner Hauptsache nach von der ventralen Seite des Gehirns kommend, auf der äusseren Oberfläche des Follikels ausbreiten und seine Endfasern wieder centralwärts an die Retinazellen abgeben muss, die secretorischen Zellen der Retina wurden zu sog. Stützzellen, die zwischen den übrigen zerstreut waren. Die Hauptsache der Sehfunction wird jedoch unter den vorliegenden Verhältnissen den beiden Scheitelaugen zugetheilt gewesen sein, die in Folge dessen zu höherer Entfaltung kamen. Bei rascherer und tieferer Einsenkung der Neuralfurche wurden aber auch sie einander bis zur Berührung genähert und konnten sogar noch etwas in die Einfaltung hineingezogen werden (Fig. 7). Hier sind nun zwei Möglichkeiten gegeben. Entweder konnten die beiden Augenfollikel bei der Berührung in noch offenem Zustand verschmelzen, oder einer davon machte dem anderen Platz und degenerirte früher. Für erstere Möglichkeit können die unpaaren Augen niederer Krebse (Cyclopiden etc.) die Augen von Sagitta etc. als Analogiefälle angeführt werden. Die Annahme einer solchen Verschmelzung hat wohl auch aus allgemeinen Gesichtspuncten nicht allzuviel Widerspruch zu befürchten, da wir z. B. auch Verschmelzungen paariger Riechgruben, Verwachsungen paariger Extremitäten bei Fischen, Verschmelzung paariger Herzanlagen zu einem Schlauche etc. kennen, und im Grossen und Ganzen angenommen werden darf, dass viele unpaare Organe bei bilateral-symmetrischen Thieren durch Vereinigung paariger Anlagen zu Stande kamen. Aus diesen, wie wir annehmen wollen, verschmolzenen „Oberflächenaugen“ wurde das Parietalauge der Vertebraten. Noch heute lässt sich aus den rudimentären Organen dieser Art der Nachweis führen, dass dieselben nach dem Typus eines Annelidenauges gebaut waren, d. h. die hintere Wand der Augenblase, die jetzt noch Pigment führt, war die Retina, die ihre Stäbchen dem Lichte zuwendete, während die vordere eine einfache durchsichtige Zellenlage, ein Theil der sog. Cornea war, die noch ausserdem aus darüberliegendem Bindegewebe und Epidermis bestand.

Sollte sich als richtig herausstellen, dass bei niederen Vertebraten zwei rudimentäre Parietalaugen<sup>1)</sup> vorkommen, wie z. B. von Gaskell für *Ammocoetes* angegeben wird, von denen aber das eine viel weiter rückgebildet ist als das andere, so würde dies an obiger Auffassung nichts ändern, da ja der eine Augenfollikel allmählich, ohne mit dem andern zu verschmelzen, deplacirt und früher rudimentär werden konnte. Die hohe Ausbildung aber, welche das Parietalauge offenbar früher besass und seine bedeutende Grösse erklären sich ungezwungen aus seiner grossen Bedeutung, da die Gehirnaugen doch nicht mehr so recht leistungsfähig waren. Das Parietalauge war vor allem dasjenige Sehorgan, welches die Lichtstrahlen von oben empfing, und für Wasserwirbelthiere von Werth.

Auch in ihm mochten wohl Umänderungen vorgekommen sein, die es vom Annelidenauge allmählich unterschieden und es wird dies wieder mit dem Verschwinden der Cuticularsubstanzen zusammenhängen. Im Inneren der Augenblase wurde allmählich statt Cuticularglaskörper, aus dem eine Linse sich condensiren konnte nur noch eine Gallerte, oder eine eiweisshaltige dünne Flüssigkeit gebildet und es ist sehr wohl möglich, dass die Linse allmählich ersetzt wurde durch eine Verdickung der vorderen Augenwand — ein Umstand, der übrigens schwer nachgewiesen werden dürfte und ausserdem ohne Belang ist für die ganze Anschauung.

Die Gehirnaugen brauchten unterdessen ihre Function nicht einzubüssen und rudimentär zu werden; wir wissen ja, mit welcher Hartnäckigkeit auch ausser Dienst gestellte Organe sich erhalten, und haben ein schönes Beispiel gerade an dem Parietalauge; sie konnten im Gegentheil durch eine kleine Structurveränderung, die im Bereiche geringfügiger Variabilität liegt, wieder sehr wichtig werden und hohe Leistungsfähigkeit erlangen. Bisher kennen wir sie als zwei seitliche runde Blindsäcke der Gehirnblase, deren Wand gleichmässig aus Pigment- und Stäbchenzellen zusammengesetzt ist, mit einem äusseren Ueberzug von Nervenfasern. Ihr Licht erhalten sie von oben und seitlich durch die durchsichtigen Gewebe des Thieres. Wenn nun die Dorsalseite des Thieres pigmentirt wurde, so wurden diese Augen functionslos. Wenn jedoch durch etwas einseitiges Wachsthum der Follikel, oder durch Verschiebung des Pigments mehr nach der dorsalen Seite auch nur ein kleiner Theil der ventralen Stäbchentragenden Augenwand pigmentfrei wurde, so konnte nun von unten und seitlich wieder Licht einfallen, und dies wurde auf der entgegengesetzten Seite absorbirt (cf. Fig. 6 und 7 links); das Licht musste nun freilich die Schicht der Nervenaustrittsstelle durchdringen, und die

1) W. H. Gaskell, l. c. pag. 434 ff. — Ahlborn, Untersuchungen über das Gehirn der *Petromyzonten*; Z. f. w. Z. Bd. 39. — Owsjannikow, Ueber das dritte Auge bei *Petromyzon fluviatilis*; Mém. de l'Acad. Petersbourg vol. 34.

Retinazellen durchsetzen, um zu den Stäbchen zu gelangen; trotzdem konnte ein, wenn auch unklares Bild entstehen, oder doch wieder hell und dunkel unterschieden werden. War das aber erreicht, so war das Auge nach anderer Richtung hin wieder entwicklungsfähig, denn alle Augen sind aus einfachsten Anlagen, die noch geringere Fähigkeit hatten, entstanden. Hier aber waren schon eine grosse Menge hochentwickelter Vorbedingungen gegeben, die gewiss viel schneller ein verbessertes Auge liefern konnten, als wenn nur ganz primitive Anlagen vorhanden gewesen wären.

Hier tauchen nun mehrere Fragen auf, nämlich 1) was konnte die Ursache einer Verlagerung des Pigments nach einer Seite hin sein, 2) darf man eine derartige Verschiebung und ungleichmässige Ausbildung der Augenblase annehmen, und 3) ist es wahrscheinlich, dass von der verkehrten Richtung ins Auge fallende Lichtstrahlen percipirt werden?

Auf die erste Frage wird sich, wie gewöhnlich bei den Ursachen einer Abänderung, kaum eine Antwort geben lassen, denn dieselben sind meist ungemein complicirt, sie wirken selten von Aussen direkt umformend auf das betreffende Organ ein, sondern die Abänderung wird bedingt im Laufe von Generationen aus inneren Ursachen, die im ganzen Organismus begründet sind, abhängig zu guterletzt wohl von äusseren Verhältnissen. Man könnte daran denken, dass das direct das Auge treffende Licht, das durch eine pigmentirte Rückenseite gehindert, jetzt nur noch von unten und seitlich die Augenblase treffen konnte, eine Umordnung bedingt habe. Allein wir wissen so sehr wenig positives in dieser Hinsicht; Licht oder Mangel an Licht erzeugt kaum ohne weiteres Pigment. Wohl aber sind in neuerer Zeit eine Reihe von Beobachtungen gemacht worden, welche zeigen, dass der Zutritt oder die Ausschaltung des Lichts im Auge der Thiere die Gestalt, die Lage, die Ausbreitung der pigmenthaltigen Zellen stark beeinflusst, sowohl bei Vertebraten als bei Arthropoden. Man ist daher vielleicht auch berechtigt in unserem Falle eine directe Wirkung anzunehmen. Im übrigen braucht, wie schon gesagt, die Verschiebung anfangs nur so unbedeutend gewesen zu sein, dass sie im Bereich sog. „zufälliger“ Variation liegt.

Was die zweite Frage anlangt, so glaube ich wohl, dass die Annahme einer Verlagerung des Pigments oder, was auf das nämliche herauskommt, eine ungleichmässige Ausbildung der Augenblase berechtigt ist. Denn wir finden, dass das Wirbeltierauge in jedem einzelnen Fall seiner Entstehung zunächst eine Gehirnausstülpung ist, deren Wand allseitig gleichartig gebaut erscheint; sie ist durchweg mehrschichtig, wie die Wand der Gehirnblase selbst. Erst viel später tritt die Differenzirung ein, indem der dorsal-proximale Theil einschichtig, der ventral-distale Theil stärker geschichtet wird (indem er sich zugleich einsenkt). In jenem tritt Pigment auf, dieser

differenziert sich in die Zellschichten der Hauptmasse der Retina mit den Stäbchen. Es ist zu vermuthen, dass die Ontogenie hier die Phylogenie wiederholt. Anfangs wird freilich die Sonderung in zwei ganz verschiedene Hälften der Augenblase nicht so ausgesprochen gewesen sein; auch die pigmentirte Seite war noch mit Stäbchen versehen, die aber mehr und mehr degenerirten, oder deren Zellen sich verlagerten, so dass zuletzt nur noch die pigmentfreie Seite, die immer grösser wurde, Stäbchenzellen enthielt, die andere nur aus Pigmentzellen bestand.

Ich sprach bisher der Einfachheit halber von der „Retina mit ihren Schichten“, und sehe mich genöthigt, diesen Ausdruck hier genauer zu präcisiren. Sehr häufig, ja bei den höher entwickelten Augen der Anneliden in der Regel, besteht die hintere Augenwand bereits aus mehreren Schichten, nämlich zu innerst aus der einfachen Lage von Sinneszellen mit ihren Stäbchen, zwischen denen nach neueren Beobachtungen noch andere „secretorische“ Zellen (von Grenacher als „Emplemzellen“ p. p. bezeichnet) eingeschaltet sind; nach aussen von dieser Lage findet man dann in mehr oder weniger zahlreichen Schichten die Zellen des peripheren Ganglion opticum, welche einen besonderen Theil der Retina darstellen, sobald das Auge durch einen längeren Nervus opticus vom Oberschlundganglion getrennt ist. Dementsprechend haben wir auch in den Zellen, welche die embryonale Augenblase der Vertebraten zusammensetzen und mehrere Lagen bilden, nur in der innersten Schicht, welche das Lumen auskleidet, die Anlagen der Stäbchenzellen, in den peripheren aber die Homologa der Ganglienzellen des Annelidenauges zu sehen, welche aussen die Augenblase umhüllen. Da nun, wie ich früher schon angedeutet habe, die Wurzeln des späteren Nervus opticus, nach der Gehirnbasis gedrängt wurden, so ist verständlich, dass die ventral-periphere Seite der Augenblasen dichter von diesen Ganglienzellen umlagert wurde, als die dorsale Seite, wodurch wiederum die leichtere Degeneration der letzteren zu einfachen Pigmentzellen, die Beibehaltung der Retinanatur von Seiten der ersteren erklärlich wird. Bei der später erfolgenden Einstülpung der Augenblasen kommt dann die Ganglienhaltige Schicht im fertigen Auge zu innerst zu liegen, und bildet die sog. Körner- und Faserschichten der Retina, die Stäbchenzellen dagegen stossen in einfacher Lage mit ihren Stäbchenenden an die Pigmentschicht. Die Verlagerung des Pigments, d. h. das Freiwerden der Stäbchenzellen von demselben muss trotzdem angenommen werden.

Die Sache ist darum nicht so einfach, wie sie von Carrière<sup>1)</sup> kurz dargestellt wird, welcher das Pigmentepithel der Retina der „inneren Cornea des Schneckenauges“ vergleicht; das könnte man nur dann, wenn die Einstülpung der Augenblase der

1) J. Carrière, Die Sehorgane der Thiere, vergleichend anatomisch dargestellt. 1885.

Wirbelthiere genau gegenüber dem hohlen Augerstiel erfolgen würde, was aber bekanntlich nicht der Fall ist und auch dann müsste eine secundäre Pigmentirung dieser inneren Cornea erfolgt sein und ein Verschwinden des Pigments aus der Retina. Im Uebrigen beabsichtigt Carrière wohl auch nicht mehr, als eine allgemeine Vergleichung und eine Hebung der Schwierigkeit, welche die dem Licht abgewendeten Stäbchen im Vertebratenauge bedingten, indem er nur zeigt, dass sie immerhin der Einstülpungsstelle des Auges zugewendet sind; denn zu Beginn seiner Deduction pag. 49 sagt er ausdrücklich: „wenn man von Homologien zwischen Wirbellosen und Wirbelthiere sprechen dürfte“. Später freilich pag. 51 kommt der Passus: „Man kann somit — — — den percipirenden Theil des Wirbelthierauges als den gleichen Theilen des Cephalopodenauges und dem ganzen Auge der Schnecken homolog bezeichnen.“ Hätte er statt „Cephalopodenauges“ das Wort „Annelidenauges“ gesetzt und den Schluss weggelassen, so wären wir in Bezug auf diesen Punkt in Uebereinstimmung. Denn wie er jetzt das ganze Schneckenauge dem percipirenden Apparat des Wirbelthierauges vergleichen kann, nachdem er wenige Zeilen vorher die „innere Cornea des ersteren dem Pigmentepithel des letzteren gleichwerthig setzt, kann ich nicht verstehen.

Die dritte Frage könnte mit Sicherheit nur experimentell am theilweise freigelegten Augenbulbus entschieden werden, den man vorn abblendete, während man das Licht von hinten oder seitlich auffallen, eventuell am Albinoauge durch eine Glaslinse ein verkleinertes Bild zu Stande kommen liesse, das dann die Sehstäbchen in der Richtung treffen würde, wie es im Anneliden- und Schneckenauge der Fall ist. Allein an Thieren angestellte Experimente dieser Art würden doch immer zweifelhaft bleiben, wegen der Schwierigkeiten, die Reactionen des Thieres richtig zu deuten. A priori scheint es mir allerdings für die Lichtperception ziemlich gleichgültig zu sein, von wo her das Licht die Sehstäbchen trifft. Denn diese sind nicht etwa, wie öfters gesagt wurde, eine Art Cuticularausscheidung der Sehzellen, weder im Vertebraten- noch im Arthropodenauge, sondern sie sind protoplasmatische Theile der Zelle selbst, Sinneshaare, die ganz den Tast-, Geruch-, Geschmacks- und Hörhaaren entsprechen. Sie sind zu einseitiger physiologischer Function metamorphosirtes Protoplasma, gerade wie die Muskelsubstanz einer Zelle auch; diese hat in exquisitem Maasse die Fähigkeit der Contractilität, jene die der specifischen Sensibilität erhalten. Die Zelle, welche eine solche Sinnesdifferenzirung trägt, ist wahrscheinlich ohne dieselbe nicht mehr in einseitiger Weise als Geruchs- oder Hörzelle etc. functionsfähig; der Sinnesfortsatz allein wird durch die verschiedenen Reagentien in ganz bestimmter Weise in eine uns unbekannt Thätigkeit versetzt und diese allein kann in richtig wirkender Weise auf das Protoplasma der Zelle und von da auf die Nervenfasern übertragen werden, nicht aber

eine gleiche Einwirkung auf die Zelle direct. Auf Grund dieser Anschauung halte ich auch die Meinung Patten's<sup>1)</sup> für irrthümlich, nach welcher im Arthropodenaug der Krystallkegel der lichtempfindliche Apparat sein soll, denn die Krystallkegel sind wirklich Cuticularbildungen oder Absonderungsproducte von Zellen, ganz abgesehen davon, dass es Insectenaugen ohne Krystallkegel gibt. Für richtiges und scharfes Sehen wird es freilich von Wichtigkeit sein, dass die Lichtstrahlen die Stäbchen senkrecht treffen, wenn dieselben nicht in ihrer ganzen Länge durch Pigmentscheiden isolirt sind, weil schräg einfallende Strahlen mehrere Stäbchen durchsetzen und in Thätigkeit bringen, wodurch eine Verwischung des Bildes erfolgen muss. Bei vollständiger Isolirung der Stäbchen dagegen könnte es gleichgültig sein, ob die Lichtstrahlen schräg auffallen, wenn sie nur das Ende des Stäbchens treffen. Dies wird z. B. häufig der Fall sein bei den facettirten Augen vieler Insecten, wo nur die im Centrum stehenden Rhabdome geradgestreckt, die lateralen aber oft stark gebogen sind. Es scheint mir hier gar nicht nöthig zu sein anzunehmen, dass das Licht durch totale Reflexion an der Rhabdomoberfläche dennoch durch die ganze Länge des Sehstabes weitergeleitet werde, sondern nur die Erregung pflanzt sich fort, um der Zelle übermittelt zu werden. Auch sehen wir an diesen Augen, sowie bei Spinnen und Scorpionen, dass die Sehstäbchen durchaus nicht dem Ende der Zellen aufsitzen müssen, sondern auch an der Längsseite zur Differenzirung kommen können, so dass ihre Erregung seitlich der betreffenden Zelle mitgetheilt werden wird. Dass die Sehstäbchen nicht unbedingt senkrecht getroffen werden müssen, lehren uns die Stemmata mancher Insecten und Insectenlarven, z. B. von *Acilius*<sup>2)</sup> in denen sich tiefe Retinaeinsenkungen finden, so dass die Stäbchen einander zugeneigt sind, oder das Auge einiger Heteropoden<sup>3)</sup>, wo die Stäbchen auf kammförmigen Erhöhungen vielfach seitlich zusammengeneigt sind.

Es scheint mir auf Grund solcher Ueberlegungen durchaus wahrscheinlich, dass auch bei umgekehrt einfallendem Licht eine Sehempfindung zu Stande kommen kann, und das Pigment des Auges, das im Follikelaug die Stäbchen nicht isolirt, wird bei durchsichtigen Thieren wohl auch die wichtige Aufgabe zu erfüllen haben, von hinten und von den Seiten her das Licht abzuhalten, damit ein klares Bild zur Perception kommen kann.

Zunächst wird selbstverständlich in den „Gehirnaugen“ der Urvertebraten nach erfolgter Dislocirung des Pigments kein klares Bild der umgebenden Gegenstände

1) W. Patten, *Eyes of Molluscs and Arthropods*. Mitth. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 6. 1886.

2) Grenacher, *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden*. Göttingen 1879. — W. Patten, *Studies on the Eyes of Arthropods*. Journ. of Morphology vol. II, 1888.

3) Grenacher, *Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges*. II. Das Auge der Heteropoden, geschildert an *Pterotrachea coronata* Forsk. Abh. der naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. XVII, 1886.

entstanden sein, da die Retina dem Licht eine gewölbte Oberfläche zukehrte und kein Apparat vorhanden war, der die parallelen Lichtstrahlen auf dieselbe convergent machen konnte. Ein solcher trat aber auf als epitheliale Linse, die demnach bei der dargestellten Ableitung des Vertebratenauges die einzige Neubildung ist, soweit die unumgänglich nothwendigen Theile des Auges in Frage kommen.

Mit Bütschli<sup>1)</sup> bin ich der Meinung, dass dieselbe als epitheliale Verdickung in der allmählich schwach geschichteten Epidermis entstand, später sich abspaltete und gegen die Augenblasen in die Tiefe rückte, woraus dann weiterhin die Entstehung durch Einstülpung wurde, wie wir sie jetzt noch finden. Natürlich weiche ich im Uebrigen, wie aus der gegebenen Darstellung ja ersichtlich ist, ganz von Bütschli's Meinung ab, welcher in der ausserhalb des Auges auftretenden Linse die Ursache sieht, dass die vordere Wand der Augenblase zur Retina wurde mit Stäbchen, die dem Licht abgewendet sind. Bütschli selbst betrachtet diesen Umstand in Bezug auf das Pectenauge durchaus nicht für zwingend, indem er hervorhebt, dass trotz dieses Umstandes dennoch auch die hintere Augenwand zur Retina werden konnte, eine Ansicht, die ich Eingangs auch für das Wirbelthierauge vertreten habe. Bütschli ist aber der Meinung, dass bei den Vertebraten die Entfernung der Epidermislinse von der Augenblase ursprünglich so gross gewesen sei, dass das durch sie erzeugte Bild höchstens die vordere Augenwand treffen konnte, und dass daher die Umwandlung derselben zur Retina erfolgt sei. Ich sehe keine Stütze für eine solche Annahme; denn einmal können ja die Urvertebraten kleine Thiere gewesen sein, bei denen die Entfernung von Gehirn und Haut nicht grösser zu sein brauchte, als bei vielen Anneliden; ferner hängt der Ort der Bildprojection doch wesentlich auch von dem Brechungscoefficienten der Linse, und der Verschiedenheit derselben von dem darunterliegenden Gewebe ab. Durch einen kugelförmigen Zellenhaufen von demselben Brechungsvermögen, wie die Umgebung sie besitzt, wird das Licht ungebrochen hindurch gehen. Zudem kennen wir Augen, z. B. bei der Larve von *Acilius*, bei denen eine stark lichtbrechende Cuticularlinse doch recht weit von der Retina entfernt ist; dazwischen liegt allerdings durchsichtiges Zellgewebe, denn sonst würde das Bild kaum die Retina klar erreichen. Nach meiner Darstellung war die Retina in ihrer Hauptstructur, in ihrer Ausdehnung an der Augenblase, in der Stellung ihrer Stäbchen aus ganz anderen Ursachen bereits fertig, die Linse bedingte nur allmählich eine Einstülpung derselben in die pigmentirte Hälfte und dadurch eine wesentliche Verbesserung. Und zwar kam die Linse etwas von unten her, genau entgegen der pigmentfreien mit Stäbchen versehenen Seite der Augenblase; nicht nur diese stülpte sich ein, sondern auch der Stiel der Augenblase, dessen ventrale

1) Bütschli, Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. Heidelberg 1886.

Wand die Nervenfasern enthielt, wurde eingefaltet, so dass durch Verwachsung der Rinnenränder der anfangs hohle, später solide Nervus opticus entstand, umhüllt von der dorsalen dünnen Wand des Augensoteles. In Fig. 7 sieht man bereits, wie auf diese Weise, bei der Annahme einer Verlagerung des Pigments mehr nach der dorsalen Seite der Augenblase gleich von vorn herein die neue optische Axe nicht den Blasenstiel trifft, eine Einrichtung, die als nützlich beibehalten wurde. Fig. 8 zeigt in halb-schematischer Weise die weiteren Umbildungen in zwei verschiedenen Stadien, die sich mit der ontogenetischen Entstehung des jetzigen Wirbelthierauges decken.

Es bleibt nur die eine Schwierigkeit bestehen: aus was die Linse entstand. Sie entwickelte sich natürlich nicht in Abhängigkeit von der Augenblase, sondern sie wurde secundär als brauchbar für das Auge verwendet, weiter ausgebildet und trat mit demselben in Verbindung.

Man wird annehmen müssen, dass in der Haut der Urvertebraten Verdickungen, Warzen, Follikel, Zellenwucherungen mannichfacher Art an den verschiedensten Körperstellen auftraten, wie solche in der Folge zur Entstehung von Drüsen, Hautzähnen, Schuppen etc. Veranlassung gaben. Zwei derselben, welche gerade die richtige Stellung zu den neu erstarkenden und wieder, gewissermassen in umgekehrter Richtung functionirenden Augen hatten, dienten gleichsam gelegentlich dazu, die Lichtstrahlen gegen die Augen hin convergent zu machen. Sie besonders erhielten sich als nützlich, wurden grösser, wölbten sich mehr gegen die Tiefe vor und es ist sehr wohl möglich, dass zuerst die noch nahe dabei zur Ausbildung kommende Augenblase dieser Epidermisverdickung entgegenwuchs und sich einstülpte, so dass das Auge unmittelbar unter der Haut, die Linse aber noch in der Haut lag. Die Loslösung, die Einstülpung und das Einwandern der Linse in die Tiefe war vielleicht erst secundär, in Verbindung mit der Grössenzunahme des Körpers und der dadurch bedingten grösseren Entfernung der jetzt bereits zusammengehörigen verschiedenen Theile des Auges zu Stande gekommen. Indessen kann das auch anders gewesen sein, und es ist auf das Detail der Vorgänge kein besonderes Gewicht zu legen.

Die Hauptsache ist, dass bei der hier vertretenen Anschauung die Augen der Vertebraten nicht als vollständige Neubildungen anzusehen sind, sondern durch Umwandlung aus vorhandenen, bereits hoch differenzirten Sehorganen anderer Thiere, die mit grosser Wahrscheinlichkeit aus anderen Gründen für die Vorfahren gehalten werden können, hergeleitet wurden. Die hohe Entfaltung und bedeutende Grösse, welche die Augen auch bei den niedersten Vertebraten besitzen und bei den frühesten Vertretern derselben, soweit die fossilen Ueberreste dies erkennen lassen, besessen haben, verlangt geradezu die Ableitung aus bereits vorhandenen Organen; denn es ist nicht

zu begreifen, warum innerhalb einer Thiergruppe, in der man hinsichtlich aller anderen Organe, Nervensystem, Skelet, Extremitäten, Urogenitalsystem, Blutgefässsystem etc. die weitgehendsten Verschiedenheiten, sehr einfache und unentwickelte Verhältnisse in allmählicher Steigerung und Complication findet, die Augen mit einem Male, gewissermassen aus Nichts heraus so hochorganisirt auftreten sollten. Bei der geschilderten Umwandlung dagegen wurde relativ wenig Zeit beansprucht, und die Augen konnten recht bald wieder als complicirte, in hohem Grade leistungsfähige Apparate hervortreten und zwar mit all den Mängeln behaftet, welche die Umformung aus einem vorhandenen Organ mit sich bringen mussten, und die sonst kaum begreiflich wären. Es wird dadurch ferner das Parietalauge erklärt, das später rudimentär wurde, nachdem die Seitenaugen alle Dienste leisten konnten, während es vorher zu hervorragender Ausbildung gelangt war; es kommt die Structur desselben als Annelidenauge zur Geltung mit einer Retina, welche die Stäbchen dem Licht zuwendete. Und ausserdem stützt die Möglichkeit, die Vertebratenaugen von Annelidenaugen abzuleiten, die Theorie, von der wir ausgingen. Denn es gibt nach meiner Meinung, ausser den Mollusken, die jedoch nicht in Frage kommen können, keine Thierklasse, mit deren Augen derselbe Versuch durchgeführt werden könnte, wie ich ihn mit den Annelidenaugen gewagt habe. Ich glaube auch nicht, bei diesem Versuch Anforderungen an die Umbildungsfähigkeit des thierischen Körpers und seiner Organe gestellt zu haben, die nicht in gleicher oder ähnlicher Weise auch sonst schon unter allgemeiner Einstimmung gemacht wurden, oder für die sich nicht analoge Fälle finden liessen. Wirkliche Beweise für die Richtigkeit der vorgetragenen Theorie beizubringen, wird allerdings sehr schwer sein; denn was wir jetzt von Thieren kennen, die in Betracht kommen, sind entweder Anneliden, die ihren eignen Entwicklungsgang weiter verfolgt haben, oder Vertebraten, die dem anderen schon längst anheimgefallen waren, bevor sie die ersten fossilen Reste liefern konnten.

Vielleicht möchte man auf die Tunicaten hinweisen, die ja auch ein „Gehirn-auge“ besitzen; über diese Thiergruppe habe ich meine Anschauung bereits oben kurz skizzirt. Möglicherweise aber lässt sich deren Auge zur Stütze meiner Ansicht verwerthen. Ich kann mir nicht denken, wie aus dem unpaaren Auge der Tunicaten die paarigen der Vertebraten abgeleitet werden sollten; denn, wie ich schon erwähnt habe, ist es sehr wahrscheinlich, dass unpaare in der Symmetrieebene liegende Organe vielfach durch Verschmelzung paariger entstanden sind; wiederum eine secundäre Spaltung anzunehmen, ist um so weniger angezeigt, als die Tunicaten eine starke Rückbildung erfahren haben, und das einzige einigermassen progressiv entwickelte Thier dieser Gruppe, der Amphioxus, kein Auge mehr besitzt; denn den Pigmentfleck im Vordertheil

des Nervenrohres, dem weiter nach hinten eine Menge ähnlicher folgen, kann man mit gutem Gewissen wirklich nicht mehr als Auge ansehen.

Aber auch das Parietalauge der Vertebraten kann dem Tunicatenaug nicht entsprechen, denn dieses ist ein nach dem Nervenrohr hin offener Follikel mit lichtbrechenden Körper; wenn Sehstäbchen gut ausgebildet sind, so stehen sie wohl ebenfalls gegen das Gehirnlumen hingerichtet; das Auge, wenn es sehen soll, muss sein Licht von der Ventralseite her empfangen, und kann dies bei der durchsichtigen Körperbeschaffenheit dieser Thiere auch ganz gut. Wollte man nun annehmen, dass dieses Auge sich vom Gehirn abgeschnürt habe, so müsste im Vergleich zum Parietalauge eine totale Umdrehung oder Verlagerung seiner Elemente stattgefunden haben, damit das Licht von oben einfallend direct die Stäbchen treffen konnte. Und selbst wenn man die Möglichkeit hiezu einräumt, so bleiben die Seitenaugen der Wirbelthiere als völlige Neubildungen wiederum übrig.

Anders stellt sich die Sache, wenn man die Tunicaten gleichfalls von Anneliden ableitet, als Thiere, die eine Zeitlang den Entwicklungsgang der Urvertebraten mitgemacht haben, dann sich aber seitlich abzweigten. Was ich über das Zustandekommen des Vertebratengehirns und des Rückenmarks gesagt habe, gilt dann auch für diese Thiere — mutatis mutandis. Hatten die Annelidennerven der Tunicaten etwa nur zwei Augen, so konnten diese an der Verschlussstelle der Rückenmarksrinne nach innen gezogen werden und mit einander verschmelzen zu einem einzigen Augenfollikel, der seine Oeffnung nach innen wendet. Da bei den meisten Tunicaten die Bildung von Cuticularsubstanz, hier wohl besser als Intercellularsubstanz bezeichnet, auf der Körperoberfläche in ausgiebiger Weise erhalten blieb und sogar gesteigert wurde, braucht es nicht zu überraschen, dass auch dieser Augenfollikel noch heute theilweise im Stande ist, Cuticularsubstanz als lichtbrechenden Körper (Glaskörper oder Linse) in seiner Höhlung zu bilden. Es ist dies ein ächtes Annelidenauge, und in Folge der Einfaltung des Rückenmarks mit der Oeffnung nach unten gekehrt.

Soweit ich die Sache augenblicklich beurtheilen kann, wird man kaum erhebliche Einwände gegen die vorgetragene Anschauung machen können, wenn man sich nicht principiell gegen eine Verwandtschaft zwischen Vertebraten und Anneliden erklärt. Wenn ich mich recht erinnere, ist auch schon die Ansicht ausgesprochen worden, dass die Linse des Vertebratenauges dem gesammten Augenfollikel der Anneliden entspreche, die Retina dagegen mit ihrer Pigmentschicht eine Neubildung sei; ich kann jedoch die Quelle dieser Auffassung nicht ausfindig machen<sup>1)</sup>. Eine solche Annahme stösst

1) Auf die Anschauung Dohrn's (Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, X, zur Phylogenie des Wirbelthierauges, Mitth. zool. Station, Neapel, Bd. 6) kann ich hier nicht eingehen, zumal daselbst hauptsächlich die Hilfsapparate des Auges in Frage kommen.

jedoch auf keine geringeren Schwierigkeiten, als die Meinung, dass das ganze Vertebra-tenauge mit allen seinen Theilen neu aufgetreten sei. Denn nicht nur, dass in diesem Falle der wesentlichste Theil des Sehorgans, der optische Apparat, spontan auf dem ungewöhnlichen Wege aus dem Centralnervensystem allein aufgetaucht sein müsste, wogegen ich schon oben Gründe angeführt habe, man müsste auch eine totale Umformung eines hochentwickelten Auges, eine weitgehende Degeneration und Benützung dieses rudimentären Gebildes zu ganz anderer Leistung, als rein dioptrischen Apparat annehmen. Eine Continuität in der Function der Augen bei den Uebergangsformen wäre gänzlich ausgeschlossen: die Annelidenaugen, brauchbare Organe, wären ohne Veranlassung degenerirt, während sich ebenfalls ohne Veranlassung aus dem Gehirn etwas Neues entwickelt hätte, das noch lange nicht brauchbar und leistungsfähig war.

Ein Einwand kann gemacht werden gegen meine Darstellung von der Entstehung des Parietalauges; dies entsteht in seinem jetzigen rudimentären Zustand, so viel wir wissen, aus einer dorsalen Ausstülpung des Gehirns, aus dessen peripherem Ende sich das Auge abschnürt, während man nach meiner Auffassung vielleicht erwarten könnte, dass es an der Verschlussstelle des Rückenmarkrohres durch Einstülpung der äusseren Haut zu Stande kommen müsse und nur durch einen hohlen oder soliden Strang seinen Zusammenhang mit dem Gehirn wahren sollte. Erstens kann hiegegen erwidert werden, dass wir es eben jetzt mit einem stark reducirten Gebilde zu thun haben, das auch in seiner ersten Anlage nicht mehr in früherer Weise aufzutreten braucht. Wenn sich das Parietalaug bei seiner allmählichen Degeneration im Auftreten gewissermassen verspätet, oder der Verschluss des Gehirns rascher erfolgt, so bleibt, wenn es überhaupt noch angelegt werden soll, gar kein anderer Modus übrig, als der durch secundäre Ausstülpung aus der Gehirnblase. Das kann und wird sogar schon der Fall gewesen sein, als das Parietalaug noch hoch entwickelt war und functionirte, wobei nur wenig in Betracht kommt, ob es aus zwei Anlagen ursprünglich verschmolzen war, oder ob eines der Annelidenaugen von vorn herein degenerirte. Die Elemente für dieses Sinnesorgan lagen zuletzt an der Verschlussstelle der Rückenmarksfurche, und bildeten einen Theil des Nervenrohrs<sup>1)</sup>. Wenn dessen Trennung von der Epidermis langsam vor sich ging, hatten die betreffenden Zellen Zeit, einen besonderen Follikel zu bilden, der sich nach oben abschloss, und unter der Haut liegen blieb; ging dagegen jener Process schneller vor sich, so musste sich der betreffende Gehirntheil zu einem hohlen Stiel ausziehen, damit sein peripheres Ende, an dem die Follikelbildung stattfand, in der Nähe der Haut blieb. Daraus aber ergibt sich das jetzige Verhalten ohne Schwierigkeit. Leichter allerdings wäre dieser Vorgang zu verstehen wenn sich nach-

1) cf. Beard, Morphological Studies. I. Quart. Journ. Micr. Sc. 29.

weisen liesse, dass das Parietalauge wirklich aus zwei Anlagen verschmolzen wäre, wie das in Fig. 7 und 8 angenommen ist. Hier würde sich das Ausziehen des Gehirns zu einem hohlen dorsalen Fortsatz, seine Ausweitung zu einer Blase und deren Abschnürung von selbst ergeben.

Zum Schluss möchte ich noch aussprechen, dass meiner Meinung nach auf der gegebenen Grundlage auch die Ableitung anderer Sinnesorgane, z. B. der Geruchsorgane und der Gehörapparate keine grossen Schwierigkeiten machen dürfte. Wenn auch bei den jetzigen Anneliden Gehörbläschen nicht häufig sind, und dazu meist noch in der Einzahl vorkommen, und wenn auch vielfach die „Kopfgruben“ in der dorsalen Mittellinie secundär vereinigt sind, so braucht das doch nicht bei allen Anneliden früherer Zeiten so gewesen zu sein, und auch heute noch finden wir paarige Organe dieser Functionen, wenn auch nicht bei Anneliden, welche Vertebratenahnen liefern könnten. Die Hauptbedeutung dieser Auffassung liegt, wenn sie sich bewähren sollte, darin, dass eine Continuität nicht nur in der Thierreihe, sondern in einer Reihe von Organen hergestellt werden könnte, die bisher einer directen Ableitung widerstrebten.



## Tafelerklärung.

Schematische Darstellung der Umwandlung des Nervensystems und der Augen der Anneliden in die entsprechenden Organe der Wirbelthiere.

- Fig. 1. Schematischer Querschnitt durch das Vorderende eines Anneliden, mit Schlundring, bestehend aus oberem Schlundganglion mit vier Augen, Commissuren und unterem Schlundganglion.
- Fig. 2. Schematische Darstellung der embryonalen Anlagen dieser Theile: dorsal median die Scheitelplatte, seitlich davon die Sinnesplatten mit den Augenfollikeln, ventral Anlage des Bauchmarks.
- Fig. 3. Herabrücken der Sinnesplatten gegen das Bauchmark, dorsal nach die „Scheitelplatte“.
- Fig. 4. Umkehrung eines solchen Stadiums auf die Rückenseite: dorsal Bauchmark mit den Sinnesplatten — jetzt Gehirn —; die Scheitelplatte ist verschwunden.
- Fig. 5. Anlage des Centralnervensystems durch Einstülpung, Hineinziehen der medianen Augenanlagen.
- Fig. 6. Ausgebildeter Zustand eines solchen hypothetischen Urvertebraten mit zwei Annelidenaugen und zwei Gehirnaugen. In letzteren Beginn der Verlagerung des Pigments auf die Dorsalseite. Die Pfeile geben die Richtung des einfallenden, von den Augen percipirten Lichts an.
- Fig. 7. Weiter fortgeschrittenes Stadium im Embryonalzustand; auch die beiden Annelidenaugen werden in die Gehirneinstülpung hineingezogen; für die Gehirnaugen sind epitheliale Linsen als Wucherungen der Epidermis aufgetreten.
- Fig. 8. Weiteres Stadium; das Parietalauge ist durch Vereinigung der beiden Annelidenaugen entstanden, gebaut nach dem Typus eines solchen; die Gehirnaugen zeigen zwei verschiedene Stadien der höheren Ausbildung, entsprechend der ontogenetischen Entstehung der jetzigen Augen der Wirbelthiere; rechts niedrigeres, links höheres Stadium.
-

KENNEL

Fig. I.

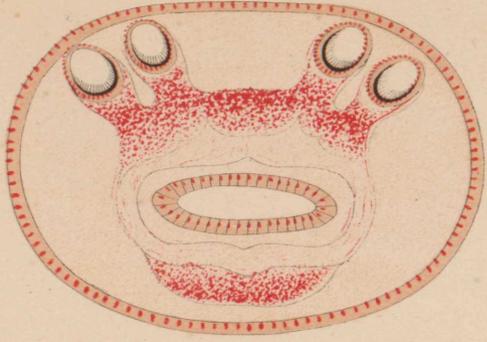


Fig. II.

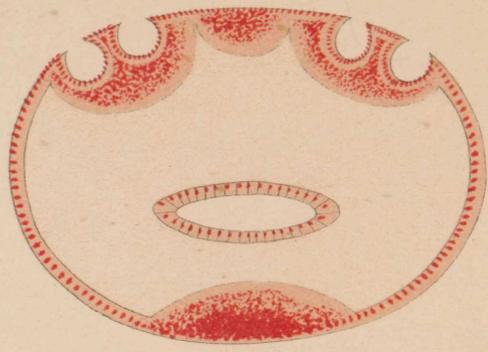


Fig. III.

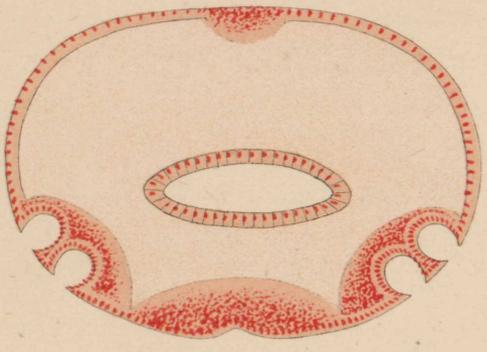


Fig. IV.

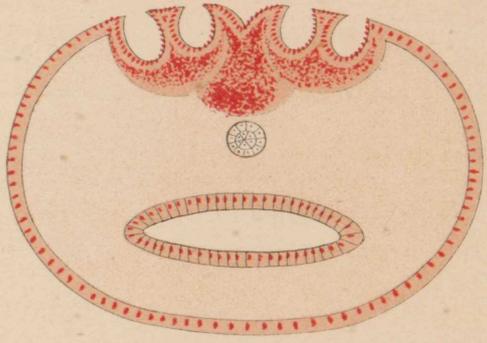


Fig. V.

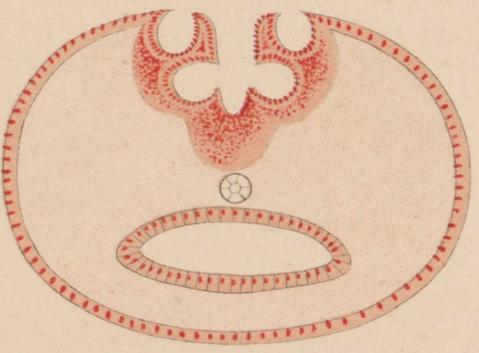


Fig. VI.

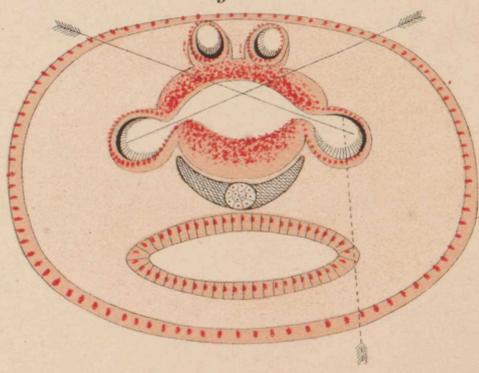


Fig. VII.

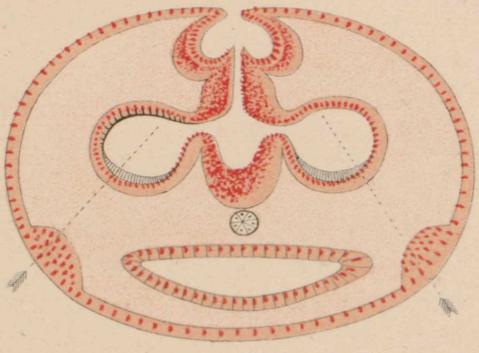


Fig. VIII.

