

SLOVENSKA AKADEMIJA ZNANOSTI IN UMETNOSTI V LJUBLJANI
MATEMATIČNO-PRIRODOSLOVNI RAZRED

DEL A

3

JOVAN HADŽI

TURBELARIJSKA TEORIJA KNIDARIJEV

FILOGENIJA KNIDARIJEV IN NJIH POLOŽAJ V ŽIVALSKEM SISTEMU



LJUBLJANA
1944

TURBELARIJSKA TEORIJA
KNIDARIJEV

SLOVENSKA AKADEMIJA ZNANOSTI IN UMETNOSTI V LJUBLJANI
MATEMATIČNO-PIRODOSLOVNI RAZRED

DEL A

3

J O V A N H A D Z I

TURBELARIJSKA TEORIJA KNIDARIJEV

FILOGENIJA KNIDARIJEV IN NJIH POLOŽAJ V ŽIVALSKEM SISTEMU



LJUBLJANA

1944

DELO JE BILO SPREJETO NA SEJI DNE 5. APRILA 1944.

VERLAG DER SLOWENISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND KÜNSTE
IN LAIBACH — DRUCKEREI MERKUR A.-G., LAIBACH (VERANTW. O. MIHALEK)
ZALOŽILA SLOVENSKA AKADEMIJA ZNANOSTI IN UMETNOSTI V LJUBLJANI
NATISNILA TISKARNA MERKUR D. D. V LJUBLJANI (PREDSTAVNIK O. MIHALEK)

1. Uvod

Blizu 40 let se pečam poleg drugega s proučevanjem knidarijev (polipomeduz), primerjajoč njihovo zgradbo, razvoj in način življenja s sorodnimi tipi, združenimi v kolo ali koleno mešincev (Coelenterata). Ker sem predvsem morfolog in stojim na temelju descendenčne teorije, sem čisto naravno stremel za tem, da kot končni rezultat vsega prizadevanja in primerjave ustvarim najbolj verjetno sliko filogenetskih odnosov knidarijev in s tem obenem določim pravilni ali naravni položaj te skupine v naravnem sistemu živalstva, kar se grafično da najbolje ponazoriti v obliki rodoslovnega drevesa. Prišel sem po tej poti do povsem nove konceptije in menim, da so knidariji turbelarskega izvora in se torej morajo popolnoma in definitivno ločiti od svojih dosedanjih družic v sistemu spužev in ktenofor, s katerimi so bili od časov Leuckarta (1859) združeni v kolenu (phylum) Coelenterata. Obstoja vendar precejšna razlika v razmerju Cnidaria—Spongiaria in Cnidaria—Ctenophora. Medtem ko so spužve knidarijem popolnoma tuja skupina — ločimo jih kot Parazoa od vseh ostalih metazoov (Eumetazoa) — izvajamo mi (Hadži 48, 49) ktenofore tudi iz turbelarijev; vendar je njih izhodišče popolnoma samosvoje (planktonske ličinke polikladnih turbelarijev) in so se odcepile od močnega stebila turbelarijev prav gotovo ob različnem geološkem času, verjetno mlajšem, kakor pa knidariji. Ko govorimo o turbelarijih kot izhodiščnih oblikah za knidarije, je treba seveda imeti pred očmi pradavne prednike ali ascendente njih današnjih pod-

tipov, torej nekake praturbelarije, ki pa so vendar že imeli osnovno tipično zgradbo pravih rabdocelnih turbelarijev.

Kot nujna in nepričakovana posledica turbelarijske teorije knidarijev se je pokazala potreba radikalne spremembe v naših dosedanjih naziranjih o medsebojnem sorodstvenem razmerju med tremi podtipi knidarijev in s tem o vrstnem redu njih razredov v sistemu. Namesto vrstnega reda: Hydrozoa—Scyphozoa—Anthozoa moramo postaviti ravno obratnega: Anthozoa—Scyphozoa—Hydrozoa, ker smo se prepričali, da stoji antozojski podtip knidarijev filogenetsko najbližje praknidarijem in s tem tudi praturbelarijem.

Ako se sme govoriti n. pr. o meduzomni teoriji (F. Moser, 88), po kateri se izvajajo vsi podtipi knidarijev iz planktonskega »meduzoma« kot prvotne praoblike in se s tem skuša pojasniti le razvoj vseh podtipov knidarijev, ali o ktenoforski teoriji turbelarijev (Lang-Wilchelmi), potem bodi dovoljeno imenovati našo novo koncepcijo turbelarijsko teorijo, ker ne gre po mojih mislih le za neko pomožno hipotezo z zgolj hevristično vrednostjo, temveč za bolj kompleksno in dobro utemeljeno splošno koncepcijo, ki nam omogoča povezati množico doslej ločenih dejstev v jasno in pregledno celoto.

Pri izgraditvi svoje turbelarijske teorije knidarijev se ne oziram le na komparativno morfologijo, všteti sem seveda tudi ontogenijo, temveč upoštevam kar moči tudi ekološke momente (razmere in način življenja), ki jih imam za zelo važen činitelj evlucijskega procesa. Sicer pa stojim glede splošnega poteka evolucije trdno na stališču moderne genetike.

Preden se lotim predmeta samega, se mi zdi potrebno opravičiti svoj postopek, t. j. postavljanje teorije o filogenetskem izvoru nekega živalskega tipa sploh, kajti glede koristnosti takega dela najdemo neko skepso ne le v litera-

turi polpreteklega časa (n. pr. pri Delageu), temveč tudi najnovejšega časa. Ugledni biologi se včasih izražajo rezervirano, drugi pa naravnost odbijajo vsak poskus filogenetskega izvajanja, češ da že iz načelnih metodskih razlogov na osnovi same primerjalne morfologije ni mogoče priti do jasnega rezultata. Vsak napor, vložen v takšno podjetje, bi torej bil brezciljen. Zlasti bi to veljalo za izvajanja tipov, katerih prva diferenciacija sega v geološke čase, iz katerih nam niso ohranjeni nobeni fosilni ostanki, torej nimamo nobenih prič. Takšne in njim podobne argumentacije, pomisleke ali celo odklanjanja filogenetskih konstrukcij in s tem načrtov rodoslovnih dreves imam za neupravičene, kakor sem že poudaril o priliki razpravljanja o pojmovanju cevnikov (sifonofor). Ako dodobra, metodsko pravilno, intenzivno in ekstenzivno izkoristimo, kar nam vedno v večji meri nudi komparativna morfologija (vštevši seveda tudi embriologijo), in če upoštevamo druge panoge biologije (predvsem ekologijo pa zoogeografijo, v posebnih primerih celo eksperimentalno morfologijo z genetiko), pri čemer se obeta v bližnji bodočnosti kot dober regulativ in preizkuševalka še biokemična metoda (n. pr. serologija), potem lahko dosežemo s previdnimi zaključki upoštevanja vredne rezultate, ki imajo sicer manjšo ali večjo verjetnost, ki pa nam vendar naprej pomagajo. K temu našemu prizadevanju nas zlasti vzpodbuja dejstvo, da se ravno v novejših časih kaže očiten napredek na tem področju, kar je gotovo v vzročni zvezi s precejšnjim napredkom našega realnega znanja. Nič ne de, da se pri obravnavanju problema sorodniških odnosov nekega živalskega tipa spočetka pojavijo različna mnenja ali teze. Postopoma se njih število hkrati z napredkom pozitivnega znanja (z najdbami novih dejstev, novih oblik, z izboljšano kombinacijo že od prej znanih dejstev, z uporabo novih

metod raziskovanja) zmanjšuje in specialisti se vedno bolj zedinjujejo na eno samo teorijo, najbolj verjetno, najbolj utemeljeno. Zgrešeno je ironizirati tako resno znanstveno prizadevanje s tem, da se govori kar o špekulacijah (n. pr. Reisinger, 95, v poglavju o amernih črvih) ali pa kakor da gre zgolj za čisto osebno naziranje, ki da je odvisno od slučajnega interesa specialista (t. j. preokupacije).

Pričujoče delo je četrto v vrsti del, v katerih obravnavam s teoretičnega stališča sorodstvene in s tem v zvezi sistemske odnose med skupinami niže organiziranih metazoov, ki so po navadi združeni v veliki skupini ali kolenu Coelenterata. Najprej sem obravnaval tip spužve (Spongiaria) in sem na osnovi lastnih raziskavanj in študija literature prišel do zaključka, da so spužve povsem svojevrsten živalski tip in da nimajo nič opraviti z ostalimi tipi celenteratov (Hadži, 46). Kot nujna komparativno morfološka posledica tega stališča se je pokazala potreba po posebnem imenovanju telesnih slojev pri spužvah (pinakoderm in hoanoderm), sistemska posledica pa je zahtevala izločitev spongiarij ne le iz skupine Coelenterata, marveč iz še višje kategorije Eumetazoa, in sicer pod Sollasovim nazivom Parazoa (Hadži, 49). Ker niti poznejši razvoj našega znanja o spužvah ni dal povoda, da bi od svojega stališča odstopil, ni treba, da bi se v pričujoči razpravi sploh oziral na spužve.

Drugo moje delo (Hadži, 48, 49) je bilo posvečeno vprašanju rebrašev (Ctenophora), ki je delalo specialistom velike preglavice. Pokazal sem, da nimajo ktenofori genetsko prav nič opraviti ne s knidariji in ne s spužvami, da je torej njih vezanje s tema dvema skupinama v višjo sistemsko enoto Coelenterata brez stvarne podlage. Po mojem naziranju gre za majhno in slepo vejo, ki se je oddelila svoj čas od polikladnih turbelarijev na ta način,

da so nekatere njihove ličinke, živeče v morskem planktonu, postale neotenične, t. j. da so že v planktonu dosegle spolno zrelost, opustivši metamorfozo ob prehodu v bentos v odraslega poliklada, in so se od takrat naprej razvijale samostojno in dosegle zanje tako karakteristično, drugače nerazumljivo disimetrijo kot inačico bilateralne simetrije. Tretjakov (104) je sicer sprejel mojo tezo o neoteničnem značaju ktenofor, vendar po njegovem ne gre za ličinko turbelarijev, temveč hidromeduz; tega nikakor ne moremo sprejeti, ko je meduza že planktonski organizem s popolno radialno simetrijo, razen tega ostane poleg drugega (n. pr. temenski čutni organ ktenoforov) popolnoma neobjasnjena dvojna simetrija ktenoforov. Medtem ko je Krumbach (75), oficialni obdelovalec ktenoforov v velikem priročniku zoologije pod vodstvom Kükenthala, v vprašanju izvajanja ktenoforov ostal rezerviran, omejujoč se na poudarjanje bližje zveze med ktenoforami in turbelariji, ne da bi sploh omenil mojo tezo, sta Reisinger in Bresslau v istem delu, obravnavajoč turbelarne črve, pritrdilno navedla moje mnenje enako kakor Korschelt (70, str. 220) v znamenitem učbeniku primerjalne embriologije. Kar je pozneje novega objavljeno na področju morfologije ktenoforov in turbelarijev, govori vse v prid moji tezi; nobeno dejstvo ji ne nasprotuje. Glede mišljenja Tretjakova, da je glavna ovira za sprejem moje teze v tem, da ktenofori nimajo protonefridijev, turbelariji pa jih imajo, se bom ob drugi priložnosti izjavil. Začasno naj zadostuje pripomba, da niti majhni in primitivni turbelariji nimajo protonefridijev, še manj njih ličinke in da protonefridiji nimajo tistega pomena za morske živali kot za presnovodne (emunktorijska funkcija nefridijev), ker se vrši sama ekskrecija v ožjem pomenu besede tudi mimo samih nefridialnih organov. — Kakor spužve tako tudi ktenofore torej ne pridejo v poštev pri obravnavi filogenije knidarijev.

Moje tretje delo se omejuje na sifonofore, pododdelek hidrozoov, in nima s pričujočo tezo ožje zveze.

S tem da se je skupina Coelenterata utesnila na same knidarije, je prav za prav postala odveč in bi jo formalno lahko ohranili le še kot izraz za neko nasprotje vseh ostalih evmetazojev, le kot pojem za sicer raznorodne živalske tipe, ki pa imajo gradbene načrte približno na isti stopnji komplikacije. Formiranje take skupine kot sistemske kategorije pa nasprotuje zahtevam po naravnem, genealoškem sistemu, ki naj ponazori naše znanje o dejanskih sorodstvenih odnošajih različnih skupin.

2. Metodološke pripombe

a) Komparativno anatomska in paleontološka metoda.

V zvezi z že uvodoma omenjeno skepsjo in podcenjevanjem filogenetskih konstrukcij, ki ju tako pogostoma srečamo v literaturi, se mi zdi potrebno objasniti svoje gledanje na vprašanje realne vrednosti te vrste znanstvenega prizadevanja morfologa in sistematika. Gre za vprašanje zadostno utemeljene znanstvene metode in stopnje verjetnosti sklepov, do katerih lahko pridemo. Direktno opazovanje ali sklicevanje na priče je izključeno, saj gre za dogodke, ki so se vršili v zelo davni geološki preteklosti. Edine resnične priče bi lahko bili fosilni ostanki. Vendar tudi v tem ugodnem primeru, če razpolagamo s fosilnimi ostanki, jih je treba na osnovi primerjalne morfologije pravilno interpretirati.

Naša naloga je: filogenetsko izvajanje knidarijev iz še starejšega živalskega gradbenega tipa. Ta tip imenujem praturbelarski, ker so se v teku eonov od časa, ko so se od njega enkrat ločili ali odcepili knidariji, z njimi paralelno razvijali turbelarski črvi, razpadajoč v različne podtipe, kakor so se tudi sami knidariji razcepili v več razvojnih linij ali vej in dosegli sedanjo dobo v treh glavnih gradbenih podtipih, ki jih ločimo danes v tri razrede: Hydrozoa, Scyphozoa in Anthozoa (splošno udomaćena zapovrstnost razredov po rastoči stopnji komplikacije zgradbe polipnih oblik). Nekatere druge razvojne veje niso dosegle recentnih časov; te so usahnile že prej, v geološki preteklosti (izumrli tipi).

Medtem ko predstavljajo po tem naziranju knidariji neko stransko in slepo razvojno pot ali linijo in torej niso dali izhodišča za noben nov gradbeni plan, je s turbelariji vse drugače. Vrtinčarji tvorijo glavno steblo razvojnega

drevesa in so se bogato razvejali ter dali poleg različnih turbelarijskih podtipov izhodišče za veliko število različnih novih tipov živali, bodisi progresivno ali pa tudi regresivno razvitih. Ne ozirajoč se na eventualno že izumrle tipe, bi se iz turbelarijev imeli razviti: *Ctenophora* (geološko morda bolj pozno, in sicer iz polikladov), oba parazitska tipa *Trematodes* in *Cestodes*, *Nemertina*, *Gastrotricha* (po Reisingerju), zelo verjetno, neposredno ali posredno *Mollusca* in vsi številni tipi nečlenjenih črvov (*Amera*) in končno členjenih (*Polymera*); iz slednjih pa po posredovanju pičločlenjenih (*Oligomera*) vsi *Deuterostomia* z vertebrati vred, preko členjenih črvov pa členonožci (*Arthropoda*). Torej so po tej tezi imeli predniki današnjih turbelarijev izredno važno vlogo v filogenetskem razvoju živalstva.

Razhajališče ali čas odcepiteve knidarijske veje od glavnega stebila evmetazoov na stopnji praturbelarijev sega tako daleč nazaj v geološko pradobo, da nikakor ni pričakovati najdbe fosilnih ostankov teh prabitij; tem manj, ker je njih organizacija in stanje konzistence njih teles, kakor nujno sklepamo, bilo takšno, da sploh niso bili ugodni za fosilizacijo. Niso imeli ne trdnjše ovojne ali pokožice (kutikule) ne zunanjskega skeleta, še manj pa notranjega. Slučaj konularij in graptolitov nas poučuje, da niti zunanji skelet ne nudi vedno varne podlage za presojo gradbenega plana samega živega telesa in s tem za določitev sistemske pripadnosti. S tem dejstvom odpade seveda važen in koristen pripomoček pri konstrukcijskem delu, položaj pa le ni postal brezupen.

Akoravno ne moremo od paleontologije pričakovati direktnih argumentov v prid naši tezi, vendar ni brez vrednosti, da naše sedanje paleontološko znanje ne govori proti naši tezi, celo sklicujemo se lahko na nekatera dejstva, ki kot indiciji govore njej v prid. Predvsem moram opozoriti, da so se nesporni ostanki knidarijev ohranili iz spodnjega silura, najstarejše plasti, in da so pripadali antozoom (*Tetracoralla*), dalje, da so se zanesljivi hidrozoji ohranili šele iz zgornjega trijasa (neke negotove, kampanularijam podobne oblike že iz silura). Meduze, ne da bi bila možna

njih podrobna opredelitev, so znane iz spodnjega kambrija; iz spodnjega kambrija so opisane t. i. konularije, ki jih ima Kiderlen (68) za skifozoa (vendar obstoje tudi druga mnenja). Po drugi strani imamo odtise mehkih delov hetognatov, inartik. brahiopodov in anelidov iz srednjega kambrija. Od časa odcepitve praknidarij od praturbelarijev do trenutka, ko so se iz amernih črvov mogli razviti tako specializirani črvi, kakor so anelidi in oligomerni brahiopodi, je moralo miniti zelo veliko časa. Nujno sledi, da sega izhodišče (start) knidarijske razvojne linije daleč nazaj v prekambrijske čase, verjetno v archaicum, zato nikoli ne bomo dobili fosilij, prikladnih za determinacijo (sledovi artropodov izvirajo baje že iz archaeozoikuma).

Velikanske, resnično odločilne važnosti za nas je dejstvo, da se progresivni razvoj živalstva v celoti ni vršil enakomerno in splošno v vseh razvojnih linijah tako, da bi se organizacija stopnjema komplicirala; to velja za vse tipe kakor tudi za vse organske sisteme in organe slehernega gradbenega tipa. Ko bi se bil razvoj vršil tako enakomerno in splošno, bi danes živeli le visoko razviti, zelo diferencirani tipi; primitivnejši in povsem primitivni pa bi bili le v fosilnem stanju, v kolikor so sploh bili sposobni fosilizacije. K sreči imamo tudi med recentnimi živalmi nesporno preprosteje razvite, tako imenovane »nižje« tipe, ki so sicer lahko opremljeni z zelo diferenciranimi morfološkimi znaki različne stopnje citološke (knide!), histološke ali organske, kar je v zvezi s prilagoditvijo posebnim življenjskim razmeram (ekološki moment). Pri presoji, kaj je smatrati za prvotno ali primarno primitivno ali enostavno (nižje organizirano), kaj pa drugotno, sekundarno poenostavljenje, je treba precej previdnosti in razsodnosti. Pri evoluciji nimamo opravlka le s progresijo ali stazo (vztrajanjem na enkrat doseženi razvojni splošni stopnji), marveč tudi z regresijo, involucijo ali retrogradnim razvojem od višje k nižji stopnji organizacije. Primeri gotovega nazadnega razvoja niso redki in jih lahko z gotovostjo ugotovimo takrat, kadar gre za visoko organizirane tipe s kompliciranim ontogenetskim razvojem, v čigar poteku se doseže organizatorična stopnja, ki je višja od končne; kot zgled naj služijo

parazitski ciripedni raki in ascidije; v drugih primerih ugotovitev ni tako lahka. Oba omenjena primera nam obenem odkrivata, katera sta glavna dva činitelja (vzroka) pri pojavu regresivnega razvoja: sta to ekološka faktorja, enkrat parazitizem, predvsem endoparazitizem, in v drugem primeru sesilnost ali priraščenost na podlagi.

H kategoriji regresivnega razvoja prištevamo lahko še primere t. i. neotenije, pojava, ki ga na splošno premalo upoštevajo, ima pa precejšno vlogo v razvoju živalstva. Ontogenetski razvoj se v primeru neotenije ne vrši do konca, marveč doseže že larva kot taka spolno zrelost. Tako s skrajšanjem same ontogeneze pride do zgube najvišjih stopenj progresivnega razvoja in žival ostane na nižji stopnji, kar pa ne pomeni, da ne bi mogla v bodočnosti nadaljevati progresivnega razvoja, seveda v drugi smeri. Tudi neotenija je v zvezi s spremembo v načinu življenja in sicer zbog različnega načina življenja ličinke — ontogenetske stopnje — in odrasle živali. V primeru neotenije prevlada pač način življenja ličinke (n. pr. planktonski nasproti bentonskemu za odraslo žival).

Ob regresivnem razvoju gredo lahko v izgubo ne le specialne diferenciacije, ki so v neposredni zvezi z načinom življenja, marveč se lahko celo zniža organizacijska stopnja v prav znatni meri (prim. primere parazitskih rakov).

Sedaj pa nastane vprašanje, na kakšen način je mogoče ugotoviti za neko živalsko skupino ali vrsto, ali je sedanje nižje organizacijsko stanje prvotno, ali pa je posledica sekundarne degradacije, poenostavitve. V nekaterih primerih je presoja zelo lahka in prav zanesljiva na podlagi primerjalne ontogenije (parazitski raki, ascidije). V teh slučajih svobodno živeča ontogenetska stanja (ličinke v planktonu) ravno v zvezi z načinom življenja, ki je bližje primarnemu, dosežejo višjo organizatorično stopnjo v progresivnem oddelku ontogeneze in dajo spoznati resnične sorodstvene odnose sicer poenostavljene odrasle oblike. Seveda je tudi v regresivnem delu razvoja, kar velja tako za ontogenezo kakor tudi za filogenezo, lahko tudi nekaj delnega progresivnega razvoja; gre za adaptacijske znake specifičnega ali generičnega značaja.

Težja in manj zanesljiva je presoja v primerih, ko nam ontogeneza ne nudi tako jasne slike preobrata progresivnega v regresivni razvoj, kakor je to redno pri neoteniji, zlasti če se je filogenetski razvoj naknadno nadaljeval v progresivni smeri n. pr. pri ktenoforah in pa pri prehodu k sesilnemu načinu življenja, če stoji probandni tip sploh na nižji organizatorični stopnji (ravno pri knidarijih). V takšnih primerih nas bo previdna in kritična uporaba primerjalne morfologije odraslih in ontogenetskih stanj na najširši podlagi ob izdatnem upoštevanju ekoloških in etoloških razmer primerjanih tipov obvarovala napačne presoje značaja primitivnih znakov. Na osnovi genetike je postala razumljiva mešanica primitivnih in zelo diferenciranih znakov pri istem živalskem tipu, in sicer na osnovi dejstva velike neodvisnosti in kombinacijske zmožnosti znakov, samo ako je zadoščeno harmonični povezanosti življenja zmožne celote.

Zelo važno je, da ne obstoje samo fosilne zvezne ali prehodne oblike med tipi, ki so v recentni dobi ostro ločeni med seboj (»missing link«), kakor se je nekoč mislilo, tako da so paleontologi z veliko vnemo za njimi stikali. Take prehodne tipe je, v srečnih slučajih seveda, najti med recentnimi živalmi; saj ni bilo treba, da bi morali vsi brez izjeme kmalu izginiti kot nekakšna nepopolna, življenja nesposobna bitja. Samo po sebi je umevno, da bodo prehodni ali mešani (kombinirani) vmesni tipi tako med fosilijami kakor tudi med recentnimi živalmi bolj redki. Računati moramo tudi s tem, da ni vedno lahko spoznati vmesni značaj neke vrste, ker je proband lahko bližji ali pa bolj oddaljen od izhodišča divergentnega razvoja, starejši (filogenetski) ali mlajši, višje ali nižje organizacijske stopnje. Omenimo naj le en sam primer. Med amernimi črvi so se do pred kratkim zdeli *Gastrotricha* popolnoma izolirana grupa in so jo nekateri izvrstni poznavalci (n. pr. Remane) spravljali v genetsko zvezo z Archiannelidi. Po Reisingerju pa je recentni *Prorhynchopsis* most med *Turbellaria* in *Gastrotricha* in je še, komaj še, bolj rhabdocoelni turbelarij kot gastrotrih. In ravno iz novejših časov moremo registrirati nekaj pomembnih primerov odkritja živali z značajem mostnih, prehodnih ali vmesnih tipov, t. j. takšnih, ki združujejo ali

kombinirajo glavne znake, tipične za dva ali celo za več mlajših tipov; zato jim lahko pravimo tudi, da so mešani tipi. En primer se nanaša na planktonsko larvo, opisano pod imenom *Planctosphaera pelagica* Spengel; je sicer zelo podobna že od Johanna Mullerja opisani tornariji, ličinki enteropneustov. Po merodajnem mnenju van der Horsta (63) pripada ta larva, žal, še neznani odrasli živali, katera, sodeč po znakih že izraženih na ličinki, združuje znake enteropneustov in hordonijskih. Drug primer je najdba vrste *Lamellisabella zachsi* Ušakov, ki jo ima Johansson (66) za predstavnika novega tipa oligomernih črvov Pogonofora in ki vsebuje v svoji zgradbi hkrati znake foronidov, pterobranhijskih in helmintomorfov. Oba slučaja nam torej tudi brez najdbe kakega novega fosilnega »missing link-a« pomagata premostiti doslej zevajoči jezik med oligomeri in hordonijskimi. Končno moremo tudi od bolj temeljite in popolne morfološke analize že znanih vrst in njih ontogenij pričakovati odkritja še neznanih kombinacij znakov živalskih tipov, ki so bili do sedaj navidezno popolnoma disparatni.

Končno tudi v primerih, ko nimamo na razpolago ne fosilnih ne recentnih vmesnih ali mešanih oblik, ni položaj filogenetika obupen, le stopnja zanesljivosti zaključkov je zmanjšana, število možnih dokazov ali indicijev omejeno. Intenzivna in natančna primerjava nam še vedno nudi dovolj možnosti, da ugotovimo diferencialno diagnostično več ali manj skupnih potez med primerjanimi tipi. Še dve izdatni področji sta raziskovalcu na razpolago, ki nudita obilo materiala; sta to primerjalna morfologija z vključeno ontogenijo in pa biokemija. Žal nam za tukaj obravnavani primer, vsaj za zdaj zaradi izrednih razmer, ni bilo mogoče izkoristiti biokemijsko metodo seroreakcije. Obetajo pa se za bližnjo bodočnost koristni in dobrodošli rezultati; to bo dobra preizkušnja rezultatov, dobljenih s primerjalno morfološko metodo. Po Mollisonu (cit. po v. Kroghu, 74) popravljena metoda — sicer uporabljena le za nižje vretenčarje — daje bolj zanesljive rezultate kakor starejša Nuttingova. Vendar je mogel Šepotijev (79) ugotoviti glede na razmerje med nemertini na eni in turbelariji in anelidi na drugi strani, da stoje nemertini genetsko bliže turbela-

rijem, kar je ugotovila tudi primerjalna morfologija. Bolj priložnostnega značaja je teratološka metoda (teratološki primeri anomalij), ki tudi včasih nudi dobrodošel material v filogenetske namene. Glede knidarijev je zlasti omembe vreden primer efire, t. j. ličinke skifomeduze (Aurelije), katera se po opazovanjih Parcivala (cit. po Thielu, 105), namesto da bi se razvijala normalno v mlado meduzo, pritrdi zopet na podlago in razvija v skifopolipa; seveda se godi to v nenormalnih laboratorijskih razmerah. Thiel (105, str. 99.) pravilno komentira ta dogodek v tem smislu, da je efira nastala nekdaž iz skifopolipa s prečno delitvijo. Torej sta prečna delitev skifopolipa in sprememba polipa v meduzo dva prvotno povsem ločena procesa, ki sta se naknadno združila v en sam, t. j. v proces strobilacije.

Naša osnovna metoda dela pri filogenetskem raziskavanju ostane torej komparativno morfološka, kar velja končno tudi v primerih, ko razpolagamo s fosilnim materialom. Metoda je vsaj že osem decenijev z manjšim ali večjim uspehom v rabi in njena veljavnost je že velikokrat teoretsko obravnavana. Zato se tukaj lahko omejim na nekaj pripomb. Da dosežemo čim zanesljivejše rezultate, je treba upoštevati in primerjati čim večje število znakov, ki se nanašajo tako na sličnosti v zgradbi kakor tudi na razlike, računajoč pri tem z relativno samostojnostjo znakov in možnostjo njihove različne kombiniranosti. Važno je tudi razlikovanje med stopnjami znakov ali njih hierarhijo, t. j. med filogenetsko starejšimi znaki, ki se nanašajo na splošne ali osnovne gradbene poteze in ki ležijo bolj v notranjosti, okrog glavne osi telesa ali centralno, in med znaki očitno filogenetsko mlajšimi, bolj adaptivnega značaja s periferno lego v organizmu. Pri tem pa ni treba misliti, da bi šlo za načelne razlike, v tem smislu zlasti ne, da bi le oni drugi znaki bili podvrženi mutacijskim spremembam. Filogenetsko starejši znaki so pač bolj ustaljeni, bolj konservativni, manj izpostavljeni vplivu selekcije in so postopoma zadobili neki bolj organizacijski značaj, ker so postali nosilci splošnega gradbenega načrta. Da pa niso tudi ti znaki nedotakljivi za mutacije in selekcijo, nam jasno dokazujejo primeri, ne

ravno redki, ko so v zvezi s prestopom k parazitskemu načinu življenja šli v zgubo celi osnovni organski sistemi, značilni za gradbeni načrt.

Omenjeno razlikovanje med centralnimi in perifernimi znaki pa ne izključuje pomembnosti za filogenetske zaključke prav perifernih znakov, ki se ne nanašajo niti na vrsto tkiva, marveč le na eno vrsto celic v sami koži. Za to nam nudijo ožigalniki ali knide izvrsten primer. So to izredno specializirane žleznice z oblikovanim sekretom in različnimi organeli. Tudi knide morajo imeti svojo filogenijo in primerjava s kožnimi žleznicami sorodnih skupin nam lahko nudi dragocen material za razkrivanje filogenetskih zvez knidarijev.

Na splošno je treba še poudariti, da ni dovolj, ako ugotovimo eventualno homologijo kakega organa po načelih komparativne anatomije, podobno kakor je to že pred Darwinom delala idealistična morfologija, omejujoč se na statično stanje posameznih anatomskih kosov. Na osnovi ugotovljenih morfoloških homologij je treba rekonstruirati in obenem sprejemljivo obrazložiti potek samega filogenetskega razvojnega procesa, opirajoč se na ekološko fiziološke pogoje kot faktorje, brez katerih do ugotovljenih razlik ne bi moglo priti.

b) Ontogenetska metoda.

Komparativno morfološkega značaja je tudi ontogenetska metoda filogenetike. Pri le-tej pa se moramo nekoliko delj pomuditi, ker je nje uporaba potrebna posebne objasnitve. V začetku evolucionistične dobe v biologiji je ontogenetska metoda obetala nuditi za filogenetiko zelo dragocen in bogat material. Zaradi pogostih metodičnih napak pri uporabi pa je ta metoda zelo kompromitirana, zlasti ji je škodovala napačna formulacija Haecklovega t. i. biogenetskega osnovnega zakona. Pretirani skeptiki in kritiki so končno gotovo šli predaleč, ko so malodane zanikali vsako vrednost ontogenetskih dogajanj za konstrukcijo filogenetskega razvoja. Važna beseda v tem sporu pripada genetiki in bo treba upoštevati nje stališče.

V nasprotju z začetnimi naziranjmi o enostavnosti odnosov ontogeneze do filogeneze se je pozneje ob bolj natančni analizi pokazalo, da gre za zelo zamotane morfogenetske procese in odnose, pri katerih proučevanju se komaj moremo okoriščati z drugimi raziskovalnimi metodami, kakor je n. pr. komparativno deskriptivna, nekoliko podprta z eksperimentalno. Nedvomna fiziološko kemična podlaga morfogeneze je šele na začetku raziskavanj. Paleontološka metoda pride le malo v poštev, in sicer le za nekatere živalske skupine z embrionalnimi ali larvalnimi stadiji, ki so zmožni fosilizacije (larve artropodov, hišice cefalopodov, feti sesalcev).

Načelno lahko primerjamo ontogenetske stadije na dva načina. Ali se v smislu v. Baerovega paralelizma omejimo le na medsebojno primerjanje samih ontogenetskih stadijev ali pa razširimo primerjavo, sledeč Haecklovi tezi o rekapitulaciji, od ontogenetskih stadijev na odrasla stanja. Prej že omenjena skepsa in kritika tja do odklanjanja se ne more nanašati na nauk o paralelizmu v ontogenezah, ker se primerjanju ontogenetskih stadijev med seboj in sklepanju o sorodnosti primerjalnih skupin na osnovi previdno ugotovljenih homologij ob upoštevanju ekoloških razmer ne more načelno ugovarjati, ako se že postavimo na stališče evlucijske teorije. Uporabnost te metode, ki bi naj bila po mnenju nekaterih biologov sploh edina zanesljiva ontogenetska metoda, je vendar omejena le na ožji sorodniški krog posameznih gradbenih tipov. Uporabna pa je tudi brez ozira na evolucionizem kot del idealistične morfologije.

Koj ko začnemo primerjati ontogenetske stadije višjega živalskega tipa z odraslimi nižjega tipa, ki ga v primeru pozitivnega izida primerjave imamo za ascendentu višjega tipa, pa smo se znašli na polju rekapitulacijskega nauka. V začetku je bila glavna naloga te metode nuditi čim več in čim boljših dokazov za veljavnost evlucijske teorije. Ako embrio sesalca v nekem stadiju razvoja prehodno repetira stadij ribe s tem, da zadobi za ribe značilne zasnove škrg in ustrezni ustroj krvožilnega sistema, se to po pravici smatra kot dokaz za veljavnost evlucijske teorije oz. kot

dokaz za filogenetski skupni izvir rib in sesalcev, ali manj natančno formulirano: da so ribe ascendenti sesalcev. Vsekakor ne smemo iti mimo dejstva, da se v ontogenezi neke živali lahko prehodno razvija neki znak ali lastnost, ki nima za odraslega iste vrste aktualnega pomena; važen in potreben pa je isti znak za odrasle osebe drugega tipa, nižjega po organizaciji, ustrezno funkciji tistega znaka. Edini možni sklep je torej, da je višji tip v svoji filogenezi imel tisti predmetni znak v aktualnem stanju, torej, da ga je imel kot odrasli organizem nižjega gradbenega tipa, ko je živel v razmerah, v katerih še danes živi nižji tip, t. j. kot riba v vodi. Ako potem še upoštevamo, da nastopa pri dvoživkah v ontogenezi ribji stadij kot ličinka, smo mnenja, da je naš sklep bil res pravilen. Vsaj zelo verjetno so neki predniki sesalcev imeli v vodi živeče ličinke s škrgami.

Zdaj pa pride metodična napaka, storjena v vnemi borbe za uveljavljenje evlucijske teorije. Posamezne ugotovljene primere »rekapitulacije« so prezgodaj generalizirali in tako je Haeckel formuliral t. i. biogenetski temeljni zakon: »Ontogenija je skrajšana ponovitev filogenije«. Ob pojasnitvi, da se tisto skrajšanje nanaša na manj važne, bolj spremenljive in v filogenezi krajši čas trajajoče stadije, bi filogenetik imel izredno lahko nalogo. Treba bi bilo le dodobra proučiti v vseh potankostih ontogeneze; s tem bi imeli v rokah tudi vse elemente za rekonstrukcijo filogeneze in nobena druga metoda ne bi bila več potrebna. Rekapitulacija bi bila obenem paralelizem, oboje jasno kot na dlani. Sama progresivna evolucija bi obstajala le v tem, da se na koncu ontogeneze starejše stopnje postopoma dodajajo vedno nove mlajše. S tem bi seveda ontogeneze postajale vedno daljše, kar bi bilo omiljeno z izpustitvijo manj važnih razvojnih stadijev. Žal — za filogenetike! — pa ni tako.

Dejstva, ki jih pri študiju ontogenij srečamo prav na vsakem koraku, so prisilila že samega Haeckla, formulatorja »biogenetskega osnovnega zakona«, da je moral korrigirati in precej utesniti veljavnost dozdevnega »zakona« ne le v zvezi s skrajšanjem ontogeneze, temveč tudi zaradi sprememb ontogenetskih stadijev v zvezi s prilagoditvami življenjskim razmeram embriona oz. ličinke. S tem v zvezi

je Haeckel vpeljal razlikovanje med palingenetskimi znaki ontogenetskih stadijev, ki ustrezajo rekapitulaciji znakov odraslih prednikov, in med cenogenetskimi znaki, t. j. lastnostmi, naknadno pridobljenimi od ontogenetskih stadijev zaradi prilagoditve posebnim življenjskim razmeram embrionov oz. ličink. Torej imajo zarodki svojo lastno filogenezo, ki ne poteka vštric filogenetskega razvoja odraslega stanja. Brez bojazni, da bomo naleteli na nasprotovanje, lahko trdimo na osnovi splošno znanih dejstev iz področja ekologije, da praviloma živi zarodek v drugačnih ekoloških razmerah kakor pa odraslo stanje in je prav gotovo bilo tako tudi v geološki preteklosti. Važnost problema zahteva, da si ga ogledamo bolj od blizu.

Ravno pri nižjih živalskih tipih vidimo, da so zarodki že v najmlajših stadijih razvoja, pogostoma celo že kot oplojena jajčeca, prepuščeni elementom okolja in podvrženi boju za obstanek ali selekciji, celo še bolj kakor odrasli. Nujna posledica selekcije, seveda če upoštevamo variabilnost, je sprememba znakov, torej konkuriranje dveh razvojnih tendenc: konservativne (»palingenetske«) in adaptivne (»cenogenetske«); Haeckel govori celo o ponarejanju palingeneze. Samo z izravnavo (harmonizacijo) obeh tendenc lahko nastane življenja sposoben nedorasli organizem. Na ta način je poklicana v življenje institucija ličinke ali larve, ki ima tako velikanski ekološki in biogeografski pomen skoraj za vse v vodi živeče živalske tipe. Ne redko je prišlo pri tem tako daleč, da je celo glavni poudarek osebne eksistence prenesen z odraslega organizma na ontogenetski stadij ličinke in je imaginalno stanje postalo le neke vrste privesek ali dodatek dolgotrajnega in povsem samostojnega larvalnega stanja s tem, da je odraslemu stanju preostala le ena sama funkcija in namen: da namreč opravi spolno ploditev. Niso redki primeri, da je celo ta zadnji atribut odraslega stanja naposled prevzela ličinka in je odrasla stopnja kot brezpomemben ostanek enostavno šla v zgubo (fenomen neotenije). Temu pojavu lahko pravimo larvalizacija ontogenije.

Ob posebnih življenjskih razmerah (zelo hladna voda, suho kopno, presna voda), torej kot sekundaren pojav, se

pojavlja larvalizaciji nasprotna razvojna tendenca v razvoju ontogenij, a ta je: odtegniti zarodke vplivu zunanjih činiteľjev s preskrbo zaščite. To je embrionalizacija ontogenije, ki tudi zahteva neke izpremembe, t. j. adaptacije zarodka, zlasti na področju prehrane.

In zdaj vprašamo, kje je tu meja med »pristno rekapitulacijo« filogenetskih podedovanih znakov in lastnosti, zlasti če so za zarodek in odraslo stanje ekološko brezpomembni, in med »ponarejevanji«, ko so aktualno pomembni in vzporedno s spremembami v življenjskem okolju sami spremenljivi. Jasno izhaja iz vsega, kar smo do sedaj povedali, da preostaja za palingenezo tudi brez ozira na pomisleke s strani genetike, o katerih bomo še razpravljali, le malo verjetnosti in da bodo primeri palingeneze izjeme, ne pa pravilo ali celo zakon vsaj za živali, mogoče je pri rastlinah nekoliko drugače. Strinjamo se popolnoma s Cummingom (23), ko pravi, da ni mogoče uporabiti biogenetskega pravila za celotni organizem, marveč da je treba za vsak posamezen organ od primera do primera po natančni preiskavi in primerjavi odločati, ali gre za palingenetski znak ali ne.

Sedaj pa stojimo pred vprašanjem, kdaj lahko pričakujemo palingenetski znak? Tu je treba razlikovati med filogenetsko starejšimi in mlajšimi znaki. Izmed filogenetsko starejših znakov smemo pričakovati, da se bodo ohranili tisti, ki nimajo adaptativnega značaja, temveč so nosilci ekološko indiferentnih osnovnih in zato bolj konservativnih potez morfološke zgradbe. Zatem so znaki, ki sicer pri odraslih ne nastopajo več, ker so zaradi prilagoditve drugaćnemu načinu življenja šli v zgubo, so pa aktualno koristni v nekem ontogenetskem stanju, n. pr. ličinke; to je pogosto pri tipih, ko so v odraslem stanju paraziti, ličinke pa živijo svobodno in samostojno. Končno gre za znake (organe), ki sicer niso več aktualno pomembni, pač pa so v ontogenezi nujen pogoj za razvoj nekega filogenetskega mlajšega znaka ali organa. Neredko se v ontogenezi še pojavljajo znaki, ki so se na odraslem stanju razmeroma šele pred kratkim izgubili (zasnove zob pri sekundarno brezzobih); gre torej za še nedovršeno skrajšanje ontogeneze.

Najmanj smemo pričakovati rekapitulacij glede začetnih, torej filogenetsko najstarejših stadijev ontogeneze, zlasti pri brazdanju in zasnivanju t. i. embrionalnih listov kot prvih organov. Navzočnost več ali manj rezervnega hraniva (rumenjaka) utegne imeti za posledico popolnoma drugačen način brazdanja. Pri tem pa moramo že samo dodajanje rezervnega hraniva jajčecu smatrati za cenogenetski znak. Značilno je, da celo pri najnižjih, torej najprimitivnejših evmetazojih ni v tem oziru nobene enotnosti (n. pr. ektolecitalna in entolecitalna jajčeca turbelarov ali pri *Mesostoma Ehrenbergi* razvoj precej drugačen pri subitanih jajcih brez rumenjaka in trajnih z veliko rumenjaka). Jasno je, da se je šele paralelno s splošno progresivno evolucijo postopoma izcimila neka bolj ustaljena ali tipizirana, za večje sistematske enote potem karakteristična brazdalna tehnika. In ravno za to tehniko gre in ne za skrb, kako bi se ohranil prvotni in za povsem drugačne razmere veljavni način razvoja, zlasti ne za ponavljanje primitivne oblike praprednika. Prav nič nismo upravičeni sklepati iz coeloblastule na »Blasteo« ali pa iz gastrule na »Gastro«, Tako sklepanje je bila usodna napaka starih filogenetikov, ki se iz konservativnosti žal še vedno ponavlja in ki je glavni razlog, da je tako dolgo vladalo napačno naziranje o pravi naravi in sistemskem položaju knidarijev. Kako lahko zadene naknadna izprememba celo ta prvi korak v poteku ontogeneze, ilustrirata dobro tale dva primera. Pri Bothrioplani (turbelarni črv) se še pred začetkom brazdanja združita in zlijeta po dve jajčeci v en sam zarodek. Temu nekako nasproten primer imamo pri trahilini meduzi *Cunina parasitica*, ko vidimo, da ena izmed prvih dveh blastomer, sicer povsod določena, da razvije iz sebe polovico osebka, v tem primeru pa prevzame pohlevno in začasno vlogo nosilke zarodka (forocite).

Kar se res stalno, vsakokrat in v vsaki liniji od generacije do degeneracije ponavlja, to je proces ontogeneze kot tak, torej sama morfogeneza osebka. Sam način poteka morfogeneza pa se ravno tako evoluira, zdaj progresivno zdaj regresivno, kakor se evoluira odraslo stanje (hologeneza po A. Zimmermannu). To ponavljanje v zapo-

rednih generacijah je vse prej kakor stereotipno. Zato naloga filogenetika ni lahka, zanimati pa se mora ne le za palingenetske, temveč ravno tako tudi za cenogenetske značke, ki tudi nudijo koristnega materiala za rekonstrukcijo filogeneze. Dognanja genetike in naziranja, ki slone na teh dognanjih, prav nič ne nasprotujejo tukaj zastopanemu mnenju o uporabnosti ontogenije za sklepanja o filogeniji. Ta nas celo silijo na skrajno rezerviranost in kritičnost pri izrabi ontogenetskih dejstev, ker nam z vso jasnostjo odkrivajo, da je razmerje med razvojem odraslega stanja v poteku filogeneze do razvoja ontogeneze sila kompliciran proces, nikakor pa ne preprosta linearna apozicija novih mutacij. Dedne spremembe, mutacije se izvrše in kažejo na vsaki stopnji ontogeneze; veliko jih je in različne so. Potem moramo še računati s spremembami v poziciji, zapovrstnem redu genov in njih kombinacijah pri zoritvah in oploditvah ter s korelativnimi medsebojnimi odnošaji v celotnem genomu. Ali si je sploh že a priori mogoče misliti, da bi se vse te neštete dedne spremembe v recentnih ontogenezah zvesto ponavljale?

Genetika žal še ni tako daleč napredovala, da bi nam mogla objasniti ves mehanizem genskega ustroja in njega spremembe v geoloških časih, vendar že to, kar je dognala, govori za omejitve rekapitulacijskih možnosti v ontogenezi, in sicer na morfogenezo posameznih organizacijsko osnovnih in v filogenezi zelo starih in utrjenih organov. Vsekakor so organi oz. znaki in njih kompleksi, ki kažejo izredno konservativnosti in se ohranijo (torej njih geni) včasih kljub temu, da nimajo več koristne funkcije; drugi so le potencialno, kot geni, še navzoči in se pod sedaj vladajočimi življenjskimi razmerami tiste vrste izoblikujejo le v reduciranem ali rudimentalnem stanju ali sploh ne več, čeprav jih lahko do tega prisilimo; tretji so šli popolnoma v zgubo. Teh zadnjih v ontogenezah sploh ne more več biti, drugi se kažejo eventualno le v sledovih; prva kategorija znakov se na vsak način ponavlja v ontogenezi, prav gotovo v obliki, ki je nekako shematizirana in manj ali več izpremenjena po potrebah morfogenetske tehnike zarodkov in zaradi njih lastnih adaptacijskih sprememb. Po Lebedkinu

(83) se v ontogenezi ponavlja razvoj tistih struktur, ki so skupne velikim taksonomskim skupinam. Po Ježikovu (65) pa se pri »rekapitulaciji« ne ponavljajo nikaki znaki odraslih prednikov v ontogenezi njih descendentov, temveč gre le za definitivne znake, ki spremene obenem ontogenetski razvoj samega znaka kakor tudi njega odraslo stanje; pri tem je treba še upoštevati, da prehaja v ontogenezi zarodek kot celina z enega filetskega nivoa na drugi. Vedno znova, po vsakem nastopu novih genov, po izginotju starih ali njih spremembi, je nujno potrebno izvršiti harmonizacijo ali uglasjanje med starim in novim stanjem ob kontroli selekcije. Ontogeneza je neločljivo zvezana s filogenezo, vsaka filogenetska sprememba zadeva ontogenezo, vendar ta predela in integrira te spremembe po svoje, da rezultirajo življenja in harmoničnega razvoja sposobna bitja.

c) Ekološka metoda.

Pri filogenetskih izvajanjih ima ekološka (v najširšem smislu pojma) metoda zelo važno vlogo. Zdi se mi, da so to doslej bolj upoštevali paleontologi kakor zoologi. Gastrea-teorija je ravno v zvezi z nekritično uporabljeno ekološko metodo največ zakrivila, da so naše predstave o filogeniji knidarijev bile do sedaj temeljito napačne. Zato se moramo tukaj tudi s to metodo baviti nekoliko podrobneje.

Ker je žival odprta sistem, se njena morfologija z morfogenezo vred v sedanjosti in preteklosti ne more z uspehom obravnavati sama zase brez ozira na udejstvovanje organizma v določeni življenjski okolici. Zlasti trije momenti pridejo v prvi vrsti v poštev: veliki življenjski prostor (makrobiotop), način gibanja in premikanja in način prehranjevanja. Pri tem je treba ostro ločiti prvotno (primarno) od drugotnega (sekundarnega) upoštevajoč ev. ponovne spremembe v načinu preživljanja in vrste biotopa.

Za poznejšo utemeljitev svoje teze se mi zdi potrebno označiti povsem na kratko svoje stališče glede vprašanja, kako vpliva življenjski prostor in način življenja na organizme oz. na njihovo morfogenezo. Ker ni docela dokazana možnost direktnega vpliva, imam za bolj verjetno, da obstoji

le indirekten vpliv, t. j. da dovoljuje selekcija v skladu s praktičnimi potrebami organizma uveljavljanje le določenih dednih sprememb ali mutacij, ki pa se pojavljajo le iz notranjih, nam neznanih vzrokov. Kadarkoli torej govorim o spremembah v znakih pod vplivom okolja, mislim vedno na ta indirektni način vplivanja. Praktično, t. j. glede na končni efekt, pride na isto, kakor če bi šlo za direkten vpliv, ker je krog možnosti vedno omejen, le da je pot indirektnega vplivanja dokaj daljša, torej so adaptacije, dosežene z indirektnim vplivanjem, bolj počasne. Ne le notranja zgradba in finejša struktura, temveč tudi zunanja oblika z razmerami simetrije so v korelaciji z omenjenimi ekološkimi razmerami.

O tem, da je morje prvotni največji biotop, ni med biologi nobenega spora več, to je dobro utemeljeno dejstvo. Manj enotno je mnenje biologov glede treh velikih biotopov v okviru morja: odprtega morja, globoko in plitvo ležečega dna. Ako se zadovoljimo tukaj le s statistično metodo v pogledu števila različnih glavnih tipov živalstva, kar je zopet brez dvoma v zvezi s stopnjo ugodnosti, ki jih ti biotopi nudijo, potem za nas ne more biti dvoma, da gre prvenstvo plitvemu, v prvi vrsti obrežnemu ali litoralnemu bentosu, medtem ko je planktonski biotop, četudi je po masi največji, le sekundaren. Plankton sploh nima lastnih, primarno v njem živečih glavnih tipov živali, še manj pa rastlin. Globokomorski bentos pa sploh ne more priti v poštev, ker je to očitno sekundarna tvorba z enostransko specialistično družbo, namreč brez producentov organske tvarine, rastlin, podobno kakor je na kopnem podzemeljski ali jamski biotop.

Glede gibanja in premikanja bodi dovolj, če poudarim, da ima v vseh stopnjah razvoja svobodno premikanje po podlagi nesporno prvenstvo pred priraslostjo na podlago kakor tudi pred plavanjem, popolnoma neodvisnim od podlage. Ne more biti spora niti o tem, da je primarni način premikanja ob podlagi z undulipodijami, da sledi temu premikanje s telesno muskulaturo in končno hoja na osnovi te muskulature s telesnimi izrastki, okončinami. Solitarno stanje je prvotno pred kormičnim; iz tega se lahko doseže sekundarno, zopet solitarno stanje, in prav tako si prej

prirasla žival lahko spet pridobi izgubljeno premakljivost. Tukaj pa je treba upoštevati Dollov zakon o ireverzibilnosti v pogledu kompleksnih tvorbo.

Prvotno je nedvomno samostojno prehranjevanje pred simbiotskim ali parazitnim, prav tako tudi omnivornost ob pobiranju in inkorporiranju posameznih v odnosu do subjekta srednjevelikih zalogajev pred mikrofagijo s pomočjo vodnega toka ali pa pred roparskim načinom lovljenja večjega živega plena. Vsake vrste specializacije v prehranjevanju in naseljevanju (epizoizem, epifitizem in podobno) so sekundarno pridobljene lastnosti.

Kot posebna metoda filogenetike prihaja še v poštev pojav parazitizma in simbioze (biološka poleg fiziološke metode). Omenim naj le primer avstralskega termita *Mastotermes darwiniensis* Frogatt, za katerega je Koch ugotovil, da edini izmed vseh termitov vsebuje intracelularne simbionte po načinu blatidov. Iz tega se lahko sklepa, da so skupni ascendenti blatidov in termitov že imeli take simbionte. Za knidarije in rabdocelne turbelarije je karakteristična pogosta simbioza z enoceličnimi algami (prim. poglavje 8c).

*

S tem bi lahko zaključil razmotrivanja o ekološki metodi filogenetike. Vendar je potrebno glede na filogenezo knidarijev, ki jih splošno izvajajo iz planktonskih prednikov, bodisi po Haecklu iz blastoadov in gastreadov, bodisi po Moserjevi (88) iz planktonske prameduze, da nekoliko bolj utemeljim svojo domnevo, da je plitvinski bentos pravi in prvotni biotop knidarijskih prednikov oz. sploh evmetazoov in ne plankton. Kot moderni primer zastopnika teze o primarnosti planktonskega biotopa navajam zelo uglednega zoologa C. J. Corija (22). V svojem kratkem spisu »Über die Verwandtschaft der Tierstämme in ökologischer Betrachtungsweise« izvaja Cori, da je najprej bilo pramorje (das Urmeer) in da se je v tem pojavil najprej plankton; zato ima »die freischwebende Lebensweise als die ursprünglichste«. Iz kroglaste praoblike je nastala radialno simetrična in šele iz te po preselitvi na dno

in v zvezi z lazenjem bilateralna simetrija (n. pr. iz ktenoforskega tipa turbelarijski). Temu ustrezno ima Cori različne planktonske larve za filetske oblike.

Ker so avtotrofne rastline nujno filogenetsko starejše kot pa na njihov račun se prehranjujoče živali, je umevno, da iščemo v zibelki rastlin tudi zibelko živali. Ali kaže rastlinstvo morskega planktona znake primitivnosti ali vsaj primarnosti pred rastlinstvom morskega dna? Niti najmanj ne; še manj, kakor bi to veljalo za živalstvo. Ako vidimo, da so v flori planktona zastopani le protofiti res majhnega števila tipov, svobodnih, flotantnih, ki po večini nastopajo v množicah le sezonsko in kažejo jasne znake sekundarne prilagoditve na življenje v vodni masi, potem je jasno, da so le redki specialisti izmed rastlin uspeli osvojiti si ta za rastline sicer neprimerni planktonski biotop. S hranljivimi solmi, ki so za avtotrofne rastline neobhodno potrebne (dušične in fosforne), so svobodne morske vodne mase zelo pičlo preskrbljene in se njih kolikost dviga le malo nad potrební minimum, tako da je bujna rast planktonskih rastlinic večinoma odvisna od dovajanja takih soli bodisi z morskimi tokovi z dna ali z rekami, ki se izlivajo v morje. Tak ne sme biti primarni biotop!

Tudi sestava planktonske morske favne po gradbenih tipih in načinu prehranjevanja nikakor ne govori v prid tezi o primarnosti planktonskega biotopa. Omenil sem že prej, da ne poznamo iz planktona kak poseben glavni tip živali, torej imajo planktonski tipi vedno bližje genetske zveze z bentonskimi tipi. Predvsem pa moram ugotoviti, da je precej več takih sistemskih skupin višje in nižje kategorije, ki pošiljajo v plankton svoja neodrasla stanja (larve), kakor tistih z odraslimi stanji v planktonu. In ravno to dejstvo je eden glavnih razlogov, da je večina zoologov naklonjena mnenju, da je življenje v planktonu primarni način življenja sploh. Ta sklep pa je popolnoma napačen. Nagnjenje mladih razvojnih stadijev bentonskih živali k prehodu v plankton postane umljivo, če pomislimo, da nižji živalski tipi večinoma primarno sprosté svoje spolne produkte v morje in da neso tokovi »embrione« v svobodno vodo. S tem jim je bila odprta pot v velikanski biotop, ki jim je nudil

hrano, sicer drobno — pa saj so tudi sami bili drobni —, in zaščito, ker roparskih tipov v planktonu prvotno ni bilo. Za sesilne in počasi po podlagi se premikajoče bentonske tipe je priključek njihovih ontogenetskih stopenj, sčasoma že larv, k planktonski življenjski zajednici prinesel še nadaljnjo prednost: možnost večjega širjenja. Selekcija je torej pomagala, da so se razvile različne specialne planktonske ličinke ob podaljšanju in komplikaciji ontogeneze.

V različnih razvojnih linijah se je zgodilo, da so se gotove vrste preselile povsem v plankton, oziroma da se niso njih ličinke več vračale nazaj v bentos; tako so nastali povsem planktonski tipi, na katerih zgradbi in strukturi se jasno more spoznati njih bentonski izvor. Zlasti so poučni primeri nekaterih kormijskih bentonskih tipov (knidaria, tunikata). Z njih kormov se ne sprostle le spolni produkti, da bi njih ličinke prišle v plankton, marveč se sprostijo cele persone, specializirane kot nosilci spolnih produktov. Tako se je razvila posebna planktonska generacija, ki v posameznih primerih tako prevlada, da iz ontogeneze primarna bentonska generacija sploh izpade in se planktonska ličinka direktno razvije v bivšo planktonsko drugo, sedaj edino generacijo (hypogenesis). Končno so tudi celi korni (sifonofori, pirosome) postali sekundarno planktonski organizmi. Iz bentonskih tipov so se nadalje rekrutirali planktonski še z neotenijo (n. pr. kopelati) ali so se zelo živahni plavalci iz plasti morja nad bentosom kar priključili planktonu. To so večinoma le posamezne vrste ali manjše skupine (različni raki in drugi artropodi, anelidi, nemertini, turbelari, moluski, ribe).

Še najbolj čisto planktonska in sistemsko izolirana skupina so Chaetognathi (le *Spadella* med njimi je bentonska). Vendar je to po vrstah zelo maloštevilna skupina, za katero nimamo nobenega povoda domnevati, da je res primarno planktonska (način gibanja, prehrane, zgradba telesa, sorodniški odnosi). Docela planktonska skupina Appendiculatov in skoraj povsem planktonski Ctenophori sta neotenični skupini, so torej spolno dozorele ličinke bentonskih tipov (Tunicata oz. Turbellaria). Za Thaliaceje, naslednjo nižjo kategorijo planktonov, drži, da so sekundarni planktoni, izhajajo

joči celo iz sesilnih Ascidiacej (Tethyoidea). V ostalih živalskih skupinah ali sploh ni planktonskih vrst ali le tu pa tam kaka manjša podskupina, glede katere ne more biti dvoma, da je naknadno zašla v plankton (Turbellaria, Nemertina, Rotatoria, Gastropoda, Cephalopoda, Annelida, Crustacea itd.), pač pa jih je dosti s planktonskimi larvami. Prav podobne razmere srečamo pri protozoidih. Že sam začetek življenja si ne moremo misliti v planktonu, ker predpostavlja specialno višjo organizacijo oz. adaptacijo, ki jo primarna avtotrofna bitja niso mogla imeti. Primarni živalski protisti so morali biti vagilni bentonski, tudi če bi držala Franzova (29) teza, da so protisti šele sekundarno enocelični in da so iz vsekakor bentonskih alg najprej postale enocelične alge (monadophyti) in iz teh protozoi (monadozoa), z bički opremljeni, kar jim je omogočilo prehod iz bentosa v plankton. Omenim naj le čisto planktonsko skupino Cystoflagellatov, nesporno živalskega tipa, za katero je danes prav gotovo, da je le stranska, skrajno na življenje v planktonu adaptirana veja velike skupine Dinoflagellatov. Med temi dinoflagelati pa najdemo poleg avtotrofnih tipov tudi heterotrofne in celo parazitske tipe, tako da tukaj ni ostre meje med rastlinsko in živalsko organizacijo bitij niti danes po tako ogromnem presledku časa, odkar je živalski tip prvič postal. Podobne razmere srečamo pri nekaterih drugih flagellatskih skupinah, v okviru katerih so se razvili specialni planktonski tipi (Coccolithophorida, Silicoflagellata itd.), medtem ko med polimastigini in hipermastigini sploh ni planktonov. Ciliati so tipično bentonska, večinoma živahno vagilna skupina. V plankton so se preselili skoraj izključno le predstavniki ene same familije (Tintinnidae), katerih predniki so ne le nesporno bentonske oblike, marveč zelo verjetno celo sesilne (posest manj ali več pecljastih hišic, organizacija sprejemanja hrane). Med Rhizopodi so Radiolariji edina čisto planktonska skupina, dodobra adaptirana na planktonski način življenja. Razvila se je izredno bogotno v nešteto zelo različnih vrst, ker je njih organizacija izredno ugodna za planktonsko okolje z drobnim hranivom. Kljub temu ne more biti prav nobenega dvoma, da niti radiolariji niso primarni planktoni; njih predniki so prav

gotovo bili na dno pritrjeni, pecljasti, današnjim heliozoom podobni tipi. Geološko veliko mlajši prebivalci planktona so gotovo sicer le redki planktonski foraminiferi, zato pa nastopajo v velikih množicah.

Menim, da sem podal dosti in dovolj prepričevalnih dokazov o sekundarnosti morskega planktonskega biotopa. Dodal bi še, da ni radiarna simetrija nič posebno karakterističnega za planktonske specialiste. Ohrani pa se in še naprej razvija zlasti pri oblikah, ki prehajajo iz sesilno bentonskega biotopa v plankton in so tendenco za radiarno simetrično obliko pridobile kot sesilni prebivalci bentosa. Kako trdovratno se ohrani bilateralna simetrija telesa kljub dolgotrajnemu življenju v planktonu, nam kažejo larve iglokožcev, četudi so njihove bentonske odrasle oblike že tako zdavnaj pridobile v glavnem radialno simetrijo. Povsem napačno je torej izvajati knidarije zbog njihove radiarne simetrije iz nekega planktonskega tipa. Prvenstva nima meduza, temveč polip.

3. Dosedaj formulirana mnenja o filogeniji knidarijev

Za pravilno presojo tukaj izražene turbelarijske teorije knidarijev je potrebno, da se prej pobavimo z dosedanjimi tezami o sorodstvenih odnosih knidarijev do sorodnih tipov in o njih izvoru. Za razliko od ktenoforov tukaj ni tako velikih in tako raznoternih tez. Velika večina avtorjev se je manj ali bolj izrazilo oz. z nekimi modifikacijami priključila tezi Haeckla, s katerim se sploh začenja doba znanstveno fundiranih konstrukcij filogenije, ilustriranih z rodoslovnimi drevesi.

Na osnovi svojega »biogenetskega osnovnega zakona« je Haeckel tako rekoč shematsko izvajal Cnidarije iz praobliske gradbene stopnje gastrule, ki jo je Haeckel imenoval *Gastrea* (hipotetsko bitje), skupino pa *Gastrea-des*. Le-ta pa ne bi bila zgolj teoretska konstrukcija, ker bi imela še danes žive predstavnike; to se je medtem izkazalo kot zmotno. Omembe vredno je, da je celo v najnovejšem času neki avtor poskusil znova uvesti v živalski sistem razširjeni pojem *Gastrea* kot višjo sistemsko kategorijo skupno za *Cnidaria*, *Ctenophora* in *Plathelminthes* (z *Acanthocephali* vred) (Börner, 4). Sama *gastrea* naj bi bila po Haecklu planktonsko živeč organizem, razvila pa naj bi se bila iz blastee (v ontogenezah se rekapitulira kot blastula), ki je tudi živela v planktonu, razvila pa naj bi se bila iz bentonske moree (morula kot ontogenetski stadij!), t. j. zadruge ameboidnih celic. Iz skupnega korena, t. j. iz *gastree* so se po Haecklu razvile tri divergentne razvojne linije: dve stranski v glavnem bentonsko-sesilni, in sicer spužve (zasedle naj bi se bile kar z ustno odprtino!) in knidariji (zasedli so se z ustom nasprotnim koncem telesa), iz katerih so nastali tudi še ktenofori (torej deloma

povratak v plankton: meduze, sifonofore, ktenofore); v teh dveh razvojnih linijah prevladuje radialna simetrija. Tretja razvojna linija je glavna, ker se naravnost nadaljuje v višje metazojske tipe in se je ob posredovanju hipotetske *Archelmis* najprej razvila zopet v bentonske, vendar svobodno in usmerjeno gibljive in zato bilateralno simetrične platodarije. Pogosta in odločilno važna sprememba načina življenja, ki jo pri tem predpostavlja Haeckel, ni dobila svoje nujne motivacije. Razvoj metazoov se začneja z bentonsko moreo, nadaljuje s planktonsko blasteo in gastreo in ta se naprej razvija v bentonske tri oblike: popolnoma sesilne spongiarije, primarno sesilne in deloma sekundarno planktonske knidarije (s ktenofori) in v vagilne plathelminthe. Dodobra je Haeckel spoznal vzročno zvezo med načinom življenja in razmerami telesne simetrije, zlasti je prepričljivo razlagal nastanek bilateralne simetrije v zvezi z usmerjenim premikanjem ob kontaktu s solidno podlago (*gastrea bilateralis*). Glede na disimetrične ktenofore, ki bi sicer morale ostati nekam izolirane, se je Haeckel dal zmotiti po njih površni sličnosti z nekaterimi hidromeduzami (antomeduzami) tipa vrste *Ctenaria ctenophora*, ki jo je Haeckel sam opisal in jo genetsko priključil k meduzam. Zanimivo je, da jih je Haeckel, poudarjajoč ožjo sorodnost acelnih turbelarijev s celenternimi, nekaj časa družil v sistematsko enoto. Ko ga ne bi bil prevzel njegov biogenetski osnovni zakon, bi bil Haeckel nemara v tej smeri zadel pravo in postavil na korenino metazoov tip acelnih turbelarijev.

Haecklova hipoteza stoji in pada s teorijo o gastrei oziroma s tezo o palingenetskem značaju najmlajših ontogenetskih stopenj najnižjih evmetazoov. Kljub tako šibki utemeljitvi je Haecklova teza ohranila veljavo do danes. Nekateri izmed modernih specialistov knidariologov so šli celo še dalj po tej napačni poti, tako n. pr. oba obdelovalca razreda *Hydrozoa* v velikem priročniku zoologije, urejevanem po Kükenthalu in Krumbachu. Broch (10), ki je obdelal hidroide in trahiline meduze, zastopa mnenje, da je primarno planktonska faza v filogeniji knidarijev oz. hidrozoov trajala dalj časa, kakor je mislil Haeckel, namreč, da se je blastea razvila v pra-

knidarijsko aktinulo; dosledno bi jo moral imenovati aktineja, ker je aktinula recentna larva maloštevilnih hidrozoov. Iz aktineje bi se na eni strani po izvršenem spuščanju na dno morja (iz katerega razloga so to storili?) razvili hidropolipi, na drugi strani ob vztrajanju v planktonskem okolju pa trahiline meduze. Dosledno po Brochovi hipotezi bi se bil tip hidromeduze razvil dvakrat, prvič iz planktonske aktinee in drugič, geološko mnogo pozneje in na bistveno drugačen način, iz sesilnega hidropolipa oziroma hidranta. Enaka neprijetna posledica zadene tudi hipotezo obdelovalke sifonofor Moserjevo o prameduzi kot praobliki knidarijev. Teorijo Moserjeve sem že prej podvrgel ostri kritiki (Hadži, 50) in se ne bom tukaj z njo pečal več, ker sem danes še bolj prepričan kot takrat o zgrešenosti takšne izumetničene konstrukcije. Celo Brochu se zdi nekoliko negotovo, ali je primarna oblika polip ali planktonska meduza, in se je komaj odločil za prvo alternativo, medtem ko govori njegova teza prav za prav o paralelnem razvoju obeh osnovnih oblik knidarijev. Ščelkanovcev (102) zastopa tudi tezo o planktonskem poreklu knidarijev in primatu meduzne oblike; po njem je polipna oblika neke vrste ličinka naprednejše stopnje, nastale iz planule, kar je povsem zgrešeno. Prav je, da omenim pripombo Moserjeve, da vidimo tipično blastulo in gastrulo v ontogenijah sifonofor le izjemoma, in sicer ravno pri najvišjih formah, torej nasprotno kakor bi pričakovali po biogenetskem osnovnem zakonu. Isto velja tudi za hidroide in se aktinula pojavlja kot že zelo specializirana ličinka najvišje stoječih hidroidov; torej je jasno, da nikakor ne gre za palingenetske znake. Čuditi se moramo, da ni že samega Haeckla motilo dejstvo, da je pri knidarijih in zlasti pri najnižjih med njimi, pri hidrozojih, tipična blastula in gastrula tako redka prikazen in da je zanje tipična planula s solidnim entodermom, da pa je način tvorbe planule tako zelo raznosteren.

Ne da bi si prizadeval navajati tukaj vse mogoče modifikacije Haecklove hipoteze, naj omenim bistveno korekturo, ki jo je izvršil Haacke (40, str. 257 sl.) mimogrede kot neko možnost, ki pa se pozneje ni izkoristila, t. j. da bi bila praoblika »zoofitov« lahko že bilateralno simetrična

oblika, ki bi šele naknadno ob prilagoditvi na sesilni način življenja postala radialno simetrična. Velika večina avtorjev pa vidi v današnji hidri (trdoživem) podobo praoblike knidarijev in s tem metazoov, kljub temu da v ontogenezi hidre ni prav nič ohranjene rekapitulacije v smislu teorije o gastreji. Kljub nasprotni trditvi Franza (30, str. 241) je danes za vse prave poznavalce hidroidov izven dvoma, da je trdoživ zelo specializiran presnovodni tip, ki je sekundarno postal solitaren in premakljiv.

Bistveno modifikacijo Haecklove teze vidim še v tem, da danes velika večina avtorjev izloča spužve iz ožjega kroga »celenteratov«, s čimer je naloga filogenetika nekoliko olajšana. Dvome o pravilnosti izvajanja gastreadov iz gastree oz. blastee na Haecklov način je izrazil Lang (82, str. 459): »Wir stehen sonach auf einem etwas unsicheren Boden, wenn wir Haeckel folgend einen Einstülpungsvorgang als jenen Umwandlungsprozeß betrachten, durch welchen die hypothetischen Stammformen der Metazoen aus volvoxähnlichen Blasteaden in die zweischichtige Form der Gastreaden übergeführt wurden.« Po Langu je bolj verjetno, da se je tvorba pračrevesa izvršila ob prednjem koncu svobodno plavajoče blasteje na ta način, da je takoj postala troslojna in da je kot taka, kar podčrtavam, že imela v koži strupene žleznice. Vendar ima tudi Lang hipotetsko Archhydro za praobliko vseh knidarijev.

V Haecklovi hipotezi manjkajočo argumentacijo v ekološkem pogledu o prehodu praoblike evmetazoov iz planktona v bentos skuša nadoknaditi Kemna (67); izrečno se zaveda težkoč, na katere nujno trčimo, ko hočemo izvesti rekonstrukcijo filogenije knidarijev zgolj na podlagi njih ontogeneze; meni celo, da je to vprašanje na tej podlagi sploh nerešljivo. Le za blastulo in planulo oz. za njih filogenetske »correspondents« misli, da so brez dvoma bili svobodno plavajoči (»ciliomoteurs«); neke svobodne celoplane, opremljene torej s črevesno votlino, da sploh ni bilo. Preselitev blasteadov oz. planule iz planktona v bentos spravlja Kemna v vzročno zvezo s prehodom od režima mikrofagije (požiranje drobcev po posameznih celicah) na režim makrofagije ali inkorporiranja večjega zalogaja; pri tem postane

živalca težja in se pogrezne na dno; najprej le prehodno po vsakem požiranju plena in končno za stalno, ko se prilepi za podlago. Že ta praoblika (gastrea stomatée) je imela knide, katerih skupine pa so dale podlago za razvoj lovke okrog ustne odprtine. Torej je polip prvotna oblika, iz katere je sekundarno nastala meduza, iz te pa ktenofore, iz teh končno polikladni turbelariji. Skifozoa in Antozoa bi bili stranski razvojni liniji.

Iz te največje skupine avtorjev, ki sledijo bolj ali manj modificirani Haecklovi tezi, naj omenim še V. Franza (29), ki je najmlajši naslednik samega Haeckla na Jenškem inštitutu in mu je živalska filogenetika glavna delovna naloga. Njegovo stališče je izredno konservativno, saj vztraja celo pri sistemski skupini Gastreadov ali Celerenteratov, ki obsega spužve, knidarije in ktenofore. Franz hoče pri Volvoxu — nekakem predniku vseh metazoov — videti nekak začetek gastrulacije. Trditev Franza (30, str. 239): »Die stammesgeschichtliche Ableitung der Metazoen von volvox-ähnlich zu denkenden Wesen ist übrigens ohnedies die Annahme aller Forscher, die sich mit dieser Frage beschäftigen« ne bo držala. Meni se zdi veliko bolj verjetno, da je Volvox zelo specializirano in svojevrstno bitje, stoječe daleč stran kot konica stranske vejice rodoslovnega drevesa. Za spužve meni Franz, da niso »so reine Gasträen wie die ... Nesseltiere«, ker da so se z usti pritrdile za podlago in dobile nove telesne odprtine. Kako pa naj si to predstavimo? Kako neki naj bi se bila ta hipotetska praspužva preživljala, ko se je spustila iz planktona (in zakaj bi ga bila zapustila, če se ji je tam dobro godilo?) na dno in s svojo ustno odprtino prijela za solidno podlago, preden se je mogel razviti povsem drugačen sistem prehrane z dovajanjem vode skozi številne odprtine v telesni stenki (pore) in z odvajanjem skozi eno samo, sedaj aboralno odprtino. Po tej poti prav gotovo ni šel filogenetski razvoj spužve.

Knidariji naj bi bili po Franzu čisti gastreadi in današnja Hydra praobliki najbližja, kljub temu da mora Franz priznati, da je marsikaj pri hidri zelo specialno in napredno. Ne verjamem, da bo Franz našel odmeva med

zoologi, ko izraža mnenje, da so se knidariji komaj dvignili nad organizacijsko stopnjo gastreadov zaradi knid, presnovno zelo zahtevnih, kompliciranih in veliko energije trošечih tvorbo, in zaradi pomanjkanja izločevalnega organa, češ da »beides zusammen gestattete nicht die Ausbildung einer tiefer greifenden Anatomie« (30, str. 241). Kaj pa spužve? Ali ni bolj razumljivo misliti na sedentarni način življenja, ki je karakterističen za obe skupini?

Glede ktenofor zapuščā Franz staro, splošno odklonjeno stališče izvajanja iz hidromeduze ter jih, sicer v nedoločni obliki, izvaja iz planktonskih ličink aktinij »durch eine Art von Neotenie« (30, str. 244), da bi pojasnil posebne simetrijske razmere ktenofor. Ta Franzova teza nikakor ne more zdržati resne kritike (primerjaj ontogenezo, zgradbo lovk in čutnega centra na aboralnem polu ktenofor, upošteva je dejstvo, da ktenofore nimajo knid). Omenjam pa to povsem zgrešeno tezo zato, ker je v zvezi z izvajanjem turbelarijskih črvov po Franzu.

Kljub temu, da so se vsi moderni raziskovalci turbelarijev postavili proti Lang-Chunovi tezi o izvajanju turbelarijev iz ktenofor in da je sam Haeckel izvajal pračrve iz gastreadov, vendar meni Franz, da ni treba opustiti misli, da so polikladni turbelariji »ungefahr als zum Kriechen übergegangene, hierbei zu ihrer Scheibenform abgeplattete Quallen...« Vendar se zdi, da Franz glede porekla črvov ni povsem odločen, ker omenja tudi druge možnosti in končno izjavlja: »Einwandfrei entscheiden kann aber diese schwierige Frage einstweilen niemand« (30, str. 246). Vsekakor bi Franz trčil na manj težkoč, ko bi bil ostal na starem stališču Haecklovem oz. Graffovem glede pračrvov. Glede ktenofor pa sem podal razlago, ki prej tako zamotano situacijo prav sprejemljivo razčiščuje (Hadži, 48).

Vpričo kar preveč očitnega dejstva, da ravno pri najnižjih skupinah metazoev, kjer bi to najprej pričakovali, ni v ontogenezah tipične mehurjaste blastule in s pomočjo invaginacije nastale gastrule kot rekapitulacije stopnje blastea in gastrea v filogeniji, se ni čuditi, da je cela vrsta zelo uglednih zoologov odstopila od prvotnega Haeck-

lovega stališča, njegove teorije o gastrei in rajši vzela za knidarije tipično larvo planulo kot podobo skupnega prednika. Omenjam le nekaj teh hipotez. Tako n. pr. misli Ray Lankester (1873, 1877), da se je iz solidne morule, ki prebavlja v centru telesa, z delaminacijo razvila diblastula ali planula brez ustne odprtine, a s centralno prebavno votlino, usta pa da so se odprla naknadno spredaj, kjer je živalca že tako sprejemala hrano in oddajala odpadke. Bil bi torej stadij gastrule višji kot stadij planule. Mečnikov izhaja v svoji hipotezi o fagociteli ali parenhimeli iz blastuli podobnega organizma, iz čigar epitela so se pogreznile posamezne celice v centralno votlino, ko so sprejele drobno hrano, da jo tamkaj v miru prebavljajo; tako je nastal prebavni parenhim (po Goetteovi in Lameerovi modifikaciji naj bi to bile prvotno spolne celice!), ki se je pozneje konstituiral v prebavni epitel okrog prebavne votline; ustna odprtina je nastala pa naknadno. Bütschlijeva Placula bi bila dvoslojna ploščica, ki se naknadno upogne v dvostenško čašo, torej gastrulo. Vse te in druge podobne hipoteze so postavljene z namenom, da se olajša in utemelji sicer neumljivi in nemotivirani prehod od stopnje morula-blastule h gastruli pri prenosu ontogenetskih dogodkov v filogenetske. Vse te modifikacije ne spreminjajo bistva hipoteze o gastreji, kakor jo je postavil Haeckel, in je ne morejo rešiti, ker je zgrajena na napačnih premisah.

Prav do tega stališča so se prej kot zoologi prerinili paleozoologi, in sicer ravno zato, ker niso bili pod suggestivnim vplivom ontogenetske morfogeneze in se ozirajo le na primerjalno morfologijo odraslih živali, upoštevajoč njih način življenja in življenjski prostor. Glede porekla »celenteratov« so paleontologi bolj kritični in previdni. Tako n. pr. piše O. Kuhn, naslanjajoč se na Schindewolf, naravnost: »Die Wurzel der Coelenteraten ist unbekannt« (O. Kuhn, 78, str. 15). Ko sem že koncipiral svojo tezo o izvajanju knidarijev, študirajoč paleontološko literaturo, sem našel tukaj mnenja, ki so mi zelo ugajala in do katerih so paleozoologi očitno prišli ob študiju fosilnih ostankov antozoov. Omejim naj se na citiranje sledečega odstavka pri Kuhn, da si moramo: »...die Stammes-

formen der Nesseltiere als bilateral, nicht radial gebauten, kriechenden oder freischwimmenden Organismen vorstellen haben. Coelenteraten, die sich festsetzten, besaßen ursprünglich bilateralen Bau, der durch die Sessilität dem radialen Bau Platz machte«, »unter diesem von Schindewolf vertretenen Gesichtspunkt sind alle jene Theorien zu revidieren und abzulehnen, welche von den Radialia (Coelenteraten) die Bilateralia ableiten und in der Ontogenie von Larven den Übergang von der Radialität zur Bilateralität suchen«. Samo na tej osnovi pridemo lahko do zadovoljivega rezultata.

Končno bi še omenil, da izvrstni poznavalec turbelar-nih črvov Bresslau (9, str. 65), razpravljajoč o poreklu turbelarijev, izraža mnenje, da ne bo mogoče priti v tem vprašanju do končne sodbe, dokler ne bo pojasnjeno vprašanje filogenije knidarijev, kar imam tudi jaz za popolnoma pravilno. O najožji sorodnosti teh dveh tipov nihče ne dvomi, vendar je doslej njih medsebojni genetski odnos ostal žal nepojasnen. Veliko so temu stanju krive povsem ponesrečene teze o izvajanju turbelarijev iz ktenofor, teh pa iz hidromeduz, torej knidarijev. Take misli je treba popolnoma opustiti; že s tem je dosti pridobljeno za pravilno rešitev problema. Enako odločno je treba končno odkloniti tudi večkrat zastopano tezo (Sedgwick, Lameere, Bütschli) o filogenetski zvezi knidarijev, in sicer dozdevno najvišjih med njimi, t. j. antozoov tipa aktinij, navzgor proti bilateralnim in obenem segmentalnim ter s celomskimi vrečami opremljenim anelidom, izvajajoč iz ciklomerije metamerijo. Ta postopek se mi zdi kakor nek zapozneli poskus po metodah idealistične morfologije iz preddarvinistične dobe na osnovi nepopolnega poznanja zgradbe tipov (vertebrat naj bi bil s trebuhom navzgor hodeči artropod).

4. Filogenija knidarijev

a) Osnovne teze.

Prehajajoč sedaj na sam predmet razpravljanja, na filogenetske odnošaje knidarijev, imam za potrebno poudariti neke ugotovitve in pa predpostavke po točkah, da dobimo jasno podlago za nadaljnja izvajanja.

1. Glavni temelj raziskovanja nam v pomanjkanju fosilnega materiala ne nudi ontogenija, temveč primerjalna anatomija (morfologija) ob velikem upoštevanju ekologije.

2. Niti planktonski niti sesilni bentonski način življenja ne predstavljata primarnega načina življenja v morju, temveč sta oba sekundarna in specialna, izšla iz svobodnega, usmerjenega premikanja nad podlago ali ob njej. Torej je primarni in splošni način življenja bentonsko vagilen, z undulipodiji.

3. V vzročni zvezi s tem ni mogla biti splošna oblika telesa praevmetozoov ne rotacijska (n. pr. krogla, elipsoid, valj) in homaksona niti radialno simetrična, temveč heteraksona in bilateralno simetrična.

4. Metazoi niso nujno nastali monofiletsko; bolj verjeten je polifiletski razvoj, že glede na sedaj živeče tipe; morda jih je nekaj medtem že izumrlo. Nas tukaj zanima le glavna razvojna linija Eumetazoa.

5. Že prej sem pokazal, da knidariji nimajo ožjih sorodstvenih odnosov ne s spužvami (Hadži, 46) ne s ktenoforami (Hadži, 48). Spužve so stransko steblo z lastnim korenem med submetazoji; ktenofore so sicer evmetazoji, izvajam jih pa, kakor že omenjeno, iz prednikov današnjih polikladnih turbelarijev, in sicer iz njihovih planktonskih ličink z neotenijo, torej slone njih sličnosti z meduzami le na konvergencah.

6. Preostaja razmotrivanje sorodstvenih odnosov le med knidariji in amernimi aproktnimi črvi, t. j. turbelariji.

7. Ako upoštevamo le sedaj živeče živali (evmetazoe), vidimo, da se ne nahajajo najprimitivneje zgrajene oblike med knidariji, marveč med turbelariji, kljub temu da so knidariji sesilni in da ta način življenja predisponira k poenostavitvi zgradbe. Ker fosilnega materiala ni in ga tudi v bodoče ne moremo pričakovati, smemo sklepati, da so tudi v geološki preteklosti stali knidariji anatomsko više, tudi najnižji med njimi, kot pa primitivni tip turbelarijev (acelni).

8. Knidariji so specialistični, sekundarno sesilni tip in zato radialno simetričnega telesa, vsaj na splošno; torej jih moramo imeti za stransko vejo na glavnem deblu evmetazojev; progresivni razvoj navzgor torej ni šel skozi knidarijski tip.

9. Splošno veljavno mnenje, skoraj bi rekli aksiom, o katerem ni bilo ne dvoma ne diskusij, je, da je med knidariji najbolj primitiven, torej v sistemu prvi razred Hydrozoa; v okviru teh pa imajo večinoma (ne splošno) trdoživa iz presne vode za najbolj primitivnega knidarija sploh oziroma za temu najbližje stoječega. Progresivna razvojna linija, izhajajoča iz hidrozojev, naj bi se bila nadaljevala z razredom Scyphozoa in zaključila z najvišje stoječim razredom Anthozoa. Dokazov za ta potek filogeneze nimamo; domneva pa temelji enostavno na dejstvu, da v tej smeri raste anatomska komplikacija telesne zgradbe polipne forme knidarijev (primerjaj prečne prereze!). Spričo dejstva, da imamo opravka s sesilnimi živalmi in da sesilnost ne pospešuje progresivnega razvoja, temveč podobno kakor parazitski in celo planktonski način življenja povzroča poenostavitev zgradbe, imamo polno pravico za podmeno o nasprotni smeri poteka filetskega razvoja. Za to bomo prispevali celo vrsto dokazov in indicij.

10. Knidariji nastopajo — z značilno izjemo baje najvišje stoječih antozoov — v dveh na videz zelo različnih oblikah: kot sesilni polipi in kot planktonske meduze. Zelo dobro je utemeljeno in od večine specialistov sprejeto mnenje, da je primarna oblika knidarijev polipna in da se je iz nje sekundarno, ko se je prilagodil polip življenju v planktonu, v zvezi s prevzemom spolne funkcije samostojno

razvila meduza — pri hidrozoih hidromeduza in pri skifozoih skifomeduza. Zato je umljivo, da meduze stojijo po ustroju na višji stopnji kot polipi.

11. Ko odklanjamo tezo o knidarijih kot korenu evmetazojev in s tem teorijo o gastreji, bo treba konstruirati verjetni začetek ali korenino amernih črvov, t. j. izvajanje praevmetozoona iz submetazojske stopnje.

b) Filogenetsko razmerje med knidariji in turbelariji.

Glede filogenetskih odnosov med knidariji in turbelariji kot najnižjimi amernimi črvi imamo na razpolago tri možnosti. Prvič bi mogla oba tipa izvirati iz skupnega korena nižje organizacijske stopnje, n. pr. planuloidne. To misel je zastopal Haeckel in po njem veliko drugih zoologov. To je najbolj indiferentna teza in a priori verjetna, zlasti ako modificiramo Haecklovo hipotezo in vzamemo, da so predniki obeh skupin bili bentonski organizmi z le planktonskimi larvami. Divergenca naj bi šla v dve smeri: v smer svobodno gibljivih črvov in v smer sesilnih knidarijev. Moderni turbelariologi so se v tem oziru popolnoma priključili mnenju v. Graffa (35), najznatnejšega starejšega specialista na tem področju, ki izvaja turbelarije iz planuli podobne nižje stopnje, iz katere so se razvili najprej Acoela in iz teh postopno ostale podskupine turbelarijev. Glede knidarijev nas ne more ta prva možnost zadovoljiti, ker nam ne more pojasniti številnih organizacijskih potez, ki so skupne turbelarijem in dozdevno najvišjim oblikam med knidariji, antozoom, kakor je predvsem bilateralna simetrija aksialnih organov. Zato to možnost odklanjamo.

Druga možnost je v tem, da bi se iz knidarijev kot na splošno nižje organiziranih živali bili razvili više organizirani turbelariji. Pot za tako razlago je utrl prav za prav Haeckel s tem, da je zastopal mnenje o filetski zvezi med planktonskimi hidromeduzami, ki so više organizirane kot sedentarni polipi, in pa med ktenoforami. Posebno ko so bile odkrite po dnu lazeče vrste ktenofor, ki nas zelo spominjajo na turbelarne črve, zlasti polikladne, je tozadevna Langova

teza pridobila precej somišljenikov. Zoper Langove teze je zelo govorila neka njena neprijetna posledica: polikladni turbelariji naj bi bili izhodni tip turbelarijev; očitno anatomski nižje stoječe skupine, kakor Acoela, Alloecoela in Rhabdocoela, pa naj bi bile nastale iz polikladov z regresivnim razvojem. Sami turbelariologi so z malo izjemami (Wilchelmi, Boas i. dr.) Langovo tezo kot neutemeljeno in neverjetno odklonili. Toda tudi izvajanje ktenofor iz knidarijev je popolnoma zgrešeno. V tem ne pomaga niti hipoteza Goetteova o izvajanju skifomeduz in ktenoforov iz skupne planktonske »skifule« kot nekake višje stopnje gastree z ektodermnim žrelom. Druga možnost torej za nas sploh ne more priti v diskusijo in jo odklanjamo.

Preostaja tretja možnost: izvajanje knidarijev iz turbelarijev. Na prvi pogled kaj malo govori v prid te možnosti, zlasti ako primerjamo med knidariji dozdevno najnižje stoječe popolnoma radialno simetrične hidrozoe s popolnoma bilateralno simetričnimi, svobodno gibljivimi turbelariji. Razlike so skoraj v vseh ozirih velikanske. Ako pa poskusimo primerjavo med turbelarom in antopolipom, se situacija takoj obrne v prid tretje izmed naštetih možnosti. Hipoteza, zgrajena na tej možnosti, se je izkazala po svoji hevristični vrednosti. Marsikaj na histološki (knide!) in anatomski zgradbi pri knidarijih, kar je bilo na dosedanji primerjalni podlagi nerazumljivo, postane jasno in umljivo. Teza, da je antopolip filogenetsko starejši kot skifopolip in hidropolip, četudi tako tuja našemu ukoreninjenemu nazarju, ne le ne dela težkoč, kakor jih je delala teza o primarnosti polikladov, marveč se veliko bolj prilega okviru splošnih dejstev o razvoju živalskih tipov. Povsod v živalskem sistemu vidimo, da so sesilni tipi v primeri s sorodnimi svobodno gibljivimi zgubljali na komplikaciji svoje organizacije. In ravno v okviru kolena črvov, tako nižjih kakor tudi višjih, je večkrat prišlo do razvoja stranskih razvojnih linij s sesilnim načinom življenja, vedno z enakimi posledicami: regresijo organizacije na splošno ob regresivnem razvoju nekaterih organov, katerih funkcija je ravno v zvezi s sedentarnim načinom življenja. Celo med Chordoniji poznamo tak slučaj, to so Tunicati. Organ, ki ga pri-

merjalni anatomi imajo za najbolj značilnega, Chorda dorsalis, je pri tem šel v izgubo, da se v ontogenijah prehodno pojavlja in da pri ličinkah celo funkcionira.

Naša nova hipoteza se razlikuje od stare, njej najbližje, po tem, da predpostavlja točko divergence ali razhajališča med praturbelariji in praknidariji na rodoslovnem drevesu više navzgor; prestavlja jo v mlajšo geološko dobo, bližjo sedanjosti, ko so turbelariji že dosegli nekako stopnjo današnjih rabdocelnih turbelarijev, torej stopnjo stoječo nad stopnjo acelnih. Druga glavna razlika je v tem, da vidi naša teza praobliko knidarijev v tipu antopolipa. Ker smo se tako navadili imeti »gastreadske« knidarije za najnižji tip evmetazoov in torej za filogenetsko izhodišče črvov in pa videti v hidri praobliko knidarijev, antopolipa pa kot vrh progresivne razvojne linije, ki naj bi se celo direktno nadaljevala v segmentirane coelomate, je pričakovati, da bo preusmeritev trčila na veliko opozicijo in ugovarjanje ter kritiko ali celo odklanjanje. Potrudil se bom, da s številnimi in, kakor sem prepričan, tehtnimi argumenti olajšam potrebno preorientacijo. Reč je vredna napora v vsakem primeru, celo če bi se končno izkazala hipoteza za neveljavno, bi to tudi pomenilo napredek, ker bi se ena konstrukcijska možnost izkazala kot napačna in prepustila mesto boljši, bolj verjetni.

5. Paleontologija in turbelarijska teorija

V metodološkem delu razprave sem kratko omenil, da ni pričakovati, da bi nam paleontologija v dokaz naše teze mogla nuditi nesporne dokumente — namreč fosilne ostanke — naravnost prehodnih ali vmesnih oblik med turbelariji in knidariji. Če se omejimo le na materialno stran problema, moramo ugotoviti, da se je razhod ali cepitev obeh razvojnih linij amernih črvov in knidarijev vršila najbrž v tako starih (prekambrijskih) časih, da nikakor ni računati z ostanki, ki bi bili prikladni za dovolj natančno morfološko analizo; tudi niso mogle tedanje drobne in nežne živalce brez skeletnih delov, sposobnih za fosilizacijo, pustiti uporabnih sledov. S tem pa še nikakor ni rečeno, da ne bi paleozoologija v razpravi o poreklu knidarijev imela kaj tehtnega prispevati. Znano je zelo veliko in zelo različnega fosilnega materiala knidarijev začeniši že s kambrijem. Po Kieslingeru (69) je Walcott iz Kambrija opisal že prave akalefe in te nas silijo domnevati že dolgotrajni predhodni razvoj. Omenil sem že, ne le da paleontološki material ne nasprotuje naši tezi, temveč nam nudi dragoceno oporo, seveda v zvezi z morfološko primerjavo med fosilnimi in recentnimi oblikami.

Meni se zdi, da gre O. Kuhn (78, str. 1) v svojih splošnih razmotrivanjih predaleč, ko trdi: »Tatsächlich liegt der Palaontologie allein die Wirklichkeit der Organismengeschichte vor; sie kann daher die Führung in phylogenetischen Fragen beanspruchen, erfasst sie ja den historischen Werdegang des Lebens.« Nepopolnosti paleontološkega materiala iz mlajših geoloških časov, popolno pomanjkanje iz zelo starih in najstarejših, zraven še eventualne napačne razlage materiala samega (primerjaj negotovost pri presoji sicer bogatega materiala graptolitov) niso edine težave, priključuje se jim še načelno: med paleontologi zelo razširjeno

pojmovanje o popolni samostojnosti in samobitnosti t. i. velikih ali osnovnih gradbenih tipov živali (arhitipi). Sicer tudi med zoologi samimi ne primanjkuje avtorjev, ki stojijo na enakem principialnem stališču. Izmed modernih in zelo uglednih naj omenim le R. Wolterecka (113, str. 243/244). Izhajajoč iz najvišje stoječega osnovnega tipa (»Grundtypus«) Chordonia izvaja Woltereck sledeče: »Neben diesem Gefügetypus gibt es unter den vielzelligen Tieren nur noch drei andere Baupläne, die ebenso für sich dastehen, ebenso wenig auf andere Grundtypen bezogen, von ihnen »abgeleitet« werden können. Das sind die Hohltiere (mit dem selbstständigen Paralleltypus der Schwamme), die Echinodermen und die bilateralen »Wurmartigen« (mit zahlreichen Zweig- und Nebentypen), dazu also als vierter Grundtypus die Chordatiere und Wirbeltiere.« Tudi Kuhn postavlja vprašanje: »sind auch die Typen voneinander ableitbar?«, ne da pa direktnega odgovora na postavljeno vprašanje. Ne da bi se spuščal tukaj v razmotrivanje o upravičenosti take omejitve evlucijskega principa, jo imam za nepotrebno nedoslednost. Za same knidarije ne vidim nobenih posebnih težkoč izvajanja iz primitivnih bilateralij in ravno v tej smeri nam paleozoologija nudi dragocen material. O. Kuhn (78, str. 11) sicer trdi »Die Wurzel der Coelenterata ist unbekannt«, dodaja pa izredno važno ugotovitev paleozoologov, predvsem Schindewolfa (98): »Sicher erscheint heute, dass wir uns die Stammform der Nesseltiere als bilateral, nicht radial gebauten, kriechenden oder freischwimmenden Organismen vorzustellen haben. Cölenteraten, die sich festsetzten, besaßen ursprünglich bilateralen Bau, der durch die Sessilität dem radialen Bau Platz machte.« In ravno to spoznanje nam daje možnost premostiti v sedanji dobi obstoječo ostro mejo med obema dozdnevno osnovnima tipoma: med knidariji in črvi. Komparativna morfologija nam omogoča še bolj konkretizirati genetsko zvezo med praknidariji in pračrvi ali tipogenezo (po Habererju) knidarijev.

Za čudo nista ne Schindewolf in zlasti ne O. Kühn, ki se je specialno pečal s filogenetiko hidrozojev, iz izredno važnega dejstva primarne bilateralne simetrije prednikov

knidarijev izvedla potrebne konsekvence. Najbrž ju je oviralo enodušno stališče zoologov glede sistematike knidarijev (vrstni red razredov: Hydrozoa, Scyphozoa, Anthozoa), temelječe na rastoči komplikaciji zgradbe. Fosilne najdbe niso nasprotovale postavitvi takega vrstnega reda, zlasti če imamo Stromatoporoidea za Hydrozoa, Conularia, Hindsove (62) in Walcottove akalefe pa za Scyphozoa. Sama paleozoološka dejstva, kritično uporabljena, pa nas nikakor ne silijo k vztrajanju pri običajni shemi sistemizacije knidarijev. Glede Stromatoporidov si niti paleozoologi sami niso edini v naziranju, ali gre res za knidarije oz. hidrozojske prednike. Tudi O. Kühn (78) nas ni mogel prepričati o resnični hidroidski naravi stromatoporov, še manj pa da bi njih »astrorize« imele kaj opraviti s tvorbo hidromeduz. Stromatoporidi delajo vtis zelo specializirane skupine sesilnih živali, ki je brez sledu izumrla že v mezozoiku, ravno tako kakor sta izumrli obe sorodni skupini Labechiidea in Sphaeractinoides. Nedvomno hidroidski ostanki so šele iz krede znani, in sicer takoj iz treh zelo specializiranih atekatnih familij, ki se odlikujejo po tvorbi močnega poapnjenega zunanjšega skeleta. Tle tipi zahtevajo že dolgotrajen razvoj, pa ne iz smeri stromatoporidov. Nič se ne bi spremenilo na tem splošnem stanju niti v primeru, če bi po Chapmanu in Thomasu (cit. po Fortschritte der Palaontologie, Bd. 2, 1939) opisani ostanki res pripadali kampanularidom (kar pa se zdi, da ni slučaj in je ime Fam. Campanularidae uporabljeno samovoljno za nekatere graptolite), saj segajo hidrozoji prav gotovo daleč nazaj v paleozoik. Kako si pa misli O. Kühn priključek hidrozoov na skifozoa v primeru, da bi bili stromatoporidi hidrozoji, konulariji pa (vsaj deloma) skifozoji?

Nekoliko drugače je z vprašanjem Conularidov (Kiderlen, 68, Bouček, 5), zlasti če upoštevamo recentne skifopolipe iz rodu *Stephanoscyphus* (primerjaj E. Leloup, 84, in Taku Komai, 69) z zunanjim kitinastim skeletom, kar paleozoologi premalo upoštevajo. Tudi glede konularij so mnenja paleozoologov zelo deljena in je zelo verjetno, da dobršni del fosilij, ki jih danes štejejo med konularije, nima s knidariji nič opraviti. Za del konularij pa je spričo izredne

sličnosti s peridermnim skeletom stefanoscifa zelo verjetno, da so res skifozoji, četudi moramo pripustiti možnost, da gre za konvergenco oz. paralelni razvoj, zlasti ker bi konularije po paleozoologih imele v triasu popolnoma izginiti. S stališča filogenetike je po našem mnenju najvažnejše dejstvo, da so ravno najstarejši ostanki konularij (*Serpulites*) pa tudi nekateri drugi disimetrični; to lahko imamo za prehod od bilateralne simetrije k radialni. S Kiderlenevljim izvajanjem, da gre za razvoj meduzoidne, svobodno plavajoče forme iz polipoidne ob ohranitvi skeleta, ne moremo soglašati; da bi današnje skifomeduze nastale s posredovanjem oblik, ki plavajo s krpastimi robovi odprtine cevke, se nam ne zdi verjetno. Tipična strobilacija, tako karakteristična za skifozoje, poteka povsem drugače; tukaj gre za prečno oddelitev distalnega čaškastega dela skifopolipa ob vztrajanju proksimalnega dela v stanju regeneriranega skifopolipa. Mogoče je, da so konulariji stranska, zgodaj divergentno se razvijajoča, a sedaj že izumrla razvojna linija, ki pa tvori v svojem začetnem delu izhodišče za razvoj današnjih skifozojev in morda še drugih stranskih vej knidarijev. Pod preprostim in enoličnim stožčastim peridermnim eksoskeletom se lahko krijejo polipi zelo različne zgradbe mehkih, živih delov. Proti izvajanju pravih skifomeduz iz plavajočih konularij priča tudi novejša najdba skifomeduze iz algonkija Grand Canyonu v Coloradu (U. S. A.) (Hinds, 62.).

Paleozoologija nas uči, da se antozoji v večjih množicah kot Tetracorallia pojavljajo šele v zgornjem oddelku spodnjega silura (Ordoviciu), in sicer dobimo takrat ne le že zgotovljeni tip tetrakorala, temveč tudi celo vrsto podtipov, kar velja tudi za drugo veliko skupino paleozojskih antozojev, za Tabulata (O. Kuhn, 79, str. 20/21.). To dejstvo je vsaj navidezno v nasprotju z našo tezo o primarnosti antozojev med knidariji, saj poznamo iz še starejših skladov ostanke skifozojev (akalefne meduze in konularije) in celo hidrozojev (v koliko stromatoporidi in njihovi sorodniki resnično pripadajo hidrozojem). Resnični položaj pa je drugačen. Tabulata in Tetracorallia sta že zelo specializirani skupini; njuna fosilizacija je bila olajšana, ker sta imeli dobro razvit apneni skelet. Po drugi strani to niso

najstarejši znani ostanki antozojev. Po Kuhnu (77, str. 20.) je eden najstarejših in najprimitivnejših rodov koraljnikov *Tetradium*, ki združuje v sebi znake tabulatov in tetrakoraljev. Zlasti je pomembno za našo tezo, da je tetradium imel cevast skelet, večinoma s štirimi dolgimi septi in da ga Okulitch ima za predstavnika posebne skupine Protanthozoa. Sicer so ostanki antozojev že iz prekambrija opisani (Archaeocyathidae). Po Mc Murichu (cit. po Paxu, 92) lahko ločimo v poteku razvoja antozojskega septalnega sistema tri stadije (protoknemski, deuteroknemski in zigoknemski) in tetrakorali kažejo že znake tega tretjega, najmlajšega filetskega stadija.

Za pravilno presojanje absolutne in relativne starosti fosilnih ostankov knidarijev je treba upoštevati še dejstvo zaporednosti v razvoju skeleta, pri čemer prav kakor pri septalnem sistemu antozojev ne smemo pozabiti, da ohranijo nekatere skupine poleg novejših stadijev lahko tudi tip zgradbe starejših stadijev. Najstarejši, prvotni stadij je brez dvoma brezskeletni; to pomeni, da ni ne zunanega ne notranjega skeleta (do stanja hrustanca otrdeli zdriz skifomeduz moramo že šteti k notranjemu skeletu, saj se je pokazal sposobnega tudi za fosilizacijo). Drugi stadij je karakteriziran po zunanjem, kutikularnem, organskem skeletu, t. j. peridermu (»pseudochitin«); izloča ga ektodermni epitel na svojem površju, bolj redko med bočnimi stranmi celic kot tonofibrile. Kutikularni periderm je sposoben za fosilizacijo, zlasti če je naknadno manj ali bolj impregniran s kako mineralno snovjo (n. pr. fosfatno pri delu konularij, apneno pri najstarejših fosilnih nedvornih hidrozojih); po Franzu (29, str. 292.) je od silura naprej kar na mah poskočila uporaba apna v skeletne namene, menda zaradi neke takrat nastopivše spremembe fizikalnih razmer v morju.

Tretji stadij, sloneč na čisto drugačnem principu kakor drugi, poznamo, morda le začasno, samo pri antozojih. Centri mineralizacije na organski podlagi so v notranjosti parenhimskih ali kožnih celic. So to »apnena telesca«, ki se lahko naknadno združijo ali sprimejo v manj ali bolj soliden skelet; ta je po poreklu notranji, postane pa lahko naknadno tudi zunanji ali vsaj navidezno zunanji. Peri-

dermski in parenhimski skelet se moreta kombinirati in peridermski postane eventualno ob impregnaciji lahko sekundarno navidezno notranji ob invaginaciji ektoderma v osišče polipa ali korma. V literaturi se večinoma zastopa mnenje (n. pr. Kükenthal, 79), da je ves skelet knidarijev zgolj ektodermnega izvora; v zdrizasto medplast da zahajajo kalkoblasti iz ektoderma, to se pravi iz subepitelija, kar ni identično v fiziološko-morfološkem pomenu.

Glede na tak položaj skeletnih razmer pri knidarijih ni pričakovati, da se bodo, tudi naknadno ne, našli fosilni ostanki polipov iz prekambrijske dobe, iz katerih bi bilo mogoče spoznati, kateremu tipu knidarijev pripadajo ali če sploh pripadajo h knidarijem, ker bodo vsi manj ali bolj enake oblike in zgradbe, rožičku podobni in brez skleroseptov, četudi izvirajo od antopolipov; takšne »konularije« s. l. najdemo še med živimi živalmi (n. pr. *Stephanoscyphus*, *Cornularia*, *Perigonimus*, da navedem po en primer iz vsakega izmed treh razredov recentnih knidarijev).

S tega vidika se zdi povsem naravno in umljivo — sicer navidezno paradokсно — dejstvo, da je eden najstarejših ohranjenih živalskih fosilov sploh in seveda obenem najstarejši dobro ohranjeni ostanek knidarijev — meduza, bržkone ravno skifomeduza. Hinds (62, cit. po Paläont. Zentrbl., 15, 1940) jo je našel v rdečem peščenjaku v spodnjem algonkiju (Grand Canyon of the Colorado), torej iz proterozoikuma. V istem ležišču pa je le malo jasnih fosilij, kar pripisuje Hinds pomanjkanju fosilizacije sposobnih trdnjših skeletov takrat živečega živalstva. Pa tudi iz zgornjega silura Avstralije (cit. po referatu v Paläont. Zentrbl., 15, 1940 v poročilu o delu Rauffa) poznamo odtis meduze (*Discophyllum mirabile* Chapman). Iz devona je Rauff (l. c.) opisal meduzi podobnega knidarija, ki ga ima za »eine siphonophoroide Meduse«, t. j. sifonoforo tipa *Velella*, a to je zelo specializirana oblika; razen tega ima že prej po Kinkelinu opisano vrsto *Brooksiella rhenana*, tudi iz devona, za meduzo.

Ako pomislimo, da je skifomeduza eden izmed najbolj diferenciranih podtipov knidarijev in da je obstajal že v prepaleozoiku, tedaj je jasno, da je že takrat oz. že precej

časa pred tem morala biti izvršena diferenciacija knidarijev v vse glavne podtippe tako, da se polipoidni podtipi, četudi niže organizirani in starejši, niso mogli ohraniti v fosilnem stanju, ker niso še imeli za fosilizacijo ugodnih skeletnih delov, ali pa, ako bi se in ako so se ohranili, najbrž v obliki nežnih peridermnih cevok in čašk, niso dovolj karakteristični, da bi mogli spoznati njih pripadnost temu ali onemu tipu. Zaradi dokaj rezistentnega zdrizastega jedra meduzine plošče — to je neke vrste parenhimski notranji vezevninski skelet — pa se je mogel ohraniti spoznat odtis meduze.

Kljub dejstvu, s katerim se žal moramo sprijazniti, da ne moremo pričakovati od paleozoologov, da bi nam mogli kdaj koli podati prehodne oblike med antozoji, skifozoji in hidrozoi, še manj pa med antozoji in njihovimi turbelarijskimi predniki, nam vendar nudi paleontologija dragocen material, ki ga lahko izkoriščamo za izpopolnitev podatkov s področja primerjalne morfologije recentnih oblik. Celo kot stranske veje genealoškega drevesa popolnoma izumrli tipi nam lahko včasih veliko koristijo, ker nas poučijo o morfoloških znakih, mutacijah, nastopajočih v določenih obdobjih in eventualno ohranjenih v drugačnih kombinacijah in v manjši meri tudi pri predstavnikih glavne razvojne linije, ki pelje do recentnih oblik. Kombinacije znakov nas poučujejo o razvojnih tendencah, ki so vladale, kar je v ozki zvezi z ekološkimi razmerami. Izoblikovanje znakov je torej endogeni dogodek, njih nadaljnja usoda, kakor kombinacija, ohranitev ali izginotje, pa je po večini produkt vpliva eksogenih faktorjev.

Preden preidem na razmotrivanje glavne pridobitve v korist moje teze na področju paleozoologije, mi bodi dovoljeno na kratko obračunati z naziranjem sicer zelo uglednega poznavalca fosilnih koralnjakov Vladimira Okulitcha (92, cit. po Palaont. Zentrbl., 17, 1942) o filogeniji antozojev, do katerega je prišel kot enostranski specialist, ne upoštevajoč celotnega našega znanja tudi o recentnih knidarijih, zlasti njih ontogenezi. Zasledujoč pri Angloameričanih tako priljubljene razvojne tendence (»trends«) antopolipov iz ordovicija v globljo preteklost, si slika Okulitch prednike antozojev kot neko »mehko maso« s števil-

nimi ustnimi odprtini, izmed katerih je vsaka obdana z vencem lovk. Bili bi naj to neke vrste kormi (»kolonije«) z nejasno oddeljenimi osebki, menda na način nekaterih spužev. Šele naknadni nastop skeletnih elementov v mehki masi (torej endoskelet) naj bi bil imel za posledico podrazdelitev v personalne prebavne votline in hkrati omogočil bujnejšo rast »kolonije«. Na naslednji razvojni stopnji bi v zvezi s pojavom mezenterijev in vse večje individualizacije posameznih osebkov eventualno rezultirala solitarna oblika čaškastih poliparijev. Začetni stadij »mehke mase« spravlja Okulitch nekako v genetsko zvezo s kormi hidroidov. Torej bi izvirali antozoji iz kormov hidroidov. Osnovna teza Okulitcha je, da je najvažnejši zaključek študija mladih ordovicijskih koraljev: večina ravno najzgodnejših (nota bene: fosilno ohranjenih!) antozojev je v obliki kormijskih mas, sestojecih iz prizmatskih polipov, in to dejstvo sili do nadaljnjega zaključka, da so tudi predniki antozojev bili kormijski, le da niso imeli skeleta. Po Okulitchu razpoložljivi fosilni material ne sili k predpostavki o konularijskem videzu prednikov. Da se je izvršila v preteklosti solitarizacija prej kormijskih tipov, in sicer v več razvojnih linijah knidarijev, o tem ne more biti dvoma. Med hidropolipi in skifopolipi najbrž sedaj sploh ni primarno solitarnih oblik. Pa tudi pri nekaterih drugih velikih živalskih skupinah vidimo isti pojav, n. pr. pri briozojih (znan je le en recentni primer), pri tunikatih, pri kamptozojih. Prav nobenega razloga nimamo za domnevo, da bi bili antozoji primarno kormijski; zlasti vsa dejstva ontogeneze govore odločno proti taki domnevi, da ne omenim vse ostale morfologije. Če si primerjalno ogledamo še druge živalske tipe, tedaj vidimo vedno isti potek razvoja: po prehodu k sesilnemu načinu življenja se iz do tedaj solitarnih osebkov razvijajo kormi. K sreči ni Okulitch s svojo popolnoma zagrešeno tezo našel niti med specialisti paleozoologi odziva.

Stojimo pred izredno važnim in značilnim dejstvom, da kažejo izmed vseh knidarijev samo antozoji, tako recentni kakor fosilni, poleg ektodermnega žrela in pristnih sarkoseptov jasno in splošno izraženo bilateralno simetrijo ravno na obeh teh aksialnih ali notranjih organih, medtem ko

imajo na zunaj radiarno simetrično obliko. Kako naj si to razložimo spričo dejstva, da so tudi antozoji po večini sedentarni? Pri skifozojih, vsaj pri recentnih, ne poznamo izjeme¹ od splošno veljavne radiarne simetrije. Glede hidrozojev stojijo reči nekoliko drugače. Tu in tam naletimo na rahle izjeme, kakor n. pr. pri solitariziranem velikem *Branchiocerianthusu*, v manjši meri pri marsikateri vrsti tekatnih hidroidov (persone pri *Aglaophenia*, *Plumularia* i. dr.). Glede vseh teh primerov pa ni nikoli bilo niti najmanjšega dvoma, da gre za sekundaren pojav, t. j. da je delna bilateralna simetrija naknadno nastala zaradi specialnih razmer rasti. Tako n. pr. so gastropolipi aglaofenije reducirali osebni pecelj in se hidrant s svojo hidroteko drži neposredno hidrokaula oz. hidrokladija, kakor da bi bil pri-rasel z eno svojo stranjo vzdolž, tako da je torej nujno sledila sprememba simetrijskih razmer. Tudi drugačna sekundarna odstopanja od popolne radiarne simetrije poznamo pri hidrozojih (*Lar sabellarum* z enim samim tentakulom, meduze z eno robno lovko ali z dvema, torej odklon proti asimetriji ali disimetriji itd.). Vse to pa so povsem razumljive izjeme in drugotni pojavi, ki prav nič ne rušijo splošnega pravila, da so hidrozoji radiarno simetrični.

Tudi V. Franza (29, str. 287), glavnega zastopnika Haecklove teorije o gastrei in primarnosti hidropolipa, je dejstvo bilateralne simetričnosti antopolipa prisililo k izjavi: »Das Merkwürdigste aber ist die bilaterale Symmetrie der Korallenpolypen« in ko je omenil, v čem je te vrste simetrija, se vprašuje: »Wie mögen diese Differenzierungen an Stelle des bisher rein radiären Körperbaues zustandegekommen sein?« Ko je priznal, da je izjemni primer pri hidroidih (*Branchiocerianthus*) povsem drugega značaja, nadaljuje: »Wohl könnte man auf die Vermutung kommen, die Urform der Korallenpolypen mochte eine kriechende Bewegung gehabt haben und durch sie, wie die

¹ Edini primer, ki sem ga mogel zaslediti v literaturi, je skifomeduza *Atolla verrilli*, za katero pravi Krumbach (75, str. 590): »... ist sogar eine Spur von Bilateralität vermerkt worden, die Symmetrieebene geht durch zwei Septalknoten — was als ein Hinweis auf ein bilateral-symmetrisches Scyphistomastadium aufgefaßt wird.«

meisten Tiere, bilateralsymmetrisch geworden sein.« Bil je torej že blizu pravilne rešitve vprašanja, pa je očitno pod vplivom od Haeckla prevzete teze rajši segel po nemotivirani domnevi o predniku — imenuje ga *Archicorallium*, ki da je sicer solitaren in brezskeloten in naj izhaja iz radialno simetričnega skifopolipa, vendar pa se naknadno uleže na podlago z bokom in s tem pridobi sekundarno bilateralno simetrijo. Pri tem se Franz sklicuje na fosilne tetrakorale (*Rugosa*) z zelo izrazito bilateralnim razporedom septalnega aparata.

Pax (93, str. 899 — po Ortmannu) spravlja bilateralno simetrijo antozojev v vzročno zvezo s tvorbo kormov (»kolonij«) analogno omenjenemu primeru pri tekatnih hidroidih; in ta simetrija naj bi torej tudi pri antopolipih bila sekundaren pojav.

Brezdvomno moramo pripustiti možnost, da se razmere telesne simetrije lahko spremene v zvezi s spremembo razmerja živali do podlage (lazenje ob podlagi, pritrditev na podlago, svobodno plavanje ali visenje v vodi brez zveze s podlago). Primerov imamo dovolj iz različnih živalskih skupin, zlasti poučni so v tem pogledu iglokožci.

Glede na knidarije je jedro vprašanja, ali je bilateralna smetrija aksialnih organov pri antozojih primarna ali sekundarna in kaj pravijo k temu paleontologi. Do pred kratkim je med paleontologi prevladovalo od zoologov prevzeto naziranje o primarnosti radialne simetrije antozojev, ker so jih izvajali iz nesporno radialno simetričnih skifozojev. Celo nekateri moderni specialisti za antozoje vztrajajo na tem stališču (Weissermel, Jakovljevič, Gerth in dr., cit. po Schindewolfu) sklicujoč se na dejstvo, da je večina solitarnih tetrakoralov ležala po strani na dnu. V zadnjem času pa je glede tega nastal velik preobrat v zvezi z delom O. H. Schindewolfa (98). Že od prej je bilo znano, da vlada od vsega začetka ontogenetskega razvoja septalnega aparata tetrakoralov stroga bilateralna simetrija; opozorim naj le na povsod reproducirane shematske slike prečnih prereзов skozi najstarejši, spodnji del poliparija tetrakorala od Caruthersa. Če bi bila radiarna simetrija prvotna, bi morali pričakovati vsaj v začetku ontogeneze na osnovi biogenet-

skega osnovnega zakona ponovitev primarnega radiarno simetričnega stanja, pa ga le ni.

K sreči se tudi na skeletu odraslih tetrakoralov lahko zasleduje potek ontogenetskega razvoja septalnega aparata, ker so vsi razvojni stadiji ohranjeni v bazalnem koncu polipara. Zadošča torej, da naredimo serije prečnih prerezov skozi polipar, pa dobimo sliko postopnega razvoja septalnega aparata, ki je odmev zgradbe samega polipa oz. njegovih sarkoseptov. Za oblike, ki še nimajo ali sploh nimajo skleroseptov, seveda ni mogoča taka rekonstrukcija stanja za zgradbo živih, mehkih delov. Sicer kaže lahko tudi konični ali prizmatski peridermni skelet, ki ga izloča ektodermni epitel, na zunaj znake nagnjenja k bilateralni simetriji, le-ta pa nastane lahko kot modifikacija sicer radialnega tipa pod vplivom zunanjih razmer. Schindewolf (98) je ravno za tetrakorale dokazal, da je njih notranja bilateralna simetrija primarna, avtonomna in neodvisna od slučajnih razmer življenjske sredine, medtem ko zunanja oblika polipara lahko dobi obliko upognjenega roga sama zase, brez vzročne zveze z obliko septalnega aparata, le pod vplivom zunanjih razmer; to dokazuje možnost, da se simetrijske ravnine septalnega aparata in zunanje stene polipara križajo.

Kakor po vsej pravici poudarja Schindewolf in po njem tudi drugi paleozoologi specialisti (Weissermel, Kuhn in dr.), nas sili še zlasti dejstvo, da se ta bilateralna simetrija antopolipov tako trdovratno drži in ohrani skozi vse razvojne linije antozojev in jo še danes opazujemo zlasti v ontogeniji septalnega aparata prav pri vseh skupinah, k zaključku, da gre v resnici za zelo važno, staro in splošno lastnost, ki meče jasno luč na izvir antozojev. Edini pravilni in možni zaključek iz teh dejstev je, kakor ga izvaja Kuhn (str. 78, 19/20): »Die Phylogenie der Madreporaria (Tetracoralla — Hexacoralla) stellt eine Entwicklungsreihe von primärer Bilateralität zu sekundärer Radialität dar, wie sie geschlossener nicht gedacht werden kann. Wie bei den Echinodermata ist auch bei den Anthoza die Radialität sekundär«. Popolnoma soglašam z nadaljnjim sklepom Kuhna iz takega stanja stvari: »Einen Tierstamm Radialia gibt es infolgedessen nicht. Die Radialität der Antho-

zoen ist durch die sessile Lebensweise bedingt, wobei die Langsamkeit dieses Prozesses, der die rezenten Hexacorallen noch keine strenge Radialität erreichen liess, beachtenswert ist.« Kaj pa Scyphozoa, kaj pa Hydrozoa?

Kot zoolog moram v tej zvezi opozoriti na neki drug organ, ki je v zvezi s septalnim aparatom, ker je del prebavnega sistema, to je žrelo (pharynx), ki obdaja tudi ustno odprtino. Za paleozoologe ne prihaja v poštev, ker pač nima skeletnih lastnih delov in se ne more fosilno ohraniti. Oblika žrela in torej tudi ust trdovratno ustreza bilateralni simetriji; ker ima žrelo obliko bočno (lateralno) stisnjene cevi, imajo torej usta obliko v dorzo-ventralni smeri podaljšane reže. Šele po izgubi žrela (z evaginacijo ob redukciji septalnega aparata, tako da se bivša meja med spodnjim koncem žrela in črevesom pomakne na ustni rob?) izgubljajo tudi usta svojo režasto obliko in pridobe bodisi štirioglato (Scyphozoa) bodisi krožno (Hydrozoa) obliko.

Schindewolfov odločni korak k spremembi dosedanjega splošnega naziranja o primarnosti radialne simetrije knidarijev in s tem evmetazojev sploh je imel zelo tehtne posledice, zlasti za zoologe. Tako piše O. Kuhn (78, stran 11/12): »Unter diesem (sc. die Stammformen der Nesseltiere sind bilateral gebaut) von Schindewolf gebauten Gesichtspunkt sind alle jene Theorien zu revidieren und abzulehnen, welche von den Radialia (Cölenteraten) die Bilaterien ableiten und in der Ontogenie von Larven den Übergang von der Radialität zur Bilateralität suchen.« To je največ, kar je mogla dati paleontologija, in to je zelo veliko. Nadaljevati pa more v raziskavanju izvira knidarijev in s tem evmetozov sploh le zoologija, ker ima sedaj glavno besedo primerjalna morfologija, vedno ob upoštevanju ekoloških razmer.

Sam Schindewolf je sicer poskusil prodreti proti izviru antozojev; njegov poskus pa moram na žalost imeti za ponesrečenega, ker ga je naredil pod vplivom starega hekelijanskega naziranja ob napačni uporabi ontogenetskih dejstev.

Schindewolf (97, str. 255/6.) pravi namreč: »Ihre (sc. der Corallen) Bilateralität ist primär und auf direktem Wege entstanden durch eine Symmetrieverarmung, die von dem

homaxonen, pansymmetrischen Ei- und Blastula-Stadium über das monaxone, polysymmetrische Gastrula- bzw. Planula-Stadium unmittelbar zu dem monopodialen, bilateral-symmetrischen Jugendstadium der Koralle führt.« Gre torej za napačno aplikacijo »cenogenetskega« znaka ontogenetskega stadija v filogenezi odrasle oblike. Če bi to mnenje obveljalo, potem bi antozoji bili sicer kot taki primarno bilateralno simetrični, vendar bi njih predniki (knidarijski?) bili radialno simetrični. S tem pa se nikakor ne strinjam. Schindewolf menda le ni imel dovolj poguma, morda zaradi negotovosti o sorodniških odnosih do skifo- in hidrozojev, da bi do konca izvedel potrebne posledice, izvirajoče iz njegove teze o primarnosti bilateralne simetrije antozojev. Rajši ostaja na stališču: ignorabimus (»Über die Wurzel der Coelenteraten ist ein immer noch undurchdringliches und vielleicht niemals ganz aufzuhellendes Dunkel gebreitet«, l. c. str. 256.)

Zasilen izhod iz zagate, v katero nujno pridemo, ako vztrajamo na starem hekelovskem stališču, skuša Schindewolf najti v neki korekturi, ko pravi: »Sicher erscheint mir nur soviel, dass wir uns *Archhydra* Haeckels, die Stammform der gesamten Nesseltiere nicht als radial gebauten, sondern als bilateralen Organismus vorzustellen haben, der entweder selbst durch eine kriechende oder freischwimmende Lebensweise die Bilateralität erwarb, oder aber, wenn man ihn bereits als festsitzend denkt, diese seinerseits von Vorfahren mit entsprechender Lebensweise ererbt haben muss.« Čemu potem govoriti o *Archhydri*? Saj je glavna karakteristika prahidre, da je sesilna in radialno simetrična, da nima žrela in da ima le gladke stene črevesne cevi. Tu je treba odločno prekiniti s Haecklovo miselnostjo, sicer ostanemo glede porekla knidarijev res v temi.

Prav je storil Schindewolf, ko je odklonil ponesrečeni poskus Sedgwicka (1884), ki mu žal še danes neka-teri sledijo, izvajati bilaterije iz antozojev ob presnovi njih ciklomerije kar naravnost v metamerijo. Pravilna je tudi njegova misel, da je treba »Coelenterata« (= Cnidaria) imeti za stransko razvojno linijo. Schindewolf ni ne prvi in

ne edini, ki ima bilateralnost antozojev za primarno, že od prednikov podedovano splošno lastnost. Naj omenim le M. Neumeyerja (90, iz l. 1899.), T. C. Browna (11) in Faurota (28). Vendar je Schindewolf v tem pogledu nedvomno največ storil ne le s točnimi dokazi primarnosti bilateralne simetrije antopolipov, marveč tudi s tem, da je odprl diskusijo o poreklu antozojev na novi podlagi, mimo stare Haecklove.

Dober kos dela je za nas opravljen s tem, ko je paleozoolog nedvomno ugotovil, da so že najstarejši solitarni antopolipi primarno bilateralni in da se je njihova lastnost ohranila tako vztrajno kljub temu, da so do danes ostali sesilni in da so po večini kormijski. Nič nam pa ne morejo paleozoologi pomagati pri ugotavljanju filogenetskih odnosov med antozoji in pa skifo- in hidrozoji. Že samo dejstvo, da sta zadnji dve skupini, odkar ju poznamo, strogo radialno simetrični (za izjeme med hidrozoji je jasno, da so sekundarno nastale), nam daje pravico do sklepa, da so ravno antozoji najstarejši tip med knidariji in moramo torej iz njih izvajati skifo- in hidrozoje.

Nesmiselno bi seveda bilo, pehati se okrog dokazovanja, zakaj so se neki iz praturbelarijev najprej razvili antozoji in potem iz njih najprej skifozoji in končno hidrozoji — in ravno to predstavlja jedro naše hipoteze. Glavno je, da navedemo vsa dejstva, ki govore v prid tej naši tezi in da prepričljivo pokažemo verjetnost, kako je moglo priti do takega razvoja stranske veje navidezno radialnih živali na glavnem razvojnem deblu bilateralnih.

6. Vpliv sesilnega načina življenja

Mislim, da je najprimernejše izhodišče za dokazovanje naše teze razmotrivanje o vplivu načina življenja, razumevajoč pod načinom življenja le na splošno odnos svobodno živeče živali do trdne podlage, morskega dna. Ta odnos more biti trojen: 1) aktivno premikanje v stiku s podlago (vagilno bentonski način); 2) pritrditev na dno ob opustitvi aktivnega premikanja (sesilno bentonski način); 3) svobodno premikanje brez stika s podlago (planktonsko-nektonski način). Kakor pri vseh drugih bioloških pojavih tudi tukaj ni ostre meje med temi osnovnimi kategorijami. Ista vrsta živali lahko živi v različnih stadijih svojega razvoja na različne načine ali pa v istem stadiju v presledkih prehaja k temu ali onemu načinu življenja; s tem je bil tudi v filogenezi mogoč popoln prehod od enega načina k drugemu. Poleg teh osnovnih je še veliko število bolj specialnih načinov; zlasti omenjam habitualno življenje na določeni živi podlagi, torej na drugem organizmu ali celo v njegovi notranjosti; to je parazitizem kot najvišja specializacija z najdalekosežnejšimi posledicami na zgradbi oblike.

Način življenja, ki se kaže predvsem v zunanji obliki in strukturi organizma, ne vpliva neposredno, kakor je mislil Lamarck, temveč posredno, z izbiranjem dednih morfološko-fizioloških sprememb, nastopajočih iz notranjih razlogov, a glede na učinek procesa je to končno isto. Nevšečni spor o tem, ali gre pri spremembah primat formi ali funkciji — v resnici je eno korelat drugega — obidemo na ta način, da ugotovimo, da nastopa v ontogenezi zares najprej forma ali zasnova oblike; ta je nujen pogoj za funkcijo, ki lahko presega, in v večini primerov prav gotovo to stori, v navajenem načinu življenja izrabljeno funkcijsko možnost dane strukture, torej več zmore, kakor pod danimi navadnimi pogoji stori.

Argumente v prid prvenstva bentonsko vagilnega načina življenja smo že prej navedli (prim. str. 27.); ravno tako smo glede samih knidarijev že obrazložili, da so primarno bentonske živali, kar so nam tudi paleozoologi potrdili. Planktonsko živeča planula ali aktinula je avtonomna ontogenetsko ekološka ustanova in nikaka filetska repeticija stanja prednikov. Svobodno v morje odložena jajčeca in tam oplojena ter v zarodek razvita so se priključila planktonu, da so se mladiči prej ali slej vrnili nazaj v prvobitni biotop staršev — na morsko dno. Gastreje ali planeje kot prednikov knidarijev ni bilo; prav nič nas ne sili k taki domnevi. Anatomska zgradba antozojev se ne da drugače razumeti, kakor da postavimo, da izvirajo od bilateralno simetričnih vagilno bentonskih prednikov. Iz tega nujno sledi, da so predniki knidarijev sekundarno prešli k sesilnemu načinu življenja in da so s tem v zvezi naknadno pridobili radiarni delež v kombinaciji s prvotno bilateralno simetrijo. Ta sklep v veliki meri upravičuje dejstvo, da kažejo ciklični razpored bolj periferno stoječi in v neposrednem kontaktu z okolico stoječi organi, predvsem lovke pa mišičje, medtem ko ohranijo notranji, aksialni organi, predvsem prebavni (žrelo, črevesni divertikuli do neke mere, del mišičja) prvotni bilateralno simetrični razpored. Nujna posledica takega stanja stvari je zaključek, da ustrezajo antozoji prvotni obliki knidarijev, skifozoji in hidrozoji pa predstavljajo stranski veji, ki sta se neznano kdaj, in sicer skifozoji prej kakor hidrozoji, odcepili in razvili v manj ali več popolnoma radiarno simetrični obliki. Da je prišlo končno pri knidarijih, in sicer izmed vseh sesilnih evmetozojev izključno le pri knidarijih, do skoraj popolne radialne simetrije, je razlog v njih aproktnem stanju, t. j. v pomanjkanju druge odprtine črevesnega kanala pri knidarijskem predniku, po naše turbelarijskem črvu. Tako stanje je prvič omogočilo centrirano pritrditev telesa z aboralno terminalnim koncem telesa na podlago in pa nemoteno izraščanje telesnih izrastkov okrog in okrog ustne odprtine kot pomožnih organov za dobavo hrane.

Da gre tukaj v resnici za posledice sesilnega načina življenja, nam jasno kaže primerjava knidarijev s sedentar-

nimi živalmi drugih gradbenih tipov, ki jih ni malo. Povsod in brez ozira na sicer zelo različno splošno organizacijo vidimo pri vseh enako razvojno tendenco, ki končno dovede do splošne valjaste in do čaškaste oblike telesa (ev. s pecljastim delom), do izločanja zaščitnega skeletnega ovoja, do terminalnega položaja ustne odprtine, do izraščanja telesnih izrastkov okrog ust po možnosti v obliki venca (v vseh smereh prostora) z modifikacijami v zvezi z navzočnostjo druge črevesne odprtine (tedaj tentakuli v loku podkve, ovalu, krogu ali dveh spiralah), ki vedno kaže tendenco, da se premakne proti sprednjemu koncu v bližino ustne odprtine; do redukcije živčevja, čutnih organov, mišičja (oboje zaradi opuščanja svobodnega premikanja), nefridij in pomožnih spolnih organov. Torej gre za izrečne konvergence (homeomorfije po Schindewolfu) zaradi enakega specializiranega načina življenja. Nekaj podobnega nam kaže le še vpliv parazitizma, a s to razliko, da ima skrajni, notranji parazitizem za posledico še večjo redukcijo organov, predvsem prebavnega; pri sedentarnih živalih pride kvečjemu do poenostavljenja zgradbe prebavnega organa v primeri z izvorno obliko.

Kot najbolj splošne, najbolj izrazite in na zunaj vidne ter karakteristični habitus vsiljujoče organe, ki nastanejo kot posledica sesilnosti, lahko imamo tentakule ali lovke in tipalke. Celo v živalskih skupinah, ki niso na splošno sedentarne in so njih manjše podskupinice očitno šele, geološko povedano, nedavno prešle k sesilnemu načinu življenja, vidimo razvoj venca telesnih izrastkov okrog ust. Omenim naj le primere med sicer tako malo plastičnimi rotatoriji (*Stephanoceras*). Nekateri tipi so pridobili tentakularne vence že ob subsesilnem stanju (n. pr. holoturije) ali živeč v ceveh, pritrjenih na podlago (polihetni črvi).

Med amernimi črvi je v teku razvoja večkrat prišlo do prehoda k sesilnemu načinu življenja. Najstarejši prehod je dovedel do razvoja knidarijev. Veliko pozneje je izvršen drug poskus v zvezi z epizojskim načinom življenja, ki pa še ni dovedel do popolne sesilnosti. To je primer *Temnocephalov* med samimi turbelariji. Zanje se je lahko ugotovilo, da so izšli iz rabdocelne familije (*Dalyellidae*); njihove

spremenbe v zvezi z nepopolno sesilnostjo še niso tako globoko segle v organizacijo turbelara: usta so postala terminalna, namesto migetalk izloča koža kutikulo, lovke so že izrasle, ne vsebujejo pa črevesnih divertikulov kakor pri knidarijih. O tem, da je nagnjenje k izraščanju telesnih odstavkov na prednjem koncu telesa pri turbelarijih vse-splošno, seveda praviloma v enem paru v zvezi z bilateralno simetrijo telesa, bomo še obširneje pozneje razpravljali.

Izredno zanimiva je primerjava knidarijev z drugo večjo izrazito sedentarno skupino amernih črvov ali amerijev, s kamptozoji, ki spadajo k proktuhom, torej imajo že analno odprtino. So geološko veliko mlajši kot knidariji, vendar so dosegli z brstenjem kormijsko stanje, kar je splošna posledica dolgotrajnega in popolnega sedentarnega načina življenja. Kljub vsej podobnosti je glavna razlika med knidariji in kamptozoji (poleg posesti analne odprtine pri kamptozojih, centralnega živčevja in ekskrecijskega sistema), in sicer razlika ekološkega značaja, v tem, da so kamptozoji mikrofagi; zato njih tentakuli niso prave lovke in so njih »zoidi« sploh manj gibčni kakor knidarijski. V njih tentakule ne zahajajo izrastki črevesa; to je monopol knidarijev, o čemer bo še govora pozneje.

Oligomerni črvi so več ali manj vsi sedentarni in kažejo različne stopnje vpliva takega načina življenja na obliko in zgradbo (prim. starejše ime: *Tentaculata*!). Najbrž izvirajo vsi oligomeri iz polimernih in je njih redukcija ravno v zvezi z večkrat neodvisno izvršenim prehodom k subsesilnemu ali pravemu sedentarnemu načinu življenja. Najdlje so prišli mahovnjaki (*Bryozoa*). Konvergenca med briozoji in kamptozoji je tako velika, da so jih do pred kratkim imeli za eno in isto naravno sistemsko skupino. Za nas je izredno važna ugotovitev, da kažejo ravno briozoji največjo stopnjo redukcije v splošni organizaciji, tako da stoje v nekem pogledu nižje kot amerni kamptozoji (n. pr. glede ekskrecijskega organa, ki so ga briozoji sploh izgubili). Na drugi strani — nekaj analognega bomo našli tudi pri knidarijih — kažejo nekateri znaki jasno tendenco do progresivnega razvoja, n. pr. zunanji skelet, specialne mišice, naprave

za iztezanje in naglo retrakcijo »polipida« in dr., kar je vse v zvezi s sesilnim načinom življenja.

Homomorfija, zlasti zunanje oblike (habita), kot nedvomna posledica enakega načina življenja, in sicer sesilnega, je dala povod starim sistematikom, da so vse »polipoidne« živali združili v sistematsko enoto. Veliko časa in raziskovalnega napora je bilo treba, da je končno prišlo do pravilnega spoznanja o raznorodnosti le na videz podobnih skupin.

Razen glede organizacije in oblike osebka je sesilnost imela še neko drugo pomembno posledico: nespolno razmnoževanje ob nepopolni oddelitvi produktov, t. j. person, in s tem v zvezi tvorbo zajednice osebkov v individualitete višje stopnje, v korme, ki se v skrajni stopnji razvoja odlikujejo po mnogoličnosti osebkov (polimorfizmu). Pri knidarijih, najnižjih in najstarejših in zato najbolj plastičnih evmetazojih, je meja med osebki najbolj zabrisana, tako da vidimo v kormih precejšne dele, ki so docela aperseonalni, t. j. pripadajo kormu kot celoti. Tako daljnosežnih posledic sedentarnega načina življenja pa ne vidimo pri tipih — gotovo filetsko mlajših —, ki so imeli že pred prehodom k sesilnosti bolj strjeno ali togo bilateralno simetrično organizacijo, kakor je to primer pri kamptozojih, zlasti pa rotatorijih, pri katerih ne poznamo ne brstenja ne delitve. Le na kratko moramo v tej zvezi omeniti še iglokožce, ki so poleg knidarijev bili glavni sestavni del Cuvierovih Radiata. Na tem docela zgrešenem pojmu oz. izrazu še danes vztrajajo nekateri, zlasti francoski avtorji (n. pr. Perier). Danes so si paleozoologi edini v presoji ehinodermov, kar zadeva njih približno radiarno simetrijo. Pridobili so jo zaradi dolgotrajne sesilnosti, ki so jo naknadno z izjemo morskih lilij (*Antedon* med njimi se zopet v odraslem stanju svobodno premika!) opustili. Še starejši predniki sesilnih ehinodermov so bili svobodno gibajoči se bilateriji. Planktonske ličinke iglokožcev pa vztrajno hranijo bilateralno zgradbo svojih prednikov za ceno komplicirane metamorfoze. Usmerjeno lazeči iregularni ježki so na tem, da zopet pridobe bilateralno simetrijo. Za našo tezo je zelo pomembno, da je Grobben (39) mogel z veliko verjetnostjo ugoto-

viti poreklo bilateralnih prednikov ehinodermov, t. j. živali tipa današnjih pterobranhijev (predstavnik *Cephalodiscus*), ki nedvomno stoje v bližjih sorodniških odnosih z oligomernimi črvi (s tremi celomnimi pari), ki so se iz polimernih (anelidov) razvili v zvezi z na pol sedentarnim načinom življenja (v pritrjenih cevkah) ob skrajšanju telesa in zmanjšanju števila telesnih členov. V nekaterih razvojnih linijah pa se je sesilnost stopnjevala do popolne nepremakljivosti in priraslosti neposredno na podlago. Tudi ehinodermi tvorijo torej paralelo knidarijev in zato v sistemu evmetazojev res ni mesta kategoriji *Radiata*!

Posebno zanimiv za nas je primer ehinodermov še za voljo dejstva, da so le-ti v očitni zvezi s sesilnostjo dobili možnost produkcije notranjega (podkožnega) apnenega skeleta (seveda vedno na organski podlagi) kakor antozoji. Videli bomo, da imajo že amerni črvi lastnost produkcije apnenih teles v podkožnih parenhimskih celicah, ki so genetsko povezane s kožnimi.

Ne morem soglašati z Grobbenom (39, str. 270.), ko trdi, da je v filogeniji iglokožcev pred stopnjo cefalodiskoida obstajala še kot samostojna stopnja »eine freischwimmende Urform . . ., die im wesentlichen die Form und den Bau der Dipleurula-Larve besass«, pač pa je bolj verjetno bil to pravi lazeči črv, ki je po zasedanju dobil obliko cefalodiskoidnega »polipa«. Seveda ne morem soglašati niti z mnenjem Grobbena, da je ciklomerija knidarijev v nasprotju s ciklomerijo iglokožcev primarna. V obeh primerih je sekundarna pomnožitev v vencu stoječih, ciklomernih organov le posledica sekundarnega, sesilnega načina življenja.

Pri filetsko gotovo najmlajšem tipu sesilnih živali, pri hordonskih tunikatih, so tudi posledice sedentarnega načina življenja jasne, vendar že sama osnova gradbenega tipa, četudi zelo zreducirana (zguba »repa« s hordo, živčevjem in muskulaturo) ni nudila možnosti za popolnejšo ciklomerizacijo, torej radiarno simetrični preustroj telesa. Okrog telesnih odprtih pa vidimo venec tentakulom podobnih izrastkov. S sesilnostjo aktivirano brstenje in tvorba kormov pa kaže neredko ciklični razpored osebkov okrog kormijskega orga-

na, skupne odvodne odprtine. Pri sekundarno planktonskih, salpam podobnih oblikah je v zvezi z redukcijo skeletnega plašča (gabanice) postala ciklomernost (mišičje!) v zvezi z nasprotnim položajem telesnih odprtin še očitnejša. Popolni radiarno simetrični habitus pa je dosegel izolirano stoječi *Octocnemus*.

Torej ne more biti niti najmanjšega dvoma, da je tudi pri knidarijih njih radialna simetrija le funkcija sesilnega načina življenja in da je le-ta sekundarno nastopil pri bilateralnih svobodno gibajočih se prednikih.

Ker imajo tentakuli, t. j. na splošno prstom podobni izrastki okrog telesnih odprtin, v prvi vrsti okrog ust, pri morfologiji in fiziologiji sesilnih živali tako važen pomen, je treba opozoriti še na nekatera dejstva. V resnici se pod obliko manj ali več podobno črvastemu izrastku skrivajo tvorbe, zelo različne po izviru, zgradbi in specialnem načinu rabe. Ako upoštevamo najprej razmere pri plazečih se bilateralno simetričnih izhodnih oblikah, ki se že nagibajo na tvorbo seveda parnih telesnih izrastkov ob sprednjem koncu telesa (bodoči glavi), tedaj lahko spoznamo, da je prvotna funkcija takšnih tentakulov čutna; na njih se predvsem razvijajo čutnice in čutni organi, zlasti tipalni, kar omogoča orientacijo in določanje smeri premikanja kakor tudi iskanje hrane in spoznavanje morebitne nevarnosti. Gre torej za tipalnice v ožjem pomenu besede. To prvotno in osnovno funkcijo ohranijo izrastki vedno še naprej poleg pozneje ev. prevzetih nadaljnjih funkcij.

Druga važna funkcija izrastkov je v tem, da služijo prehranjevanju, t. j. da se rabijo kot lovke. V tem oziru vidimo dva precej različna tipa lovke. Prvotni tip je organiziran za aktivni lov obsežnejših in urno se premikajočih živalic, ki služijo roparskemu nosilcu lovke kot plen. To so tipične lovke, kakršne poznamo ravno pri knidarijih, vsaj pri večini polipov z makrofagnim režimom, ki ga imam za primarni način prehranjevanja. Ciliatura kože se izgublja, močno mišičevje je organizirano za izdatno iztezanje lovke v čim daljšo nitko, da obvlada žival čim večji obseg okolice, in pa za hipno krčenje ob istočasnem ovijanju okrog uplenjenega telesa. Te lovke so zmožne gibanja v vseh smereh po

načinu črva. Kot pomožni organi se v smeri progresivne diferenciacije in zvišanja uporabnosti razvijajo iz kožnih žleznic specialne tvorbe v obliki formiranega sekreta. Najvišji produkt te diferenciacije predstavljajo ravno knide ali vžigalnice, tako karakteristične, ne pa specifične, za naše živali, da so tudi svoje ime po njih dobile. Zmožnost za razvoj knid so knidariji podedovali od svojih turbelarijskih prednikov, ravno tako tudi nagnjenje k tvorbi črevesnih divertikulov, kar je dovedlo do nadaljnje važne karakteristike knidarijskih lovk, da imajo namreč v svoji osi entodermno tkivo. Pri nobenem drugem tipu sesilne živali nimajo tentakuli entodermne osi, vedno le parenhimsko, t. j. mezodermno.

Ob prehodu k mikrofagiji in v nekaterih specialnih primerih, n. pr. epizoizma hidroidov na briozojih, ki skrbe za vzdrževanje vodnega toka in s tem za sprejemanje drobnega hraniva, vidimo, da nastopa precejšnja poenostavitev oziroma redukcija tentakulov, v skrajnem primeru, kakor n. pr. pri *Epicoryne*, ostajajo na mestih izginulih lovk le skupine knid. Neka globokomorska aktinija in druga obrežna (*Discosoma*) v eni varianti ter celotna familija *Limnodiidae* so tudi popolnoma izgubile svoje lovke ob mikrofagiji; vodo s hrano privaja splošna ciliatura bolj obsežnega peristomnega polja.

Pri drugih tentakulatih tipih — pred očmi imamo predvsem kamptozoje in briozoje s splošno mikrofagijo — vidimo tentakule drugega tipa; so manj gibčni, bolj togi, manj iztegljivi, upogljivi v glavnem le v eni smeri (proti ustnemu polju) in so, zlasti na svoji notranji ali ustni strani opremljeni z migitalkami tako, da usmerjajo vodni tok od svoje konice proti ustni odprtini oziroma proti žlebu okrog ustnega stožca. Tentakuli prevzamejo lahko še eno sekundarno vlogo (n. pr. pri kamptozojih), to je zaščitno v prid peristomu, proti kateremu se upognejo, zunanjo površino pa imajo v ta namen kutikularizirano in tako tvorijo neke vrste zaklopec. S tem v zvezi imajo okrog baze tentakularnega venca krožno mišico (sfinkter).

Nadaljnje stranske ali priložnostne (specialistične) funkcije tentakulov so še: respiracijska (bolj splošna funk-

cija!), lokomotorna v primerih sekundarnega prehoda k vagilnemu načinu življenja, kakor n. pr. pri hidri in celo nekaterih hidromeduzah, ki so sekundarno šle na dno, kakor n. pr. *Cladonema* in *Eleutheria*, in obrambna, zlasti ob močni oborožitvi z velikimi knidami. Zadnja funkcija je sicer nova, vendar je nastala na osnovi prvotne tipalno-lovne in nam lahko služi kot izredno poučen primer postopnega razvoja in prehoda od ene k drugi funkciji, za katero je nudila dotedanja zgradba vsaj začetno možnost.

Zaključek: Iz splošnega nagnjenja k tvorbi tipalničnih izrastkov ob sprednjem koncu telesa že pri normalno živčih, so se na podlagi vagilnih bilaterij vsakokrat ob prehodu k sesilnemu načinu življenja razvili v vencu, podkvi ali spiralah tentakuli, v podrobnostih po zgradbi in funkciji različni, zato le homomorfni organi. Knidarijske lovke so se mogle razviti iz tipalnic turbelarijev.

7. Ekološki pogoji ob prehodu k sesilnemu načinu življenja

Preden preidem h glavnemu delu razpravljanja o komparativno morfoloških dejstvih, ki nas peljejo k turbelarijski teoriji knidarijev, je potrebno na kratko očrtati ekološke pogoje, spremljajoče in obenem pospešujoče preoblikovanje, ki se je izvršilo ob prehodu iz enega »velikega tipa« bilateralno simetričnih živali k drugemu, radiarno simetričnemu in sesilnemu, ki ga tudi splošno imajo za izolirani, torej »veliki tip«.

Na osnovi dejstev, ki jih bomo pozneje navedli s področja morfologije, moramo izvajati praknidarije ne morda iz nekega zelo primitivnega in še neizrazitega ali nevtralnega, torej planuloidnega bentonskega tipa, temveč naravnost iz povsem izrazito turbelarsko organiziranega črva, opremljenega z ektodermnim, za požiranje večjega plena urejenim žrelom, s parom tipalnic z aproktnim črevesom, ki se nagiba k tvorbi divertikulov, tako da lahko govorimo o nekem sicer skromnem gastrovaskularnem sistemu; zlasti sta divertikula segala tudi v tipalnici. Tako zgrajeni turbelar, opremljen tudi z ostalimi organskimi sistemi stopnje, stoječe že nad najnižjo rabdocelsko, je s pomočjo splošne kožne ciliature drsel po podlagi, tipal okrog sebe in prijemal živalce, na katere je trčil.

Za odcep iz tega vagilnega makrofagnega tipa k sesilni stranski veji je v morfološko fiziološkem pogledu bila odločujoča lastnost produkcije različnih žleznic v kožnem epitelu. Predvsem sta to dve vrsti kožnih žleznic: lepljivke z gostim, viskoznim sekretom, ki dovoljujejo živalci prehodno fiksacijo na podlago (lahko se diferencirajo tja do lovnihi lepljivk, kakor n. pr. pri ktenoforah, ali pa do precej trdne niti izločujočih žleznic) in žleznice z deloma strjenim in formiranim sekretom kot lovno, napa-

dalno in obrambno sredstvo. Vsaj v prvi fazi ustvarjanja knidarijskega tipa so žleznice gotovo imele zelo važno vlogo. Lepljivke, koncentrirane na koničastem, repku podobnem zadnjem koncu vretenastega telesa so nudile živalcam možnost, da so ob uporabi telesne muskulature in ob fiksaciji na podlago, dvigale telesa nad podlago; s tem je bil izvršen start za razvoj v novi smeri, za osvojitev novih življenjskih možnosti, t. j. za izkoriščanje tedaj še neizkoriščenega biotopa, ki se razprostira neposredno nad samim dnom. Nagnjenje k fiksaciji z repnim koncem telesa je med recentnimi turbelariji precej razširjeno. Omenim naj le temnocefale in pa vrste, ki so celo diferencirale prisesek na koncu repa (izmed acelih n. pr. *Convoluta henseni* Bohmig, pa med polikladi: *Cotylea*). Napačno bi bilo predstavljati si vse turbelare kot skrajno sploščene in do kraja bilateralno zgrajene živali. Izvrstni poznavalec turbelarov L. v. Graaf (35 str. 198.) omenja celo med recentnimi rabdoceli vretenaste oblike: (»Die mit terminaler oder nahezu endstandiger Mundöffnung versehen Species sind meist dreh-rund«); taka oblika ima za posledico enakomerno okrog in okrog dolžinske osi valjastega telesa razporejeno mišičje, živčevje in celo črevesna cev je v takih okoliščinah že a priori disponirana za tvorbo divertikulov v vseh smereh prečnega prereza. En sam pogled na sicer shematsko sliko prečnega prereza rabdocelnega turbelara (*Mesostomum tetragonum*), ki jo najdemo v v. Graffovi monografiji (l. c. str. 69. sl. 1), prirejeno v pojasnitev razporeda mišičnega sistema, nam zadostuje, da uvidimo, kako majhen korak je bilo treba narediti naravi, da je iz približno bilateralne živali ustvarila približno radialno simetrično.

Ob manj izraziti sploščenosti dobimo celo oblike, ki so v prerezu bolj ali manj štirioglate in imajo približno enako široke strani: ventralno, dorzalno in obe bočni. In ravno v takih razmerah lahko najdemo zarodek za tetramerno radialno simetrijo, kakršno so že stari avtorji (n. pr. Haeckel) imeli pri praknidarijih za primarno. To sicer rahlo prvotno nagnjenje turbelarov k radialni simetriji je prišlo do močnejšega izraza tudi še pod nekim drugim ekološkim vplivom, namreč zaradi planktonskega načina življenja.

Dvakrat se je to zgodilo v okviru enega samega podtipa turbelarov, pri polikladih, in sicer kljub temu, da so ravno polikladi progresivno razvit tip, zelo sploščenega telesa in zelo poudarjene bilateralne simetrije. Enkrat so to izrazito planktonski ktenofori, ki jih genetsko izvajam iz planktonskih ličink polikladov; drugič pa posamezne v plankton sekundarno prešle vrste, kakor n. pr. *Planocera pellucida* (Mertens), prozorna kakor ktenofore; vendar je ostala sploščena, ima pa skoraj popolnoma krožno obliko z ustno odprtino v sredi krožne plošče spodaj; iz centralno ležečega želodca so izrastli v vseh smereh radialno močnejši črevesni divertikuli, ki se proti periferiji še razcepijo, in tako nudijo sliko precej podobno sliki prereza antopolipa s septi.

V določenem okolju, kjer je bilo dosti plena, ki se ni premikal ob sami podlagi, temveč svobodno plaval v prostoru nad podlago, se je torej en del praturbelarijev ekološko specializiral in s tem postopno diferenciral morfološko v nov tip; namesto da bi stikal za begajočim plenom, se je pritrdil za dno, dvignil nad razino podlage in lovil mimo plavajoči plen, saj je imel že od prej možnosti za to. Ne da bi morali poklicati na pomoč kak izreden pojav, kako proterogenezo ali veliko mutacijo (skok) z učinkom na odraslem stanju, si lahko predstavljamo prehod iz enega »glavnega tipa« v drugega na osnovi postopnega razvoja z majhnimi koraki, mutantami.

Nadaljnje formiranje izrazitega knidarijskega tipa si je kaj lahko predstaviti. Kakor v primerih parazitizma in epibioze (vendar v tem primeru manj radikalno) izrešeta selekcija ustrezno življenjskim potrebam iz obilice razpoložljivih pozitivnih in negativnih mutant tiste, ki najbolj služijo ohranitvi kontinuitete. Vsi znaki oziroma vse lastnosti, ki ne uživajo več zaščite selekcije, gredo regresivno pot do popolne izločitve. Tiste stare ali na novo kot mutante pojavljajoče se lastnosti, ki stoje pod protekcijo selekcije, se progresivno razvijajo ob različnih podrobnih specializacijah ustrezno različnim ekološkim inačicam sesilnega načina življenja.

Zanimivo je dejstvo, da so sami antozoji pri tem komaj dosegli stopnjo skrajne radiarne simetrije; le-ta je dosežena

še le v obeh bočnih razvojnih podlinijah, pri skifozojih in hidrozojih, zlasti pri sekundarno zopet svobodno plavajočih oblikah, pri meduzah, ki pomenijo višek progresivne diferenciacije glede celotne oblike kakor tudi glede morfološke zgradbe. Nagnjenje k bilateralni simetriji pa ni popolnoma izginilo. Pod določenimi pogoji, največkrat v zvezi s tvorbo kormov, se polipi in celo tudi meduze (meduzoidi) lahko vrnejo k bilateralni simetriji, samo da je ta manj ali bolj omejena na zunanjo obliko, ker notranji organi kot bolj konzervativni lahko še ohranijo prvotno radiarno simetrijo.

V naših nadaljnjih izvajanjih imamo v glavnem dvojno nalogo: najprej navesti dejstva v prid tezi o turbelarskem izviru knidarijev in potem nuditi dokaze, da so antozoji zares primarni podtip knidarijev, iz katerega sta se sekundarno razvila oba druga podtipa knidarijev, skifozoji in hidrozoji. V tem drugem primeru poljubno lahko govorimo bodisi o progresivnem bodisi o regresivnem razvoju ali obojem hkrati, ker je vse to le relativno. Na vsak način gre za specializacijo, in sicer pri hidrozojih enkrat v smeri skrajne sesilnosti, a kot rezultat dobimo polimorfne korme s peridermnim eksoskeletom, drugič v smeri sekundarne premakljivosti ter dobimo bodisi planktonske osebkke (hidro-meduze) ali planktonske korme (sifonofore); pri skifozojih v smeri redukcije osnovne polipne oblike in progresivnega razvoja planktonske meduzne oblike, poleg vmesnih tvorbo v obliki polsesilnih polipomeduz (lucernariide).

8. Dejstva v prid turbelarijske teorije in v njeni luči

Kot osnova naših primerjalnih razmotrivanj naj služi teza, da so praknidariji izšli iz prav turbelarskega tipa in ne morda iz nekega indiferentnega planuloidnega, kot skupnega izhodišča tako za turbelarije kakor za knidarije. Najvažnejša dejstva s področja morfologije, na kateri sloni naša teza, so: 1. da acelnega tipa med knidariji v odraslem stanju sploh ni; 2. da se gastrovaskularni sistem knidarijev, zlasti antozojev z ektodermnim žrelom naravnost lahko izvaja iz sistema više organiziranih turbelarijev; isto velja za mišični sistem in zlasti za žleznice, ki so jih knidariji podedovali od turbelarijev v že dokaj diferenciranem stanju; 3. da so tentakuli, sicer le v enem paru, spredaj na »glavi« z vraslim divertikulom gastrovaskularnega sistema razen pri knidarijih razviti le še pri višjih turbelarijih. Glavna ekološka predpostavka je, da planula kot člen planktonske življenjske zajednice sploh ni filetska oblika, t. j. ne predstavlja rekapitulacije odraslega stanja prednikov, celo niti turbelarijev, še veliko manj pa knidarijev. Izhodna oblika turbelarijev je prav gotovo bil bentonski tip. Našo domnevo o prednikih turbelarijev bomo pozneje prikazali. S filogenetskega stališča se nam zdi zelo važno dejstvo, da se je v ontogenezah knidarijev, celo pri najbolj oddaljenih od prvotnih oblik, t. j. pri hidrozojih, ohranila zmožnost ličink, da po vrnitvi iz planktona (pri nekaterih oblikah so ličinke sploh opustile pohod v plankton) lezejo na način turbelarijev po podlagi in da si na ta način poiščejo ustrezno mesto za definitivno fiksacijo. Prakticirajo to celo tiste planule kormijskih vrst, ki so nekako izgubile personalni karakter in se spremenile najprej v organ korma, v hidrorizo. Medtem ko je premikanje po podlagi sekundarno solitariziranih skifo- in hidropolipov gotovo drugoten pojav, smemo z ve-

liko verjetnostjo računati, da je vsaj en del solitarnih antopolipov primarno samostojnih (n. pr. vrste s stožčastim zadnjim koncem telesa, kakor n. pr. edwardsije) in da lahko izvajamo njihovo počasno premikanje ob podlagi, pri katerem sodeluje tudi telesna muskulatura, iz premikalne zmožnosti turbelarijskih prednikov. Šele prehod h kormijskemu stanju je pomenil definitivno in stalno fiksacijo ali priraslost na podlago in odpoved vagilnemu načinu življenja. Po povsem drugi poti so knidariji pozneje v filogenezi, in sicer v zvezi s tvorbo polimorfni kormov dosegli od podlage svobodno stanje — v obliki spolno se plodeče meduze. V tem oziru so antozoji ostali bolj konservativni.

a) Splošna oblika.

Ko prehajamo k obravnavi posameznih skupin dejstev, na katerih stoji naša turbelarijska teorija, se hočemo najprej ustaviti pri splošni telesni obliki. Če vztrajamo na stališču, da so polipi primarni, meduze pa izvedene oblike, ne more biti dvoma, da je osnovna telesna oblika knidarijev pokonci stoječ valj s prvotno stožčastim kaudalnim koncem, ki je v primeru definitivne pritrditve na podlago lahko tudi podplatast. Na svobodnem koncu valja je sredi krožnega polja, torej terminalno, ustna odprtina obdana z vencem tentakulov. In tako splošno telesno obliko najdemo celo med recentnimi turbelariji različnih sistemskih skupin, seveda s to razliko, da nimajo turbelariji okrog ust venca tentakulov (med temnocefali pa nahajamo tudi take), marveč le en par tipalnic. Kot znak posebne specializacije se je, kakor že omenjeno, pri nekaterih turbelarijih na repnem koncu razvila komplicirana naprava za fiksacijo v obliki pravega priseska, n. pr. med aceli *Convoluta henseni* Böhmig in med polikladi *Traunfelsia elongata* Laidlaw.

Medtem ko je pri turbelarijih v zvezi z njim lastnim načinom življenja šel razvoj dalje ter je telo dobivalo oblike ovalne plošče, je pri drugih svobodno živečih črvih (nemertinih, askhelmintih in zlasti polimerijih) prevladala oblika dolgega valja, ker se je povečalo telo in zaradi tega opustilo premikanje s ciliaturo, ko je telesna muskulatura

(kožno-mišična plast z ev. izrastki, iz katerih so končno nastali ekstremiteti) postala pglavitni motor pri premikanju. Knidariji so, v kolikor so vztrajali pri bentonskem načinu življenja, ostali v tem oziru zelo konservativni, med njimi zlasti antozoji, pri katerih splošno prevladuje valjasta in podolgovata oblika telesa. Lahna modifikacija se javlja že pri antozojih, prevladuje pa pri skifo- in hidrozojih, tako namreč, da rast polipa ni ves čas osebnega življenja enakomerna, marveč da raste distalni del močneje v širino, tako da nastane oblika čaše s pecljem; to je najbrž v zvezi z fiziološko diferenciacijo telesa v smeri podolžne osi, ker se distalni del polipa z usti in tentakularnim aparatom specializira bolj za prehrano in se v tem delu telesa razširi črevo v želodec ali centralni del (centrogaster). Ta del je praviloma brez skeletnih elementov, oziroma ni v njem trdnega skeleta, razen zaščitne teke in podobnih naprav, nastalih od strani korma. Ozki pecljasti proksimalni del je bolj iztegljiv in iz tega večinoma izhaja brstenje; nagiba pa se tudi na tvorbo kutikularnega skeleta.

Iz čaškaste modifikacije večinoma kormijskega polipida (hidrant pri hidrozojih) je po sekundarni oddelitvi od pecljastega dela in po prehodu v plankton nastala krožniku ali klobuku podobna meduzna forma s fiziološko pogojeno preorientacijo živali: usta so se obrnila navzdol, aboralni konec navzgor; to je v zvezi z načinom premikanja: ritmično kontrakcijo peristomne muskulature.

S stališča turbelarijske teorije je vprašanje tentakulov pri knidarijih kaj lahko rešiti. Ni si več treba beliti glave, kako neki so pri praknidariju — prahidri — nastali tentakuli (Haeckel, Kemna), in si domišljati, kakor da bi njih nastop bil v vzročni zvezi z zbiranjem knid okrog ust, s kopičenjem v posamezne baterije, ki bi postale pecljaste in končno izrasle v lovke. Jasno je, da so knidariji podedovali tentakule že od svojih turbelarijskih prednikov, in sicer ravno tisti posebni tip tentakulov s črevesnim divertikulom v svoji osi. Prvotno gre torej za le en par sprednjih telesnih izrastkov, ki so predvsem nosilci čutnic. Kako so se neki iz tipalnic razvile tipične lovke v vencu, nam sijajno ilustrira temnocefalska, knidarijski precej paralelna, vendar

filogenetsko veliko mlajša razvojna linija, dejansko stranska veja turbelarijev: Temnocephali, za katere je bilo mogoče natančno ugotoviti priključno mesto na rodoslovnem drevesu turbelarijev (familija Dalyellidae po Bresslauu, 7). Temnocefali se sedaj nahajajo šele na prvi stopnji razvoja v smeri sesilnega tipa. Je to epizoična in subsesilna skupinica z omejeno možnostjo začasnega in počasnega premikanja po živi podlagi. S tem v zvezi kažejo šele prve znake morfološke spremembe v smeri tipičnih sesilnih živali. Ne more biti dvoma, da je v tej mali in v ekonomiji narave skorajda brezpomembni skupinici prišlo do progresivnega razvoja tentakularnega aparata povsem samostojno, vendar na osnovi enakih nagnjenj (to je mutacij), ki se pojavljajo ne le v obsegu tipa črvov, temveč tudi pri drugih živalskih tipih tja gor do hordatov. Kadar koli nastane potreba po razvoju tentakulov, t. j. ob prehodu k sesilnemu načinu življenja, se iz takih mutacij izselekcioniira cel tentakularni aparat. Pri dalielidih tentakuli ne vsebujejo črevesnega divertikula oziroma nikakega entoderma, a to je v skladu z razvojno smerjo njih črevesa, t. j. da ne kažejo nagnjenja do tvorbe izrazitejših črevesnih divertikulov; te živali imajo vzdolž črevesa le plitve krpe. Za tako stanje pa so najbrž odgovorni še drugi morfogenetski činitelji, kakor n. pr. pretežno tipalna funkcija tentakulov, potem premakljivost, četudi omejena, in podobno.

Tukaj srečamo vse stopnje razvoja tentakularnega venca hkrati; manjka le najvišja stopnja, tista s popolnim tentakularnim vencem. Vrste rodu *Didymorchis* sploh nimajo tentakulov; naš endemni rod *Scutariella* ima en par tentakulov, drugod je realizirano prehodno stanje do podkvaste oblike tentakularnega aparata (štiri večje in en manjši tentakul) in končno oblike z dvanajstimi tentakuli, postavljenimi okrog ustne odprtine. Ko vidimo vrsto, kakor je *Actinodactyella blanchardi* Haswell, s tentakuli, razvrščenimi sicer paroma po večjem delu sprednjega telesa, tedaj moramo misliti na primere med hidropolipi (n. pr. *Clava*) s tentakuli, razpršenimi po celém obsegu hidranta. Po Bresslauu in Reisingerju služijo temnocefalom njih tentakuli kot prijemni in tipalni organi in so po večini

opremljeni z množico rabditov; celo pri premikanju in zasidranju pomagajo na način, ki ga dobro poznamo od hidre.

Pri turbelarijih poznamo tudi glede organov splošno nagnjenja k multiplikaciji. Omenim naj le množitev oči, farinksa (polifaringealne vrste), spolnih žlez ali celo celotnega kompliciranega kopulacijskega aparata (pri *Anonymus virilis* Lang), črevesnih divertikulov in sicer tako v prečni kakor tudi v dolžinski osi telesa. Na tej osnovi so nekateri avtorji hoteli izvajati nastanek metamerije (Langova »*Gunda segmentata*«). Lahko govorimo o neke vrste ortogenezi. Ko je enkrat premagano stanje prvotnega števila (enega para) organov, tedaj se njih število lahko hitro množi in preide celo v luksuriranje. Treba je le, da selekcija ustrezno ekološkim razmeram pospešuje te vrste mutante ali da jih vsaj dopušča oziroma ne izločuje.

Za nas ne more biti dvoma, da so knidariji podedovali od svojih turbelarijskih prednikov tudi nagnjenje k multiplikaciji tentakulov in zlasti črevesnih divertikulov, o čemer bomo kasneje še govorili. Med aktinijami poznamo vrste s tisočimi tentakuli in celo med razmeroma majhnimi skifopolipi, katerih večina ima omejeno število tentakulov (32), poznamo vrsto (*Stephanoscyphus racemosus* Taku Komai), ki ima do 200 tentakulov; podobno je pri hidrozoidih, zlasti večjih hidromeduzah. V številnih primerih nastopa v zvezi s specializacijo sekundarno zopet nagnjenje k redukciji tentakulov, bodisi glede njih števila (ostanejo n. pr. le štirje, dva, celo le en sam tentakul) ali velikosti tja do popolne redukcije oz. izginotja (že omenjeni primer cele familije aktinij brez tentakulov pa rizostomne skifomeduze). Gre za posledice specialnih adaptacij.

Ustrezno naši turbelarijski teoriji je gotovo, da so pri knidarijih votli tentakuli, t. j. takšni, ki imajo v osi cevasti črevesni divertikul, prvotni, oni s solidno entodermno osjo pa sekundarno spremenjeni, in sicer v zvezi z zmanjšanjem velikosti polipa, ko je zadostna dobava hraniva mogoča tudi brez kanalizacije. Pomembno je dejstvo, ki ga imamo za dokaz o primarnosti antozojev, da pri antopolipih sploh ne poznamo vrste s solidnimi tentakuli, medtem ko pri splošno majhnih skifopolipih ni vrste z votlimi tentakuli. Pri atekat-

nih hidroidih, ki jih imamo za primarne med hidrozoi, sta oba primera zastopana; više stoječe skupine med njimi (n. pr. Tubulariidae z nekaj izjemami, kakor n. pr. Myriothela, Hydridae, Moerisiidae, Hydrocorynidae) imajo solidne tentakule; tekatni hidroidni polipi — in vsi so kormijski — imajo le solidne tentakule.

Nitaste ali filiformne tentakule (pri antopolipih so skoraj izključno le takšni razviti, pri skifopolipih sploh le taki) imamo za primarne oblike, glavičaste ali kapitatne (knide nakopičene na konici tentakulov), bradavičave in podobne, nadalje peraste in vejaste tentakule imamo za specializirane, sekundarne, t. j. za nove pridobitve. Omembe vredno je, da najdemo peraste tentakule med vsemi ostalimi »tentakulatnimi«¹ tipi le še pri v sistemu najvišje stoječih, namreč pri ascidijah (*Culeolus perlucidus* Herdman).

Ontogenetski razvoj tentakularnega aparata nam nudi nekaj dokazov v prid naši teoriji, zlasti nekaj primerov jasne rekapitulacije primarne bilateralno simetrične razporeditve najmlajših tentakulov, celo pri oblikah, ki so sicer v odraslem stanju postale že popolnoma radialno simetrične. Pri aktinijarijah na splošno sicer izražajo na larvah tentakuli kot izbočine »celenterične«² stene, skoraj istočasno prvih osem, vendar, kakor poudarja Pax (93, str. 79.), s to razliko, da »nur die Richtungstentakel zeigen schon von den frühesten Stadien an eine bestimmte Tendenz den übrigen Tentakeln im Wachstum entweder vorauszueilen (Cribrinatus), oder unter ihnen zurückzubleiben (Peachiatypus)«. In ravno ta par tentakulov (»Richtungstentakel«³), stoječ ob kotih ali koncih podolgovate ustne reže, bi odgovarjal simetrično nameščenemu edinemu paru turbelarijskih tentakulov, ako vzamemo, da sta žrelo in s tem tudi usta prvotno dorzoventralno sploščena. Četudi pa ne bi ta domneva držala, ostane dejstvo, da je ohranjena prvotna bilateralno simetrična razvrstitev tentakulov.

Pri skifozojih z izjemo hipogenetskih vrst, t. j. takšnih, pri katerih je prvotna polipna generacija šla sekundarno popolnoma v izgubo, se zdi, da je splošno pravilo, da se v ontogenezi pojavlja na mladi skifistomi najprej le en par tentakulov; tudi sicer je oblika mlade skifistome disime-

trična, ne da bi bilo za to kakega vidnega zunanjega povoda. Samo s stališča turbelarijske teorije postane tako obnašanje skifistome razumljivo. Po tvorbi drugega para tentakulov postane skifistoma tetramerno radiarno simetrična in ostane taka do konca glede na notranjo svojo zgradbo, le število tentakulov, pri meduzah tudi robnih krp, se naknadno poveča. Na Korschelta in Heidera (70, str. 185.) je ta pojav naredil poseben vtis, tako da poudarjata za mlado skifistomo, da kaže v tem stadiju »eine ausgesprochene bilaterale Symmetrie«. Prvi in drugi par tentakulov nazivata »die Primartentakel«. Celo pri razvoju teniol se zdi, da obstoji isti vrstni red razvoja kakor pri tentakulih. Korschelt in Heider (l. c.) izvajata očitno po Goetteju: »... anscheinend in derselben Reihenfolge stülpen sich an der entodermalen Magenwand nach oben gerichtet erst zwei, dann zwei weitere ... Taschen aus«, na dotikališču teh žepov pa nastanejo teniole. Na osnovi dognanj Wietrzykowskega (110) o ontogenetskem razvoju lucernaride *Haliclystus octoradius*, katerega najmlajši skifopolip ima le en par tentakulov, je Kiderlen rekonstruiral enako zgrajeno praobliko (*Serpulites*) za izumrle konularide, ki jih ima za skifozoa. Mogoče je, da gre resnično za neko stransko vejo praknidarijev, nikakor pa ne za direktne prednike današnjih skifomeduz, ki nastajajo s strobilacijo.

Še bolj čudno je, da najdemo končno celo med hidrozoi primere, ko se v ontogenezi pojavljata najprej le dva tentakula (nekateri Tubularia-vrste, *Cordylophora lacustris*) ali pa ko tentakuli ne izraščajo vedno hkrati v polnem številu, temveč v vrstnem redu, katerega obvladuje bilateralna simetrija. Pri metagenetski skupini narkomeduz, katera prav gotovo ne predstavlja primitivne hidrozoje, ker je popolnoma prešla na planktonski način življenja, vidimo redoma polipoidno larvo, podobno larvi pri turbelarijih z enim samim parom tentakulov, bodisi da je larva parazitska (n. pr. *Cu-noctantha octonaria*) ali pa da se svobodno razvija (*Aegionopsis mediterranea*).

b) Telesne plasti.

Prehajajoč na razmotrivanje same notranje zgradbe ali anatomije knidarijev, se moramo najprej ustaviti pri razmerah t. i. telesnih slojev. V splošni morfologiji se prav za prav izvaja pojem telesne plasti iz embriološkega pojma telesnega lista (»das Keimblatt«), zato se drži pojma telesne plasti precej nejasnosti. Tukaj ni priložnosti za objasnitev in definicijo tega pojma. Naj zadostuje, če poudarim, da gre v glavnem za razlikovanje dveh osnovnih tipov z ozirom na obnašanje telesnih plasti. V skrajnem primeru prvega tipa je žival zgrajena iz samih ostro ločenih epitelijskih (epitelijalni tip). Večinoma se ima tak tip za primitiven, in sicer pod vplivom blastea-gastrea teorije. Dognanja in razmotrivanja pri turbelarijih in knidarijih so nas poučila, da je tako naziranje zmotno. Pri drugem tipu imajo telesne plasti manj ali več značaj vezevnine, torej ne epitela (an-epitelijalni tip).

S tega vidika je treba ugotoviti, da niti turbelariji niti knidariji niso strogo epitelialne živali, četudi so doslej večinoma imeli ravno knidarije za tipično epitelialno zgrajeni tip živali, in sicer zgrajenih le iz dveh epitelov, zunanjega ali ektodermnega in notranjega ali entodermnega. Kar je vmes, so imeli bodisi za intersticialno lamelo, torej brezcelično mejo med ekto- in entodermom, bodisi, če je šlo za celice, za subepitelialne elemente. Če je organska zdrizasta snov med epiteliji bila močnejša, so najrajši govorili o mezogleji ali galerti, v katero se naknadno selijo posamezne celice bodisi iz entodermnega epitela ali celo iz obeh. O nekem pravem mezodermu pa niti o mesenhimu se ni rado govorilo. Po Huxleyu (1849) so celenterati (torej tudi knidariji) zgrajeni le iz dveh telesnih plasti (outer, inner membran, foundation membranes). Kowalevsky (72) tudi trdi, in sicer na osnovi studija embrionalnega razvoja alcionarijev, da imamo opravka le z obema osnovnima telesnima plastema; zdriz med ekto- in entodermom, četudi vsebuje celice, ni nikakršen mezoderm, temveč »mit dem äusseren Epithel als ein stark entwickeltes Ektoderm aufzufassen sei, weil es aus dem Ektoderm der Larve entsteht«. F. E. Schul-

ze si hoče pomagati iz zagate na ta način, da uvaja izraze »zweiblattrig« in »dreischichtig«, brata Hertwig (60) pa sta predlagala razlikovanje med embrionalnimi listi (»oberes, mittleres und inneres Keimblatt«) in med telesnimi sloji odraslega organizma (»Ekto-, Meso- und Entoderm«); pri knidarijih kakor sploh pri »nižjih tipih« pač ni srednjega embrionalnega lista, vendar je lahko razvit mezoderm, ki nastane naknadno iz ekto- oz. entoderma. Kot nujna posledica takega razlikovanja prihaja za brata Hertwig teza (l. c. str. 205.): »Eine Homologie zwischen dem Mesoderm der Coelenteraten und dem Mesoblast der übrigen Tiere kommt selbstverständlich ganz in Wegfall«, torej je mezoderm nastal polifiletsko in na različne načine.

Tudi modernejši avtorji si pomagajo na prav različne načine iz težav, izvirajočih iz napačnega splošnega stališča. Največkrat srečamo za tisto, kar je med ektodermnim in entodermnim epitelom, izraz mezoglea (mesogloea) ali mezenhimska mezoglea. V učbeniku zoologije Grobena in Kühna stoji tozadevno v definiciji knidarijev: »... zuweilen mit von Ectoderm oder Entoderm aus gebildeter Mesenchymschicht.« D'Ancona v svojem učbeniku zoologije (str. 266.) pravi »I Celenterati ... presentano esternamente un ectoderme, internamente un entoderme e tra questi una lamella di sostanza omogenea o una massa gelatinosa della mesoglea.« Bütschli (12, str. 52.) govori o mesenchymu celo pri hidrozoidih (»Mesenchym bei den Hydropolyphen einfache Stützlamelle, bei den Hydromedusen Gallerte ohne Zellen«), glede akalef pa o »Mesenchymgallerte«. Merodajni specialist za antozoje W. Kükenthal (79) pravi v definiciji prvega kolena evmetazojev, celenteratov: »Die Wandung ... wird von Ektoderm und Entoderm gebildet, zwischen denen eine ursprünglich strukturelose Lamelle oder Gallertschicht auftritt. Durch Einwanderung von Zellen von einem Keimblatte oder von beiden kommt es zur Ausbildung einer als Mesogloea bezeichneten mesenchymatischen Zwischenschicht. Ein epitheliales mittleres Keimblatt wird nicht ausgebildet.« (l. c. str. 419.).

Vsej tej zmedi in nejasnosti je kriva v prvi vrsti gastralna teorija in kot nje posledica teza, da so hidrozoidi,

in med njimi zlasti hidra, najprimitivnejši knidariji. Po tem starem naziranju bi torej hidrozoji bili primarno epitelialne živali, zgrajene le iz ektodermnega in entodermnega epitela; združasta vmesna plast, zlasti v eksumbreli hidromeduz močno razvita, pa bi bila neka indiferentna podporna plast ali neke vrste notranji skelet (pri meduzah funkcionira v zvezi s svojo elastičnostjo tudi kot antagonist plavalnih mišic). Nekoliko pri skifozojih (meduzah) in izraziteje šele pri antozojih bi po naknadnem obljudenju združaste medplasti s celicami nastal tretji vmesni, neepitelialni sloj.

Povsem drugačno situacijo dobimo, če se postavimo na osnovo naše teorije o primarnosti antozojev med knidariji in njihovem turbelarijskem izvoru. Že sama konsultacija ontogeneze bi zadostovala, da se prepričamo o nevezdržnosti stare teze. Kje imamo, kakor bi morali pričakovati, pri hidrozojih v ontogeniji tvorbo tipične blastule, kje gastrulacije z baje primitivno invaginacijo in kje čiste dvoslojne gastrule? Ali je le količjak verjetno, da bi se ravno pri najpreprostejših oblikah, hidrozojih (n. pr. pri hidri), tako popolnoma izgubili prav vsi primitivni znaki ontogenetskega razvoja? Le s težavo najdemo tu pa tam, zlasti pri skifozojih, tipično invaginacijsko gastrulacijo. Ampak tudi pri turbelarijih bi zaman iskali v ontogenezah idealne stadije: blastulo, invaginacijo in gastrulo.

V resnici nam nudijo sliko živali, zgrajene iz ostro ločenih dveh plasti, ektoderma in entoderma, le specialni primeri med hidrozoji, n. pr. hidranti tekatnih hidroidov, minljive tvorbe, malodane organi korma, zgrajeni iz skoraj samih diferenciranih celic, ali hidromeduze, zlasti ako ne upoštevamo zgradbe manubrija. Toda tudi v teh slučajih skrajne poenostavitve imamo vedno opravlja s celičnimi elementi, ki se nahajajo med obema epiteloma; po navadi jim pravimo, da so to subepitelialne celice. Vendar ne gre le za manj ali bolj izolirane indiferentne ali embrionalne celice, iz katerih se postopoma in po potrebi diferencirajo vse druge vrste celic, temveč za cela tkiva, predvsem za živčno omrežje. Ravno sladkovodni trdoživ, ki naj bi stal hipotetski archhydri najbližje, a je v resnici sekundarno solitarno nastala forma, nam nudi sliko visoke stopnje diferenciacije

medepitelialnega telesnega prostora. Če se povrh spomnimo na hidrino ontogenezo, tedaj izhaja jasno nujna potreba po reviziji dosedanjega naziranja o telesnih plasteh knidarijev. Naposled pa postane situacija jasna, če vzamemo kot izhodišče razmotrivanj ne hidrozoje, temveč antozoje.

Omenim naj le dejstvo, da najdemo na razmeroma najenostavnejše zgrajenem delu telesa antopolipa, na tentakulu, nič manj kot sedem zaporednih plasti (prim. n. pr.: Pax, Hexacorallia v Kükenthalovem priročniku zoologije; I., str. 773) in sicer idoč od zunaj: 1. zunanji epitel (»Deck-schichte«), 2. ektod. živčna plast, 3. ektod. plast vzdolžnih mišičnih celic, 4. mezoglea (prav za prav vezevnina, ki izpolnjuje ves prostor med obema epiteloma), 5. plast entodermnih prečnih mišičnih celic, 6. entod. živčna plast in končno 7. entodermni epitel. Lokalno bi lahko razlikovali še več teh delnih plasti. Prištevaje nekaterih teh podplasti k ektodermu, drugih pa k entodermu je večidel le posledica predpostavke, da je mezoglea ali podporna lamela od narave podana ostra meja med ektodermom in entodermom. Ontogenetsko kaže vse to vmesno staničje ožjo genetsko vezo z ektodermom. Zelo pogostoma in najbrž primarno je ab ovo vmesna plast samostojna prav tako, kakor »pristni mezoderm« višjih tipov, ki se mora končno v vsakem primeru že v zvezi z nujno tehniko zgodnje faze ontogeneze genetsko naslanjati spočetka bodisi na primarno zunanjo (ektomezoderm) ali notranjo plast (entomezoderm).

Zopet se sklicujem na W. Kükenthala (79), ko opisuje histološke razmere telesne stene različnih podskupin oktokoralov in vedno ponavlja dejstvo, da večinoma ni ostre meje ektoderma navznotraj, kakor se previdno izraža (»Die Abgrenzung des Ektoderms nach innen ist meist nicht scharf, da Zellgruppen oder plasmatische Stränge vom Ektoderm in die darunter liegende Mesogloea hineinreichen« (l. c. str. 693.)). Ali je torej to, kar je pod zunanjim ali kožnim epitelom, še ektoderm, ali ni več? Za nas ni dvoma, da lahko govorimo na osnovi primerjave z razmerami pri turbelarijih tudi pri knidarijih o parenhimu. To je izraz, ki ga sedaj turbelariologi najrajši uporabljajo kot komparativno morfološko indiferenten. O tem bomo pozneje kdaj razpravljali.

Od razmer, omenjenih za solitarne antopolipe, ki so najbližje razmeram pri turbelarijih, pa preko kormijskih in razmer pri skifopolipih tja do tistih pri hidropolipih, vidimo vse prehode postopne poenostavitve v zgradbi telesne stene knidarijev paralelno z zmanjšanjem velikosti osebkov in z intenzifikacijo sesilnosti (zlasti tvorba kormov s prenosom različnih funkcij na nepersonalne dele korma); kot glavni efekt vidimo redukcijo mišičja in s tem tudi živčevja ter vezevnine in indiferentnih celičnih elementov. Na zelo diferenciranih (po funkciji specializiranih) delih meduz in hidrantov imamo končno le dva ostro ločena in enostavna epitela in le na nekih mestih še »subepitelije«, ki so n. pr. pri hidri prestavljeni naravnost med razmaknjene bazalne konce ektodermnih evelpitelialnih celic, da je videti, kakor da bi ti celični elementi bili naravnost vtaknjeni v same epitelne celice (n. pr. postavljene knidocite). Sedaj je jasno, da pomenijo takšne razmere ne morda začetek progresivnega, temveč da so končni stadij regresivnega razvoja. Ostre meje med kožnim epitelom in vmesnim parenhimom na eni in med črevesnim epitelom in parenhimom na drugi strani večinoma ni. Za knidarije ne velja izrek, da bi bili evmetazoji zgrajeni iz ektodermnega in entodermnega epitela, temveč so evmetazoji z manj ali več razvitim parenhimom, ki pa je pri hidrozojih najbolj zreduciran.

Kakor pri turbelarijih tako vidimo tudi pri knidarijih, da obstoji v ontogenezi in v odraslem stanju, in sicer enako v morfološko histološkem in v fiziološkem pogledu, ožja zveza med večjim delom parenhima in kožo, medtem ko je prebavni epitel bolj samostojen in ože povezan le z neposredno svojo parenhimsko okolico. Ameboidne parenhimske celice — pri knidarijih so to predvsem knidocite — razširijo svoj delokrog lahko prav v prebavni epitel (entoderm) ne le prehodno ob priliki selitve na mesta uporabe (Hadži, 42), temveč tudi bolj stanovitno, namreč v primeru postavitve funkcionirajočih knid v entodermni epitel.

Sicer pa vlada v obeh skupinah izredna plastičnost in spremenljivost v medsebojnih odnosih med telesnimi plastmi. Prvi ekstremni primer v razvojni liniji parazitskih plathelminthov je dosežen na osnovi tendence, da se kožno epi-

telne celice, žleznice in celo pokrovne celice pogreznejo v parenhim, s čimer se zabriše vsaka meja med kožnim epitelom in parenhimom; in ker končno pri entoparazitih izgine brez sledu celotni entodermni epitel, torej črevo, je cela žival zgrajena prav za prav iz samega parenhima, obdanega s kutikulo. Tukaj bi zastonj iskali epitelije. Drugi ekstrem je dosežen pri hidrozojih, tokrat v zvezi s skrajno sesilnostjo. Parenhim je do skrajnosti reduciran. Skoraj vse funkcije prevzameta oba epitelija, zlasti velja to za mišično funkcijo. In tako vidimo nenavaden primer, da so kontraktilna mišična vlakna le privesek epitelnih celic, in sicer ne le kožno epitelnih, temveč celo črevesno epitelnih. To čudno kombinacijo so splošno imeli za zelo primitivno stanje (Kleinenberg je tem celicam hotel še naprtiti čutno funkcijo in je to veljalo tako dolgo, dokler niso bile pri hidri odkrite prave čutnice v obeh epitelijih). V resnici so si to kombinacijo »izmislili«[»] že turbelariji in so zmožnost za njeno produkcijo podedovali od turbelarijev tudi knidariji.

V tej zvezi naj opozorimo še na eno skupno lastnost turbelarijev in knidarijev: to je lahkota, s katero se premika meja med kožnim in črevesnim epitelom. Seveda je bil poskus s preobrnitvijo hidre, da je prišel kožni epitel noter in črevesni ven, nesmiseln in brez vsake verjetnosti, da bi uspel, ker na mah tolikšne spremembe niso mogoče. Pri antozojih pa se ektodermni epitel ob svobodnih robovih nekih mezenterij lahko razširi globoko v črevesno votlino. Okrog ustne odprtine se je pri antozojih pogreznil ektodermni epitel globoko navznoter na osnovi lastnosti, podedovani od turbelarijskih prednikov (tvorba žrela). Ko pa je v zvezi s sedentarnim načinom življenja postala ta institucija nepotrebna, se je invaginacija ektoderma zopet obrnila navzven, in tako so nastale za skifopolipe karakteristične štirioglate, piramidaste, za hidropolipe pa značilne stožčaste ustne (proboscis). Kako težko je včasih določiti mejo na prehodu med ektodermnim in entodermnim epitelom, priča dolgotrajen spor o tem, ali imajo skifozoji ektodermno žrelo ali ga nimajo; naposled je zmagala druga teza.

V isto kategorijo dejstev, skupnih turbelarijem in knidarijem, gre tudi značilna lahkota, s katero pride ob vsaki dani možnosti stika do zraščanja (anastomoze) med epiteliiji in njih izrastki ali vrastki. Pori na koncih tentakulov pri antopolipih ali na bazalnem koncu telesa, pori v mezenterijih, cinklide pri nekaterih aktinarijah, krožni kanal pri meduzah z eventualnimi porusi so nekateri primeri za knidarije. Pri turbelarijih pa srečamo anastomoze med divertikuli črevesa tja do tvorbe gostega omrežja pri nekaterih polikladih, psevdoanalne pore na koncih črevesnih divertikulov, zveze med črevesom in genitalnim aparatom (tractus gastero-intestinalis, Laurerov kanal), obilico genitalnih odprtin različnih vrst itd.

c) Gastrovaskularni sistem.

Dosedanje pojmovanje. Zlasti na osnovi oblike prebavnega organskega sistema je bil po Leuckartu (1849) ustanovljena velika sistematska kategorija pod imenom Coelenterata. Leuckart je mislil, da predstavlja pri teh živalih enotni sistem telesnih votlin skupek ali zlitino samega prebavila (črevesa) in prave telesne votline, torej coelom + enteron. Glavna karakteristika bi bila v tem, da poganja stena črevesne cevi votle izrastke ali divertikule in da naj bi se iz teh pri višjem osnovnem tipu metazojev, t. j. pri celomatih, po popolni oddelitvi od črevesa razvile celomne vrečice. Le posamezni zoologi so vztrajali pri tej teoriji, ki se je pokazala kot zmotna (n. pr. K. C. Schneider). Že uvodoma sem omenil, da je tudi brez ozira na napačno pojmovanje perifernega dela tega celenteričnega, pozneje gastrovaskularnega sistema bila ponesrečena že sama združitev v enotno skupino spongiarijev, knidarijev in ktenofor. Temeljila je pač na neki navidezni sličnosti, predvsem med kanalarnim sistemom spongiarij in med resničnim gastrovaskularnim sistemom knidarijev in ktenofor. Ko izločimo spužve, ostaneta še vedno dve skupini »celenteratskega« tipa, t. j. takega s pristnim gastrovaskularnim sistemom.

Zdaj je treba ugotoviti, od kod izvira ta sličnost v zgradbi med knidariji in ktenoforami, ki po komparativno anatomskih principih mora temeljiti na določenih sorodstvenih odnosih. Po eni tezi bi primarni ustvaritelji gastrovaskularnega sistema bili knidariji. Začetno, najbolj enostavno stanje bi morali iskati pri hidri, ki ima gladko vrečasto črevo in le še cevaste izrastke v tentakulih. V eni smeri bi bila nastala večja komplikacija tega primitivnega gastrovaskularnega sistema pri hidromeduzah, in sicer v zvezi s skrajšanjem dolžinske osi in z razširitvijo telesa v navpični smeri tako, da dobimo radialne kanale in te spajajoči cirkularni kanal. Haeckel je ravno iz takega stanja gastrovaskularnega sistema, t. j. s posredovanjem hidromeduze izvajal ktenofore z njihovim še bolj kompliciranim kanalnim sistemom. Od ktenofor bi končno podedovali turbelariji svojo tendenco za tvorbo črevesnih divertikulov. Na tej tezi temelji tudi poskus pritegniti plathelminthe v krog celenteratov.

Na polipih pa bi kot svojski progresivni razvojni proces potekala komplikacija gastrovaskularnega sistema v samem trupu na ta način, da bi pri skifopolipu na oralnem koncu nastopile naprej dve, potem štiri črevesne vreče ali žepi; med njimi pa bi se pojavile štiri podolžne gube oz. nepopolne in proti nožnemu koncu izginjajoče pregrade, septa ali bolje teniole (za razliko proti pristnim septom antopolipov). Potem bi, podobno kakor pri hidromeduzah, sedaj pri skifomeduzah nastala večja komplikacija gastrovaskularnega sistema v periferiji meduzine plošče (radialni žepi, kanali, cirkularni kanal ali celo omrežje kanalov).

Končno bi kot nadaljevanje progresivnega razvoja v smeri večje komplikacije gastrovaskularnega sistema pri antozojih, kot dozdevno najvišje stoječih knidarijih, v podolžno smer segajoča podrazdelitev črevesa ob periferiji dovedla do razvoja pristnih in globoko proti centru črevesne cevi segajočih pregrad ali pristnih septov. To bi bil eden od treh končnih stadijev progresivnega razvoja in komplikacije gastrovaskularnega sistema: hidromedusa, skifomedusa in antopolip (heksakoralj). Prva razvojna linija naj bi se bila nadaljevala preko ktenofor proti turbelarijem. Dom-

neva o progresivni razvojni vrsti gastrovaskularnega sistema pri polipnih formah knidarijev je splošno priznana in ostane nedotaknjena, tudi če se ne izvajajo turbelariji s posredovanjem ktenofor iz hidromeduz. Razlika bi bila v tem primeru, če se predpostavlja razvoj turbelarijev direktno iz planuloidne stopnje, torej v paralelno knidarijski razvojni liniji, v tem, da bi se pač v obeh primerih bil razvil gastrovaskularni sistem samostojno in ne bi šlo za homologne organe. Nekaj avtorjev (zlasti Sedgwick) domneva, da so antopolipi s svojimi radialno razpostavljenimi črevesnimi kamricami bili izhodišče za razvoj metamernih celomatov, ko so se oddelile kamrice od črevesa in ko je žival prešla k vagilnemu načinu življenja, plazeč se z ustno stranjo po podlagi.

Novo pojmovanje. Turbelarijski teoriji knidarijev nudijo ravno razmere prebavnega sistema izborno priliko, da se lahko izkaže. Ko smo izločili spongiarije iz kroga razmotrivanj in ktenofore genetsko priključili turbelarijem, je postala situacija zelo pregledna in enostavna. Ker moderni turbelariologi povsem upravičeno zavračajo izvajanje turbelarijev iz ktenofor in s tem iz celenteratov sploh ter puščajo, kar je treba tukaj zlasti poudariti, ob strani rešitev vprašanja genetskih odnosov med knidariji in turbelariji. dokler ne povedo knidariologi svoje odločne besede (prim. Bresslau, str. 256) o filogeniji celenteratov, preostajata le še dve možnosti: ali predstavljajo knidariji in turbelariji dve samostojni paralelno potekajoči razvojni liniji (sesilno in vagilno), ali sta obe grupi v ožjem oz. specialnem sorodniškem odnosu. Bresslau in Reisinger dobro čutita šibkost in neutemeljenost domneve o izvajanju turbelarijev iz knidarijev in se previdno izražata takole: »Wenn man überhaupt eine Ableitung der *Plathelminthen* aus *coelenteratenähnlichen Tieren* anstrebt, so können dafür lediglich die ebenfalls acoelen Planularlarven der Cnidarien in Frage kommen.« Tako staro ukoreninjeno, a napačno mnenje o primarnosti hidrozoev ni dopuščalo pravega vpogleda v resnično filetsko dogajanje.

Treba je bilo narediti še odločen korak naprej in vzeti kot izhodišče komparativno anatomske primerjave prebav-

nega sistema med turbelariji in knidariji ne hidropolipa, temveč antopolipa. K temu koraku nas sili dejstvo, da gre pri knidarijih za sesilne živali in da je zaradi tega prišlo pri njih do tvorbe kormov in s tem v vzročni zvezi do postopnega zmanjševanja polipnih osebkov. Kot naravna posledica tega zmanjšanja velikosti osebkov pa je prišla poenostavitev gastrovaskularnega sistema. Pri svobodno plavajočin meduzah pa je ob večanju osebkov prišlo do progresivne komplikacije gastrovaskularnega sistema. Ako za turbelarije velja pravilo »dass die Körpergrösse eine Funktion der Darmfläche ist«, tedaj velja to prav tako tudi za knidarije.

Po mojih mislih so se torej razmere gastrovaskularnega sistema pri knidarijih razvile iz takih razmer pri turbelarijih, t. j. knidariji so podedovali od svojih turbelarijskih prednikov splošno tendenco za tvorbo črevesnih divertikulov v smeri proti periferiji telesa, podobno kakor v tentakule, kar je le specialen primer te splošne tendence. Že po sami opustitvi lokomocije, torej paralelno z zmanjšanjem telesne muskulature, je morala pešati tendenca za tvorbo divertikulov, zlasti v valjastem trupu, medtem ko se je mogla ohraniti v peristomni regiji, najbolj aktivnem delu telesa, opremljenega z tentakularnim aparatom. Ob znatnem zmanjšanju velikosti osebkovega telesa je prišlo celo v tentakularnem aparatu do delne redukcije gastrovaskularnih prostorov: tentakuli so postali solidni, le da so obdržali entodermno os kot neko reminiscenco divertikula. K meduzam z njih izrazito progresivno razvojno tendenco kanalarnega sistema pa imamo paralelo med polikladi z enotnim kanalar-nim omrežjem namesto ločenih divertikulov (n. pr. *Prostheceroeus vittatus* Montagu) in med ktenoforami kot stranskimi potomci polikladov.

Antozoa. Treba je torej najprej morfološko in morfo-genetsko analizirati razmere gastrovaskularnega sistema pri antozojih, ki jih neposredno izvajamo iz starih turbelarijev. Če si predstavimo prečni prerez skozi distalno partijo neke aktinije — slika je tako dobro znana tudi zoologom začetnikom, da je ni treba tukaj reproducirati —, dobimo spočetka zares vtis, da gre za krog z navidezno radiarno sime-

trično (v resnici bilateralno simetrično) razporejenimi pregradami, ki segajo od oboda kroga, t. j. telesne stene, do žrela, tako da je vsa prebavna votlina pregrajena v venec perifernih kamric (lož, prekatov). Že stari avtorji (n. pr. Rapp) so primerjali to sliko prereza s prerezom skozi limono ali glavico maka. To statično deskriptivno stanje lahko zavaja, zlasti pri paleozooloških objektih, ko imamo opravka le s sklerosepti, opazovalca k misli, da gre tudi morfo-genetsko pri teh pregradah za tvorbe mezogleje, ki raste od telesne stene proti centru, porivajoč entodermno plast pred seboj, t. j. da raste mezenterij aktivno od periferije proti centru kot nekaka pregrada. Tako so opisovali stanje pre-reza ne le starejši avtorji (n. pr. brata Hertwig. v osnovni monografiji o aktinijah, str. 61. »Die Septen entspringen vornehmlich vom Mauerblatt, doch setzen sich ihre Ursprünge einerseits auf die Mundscheibe, anderseits auf das Fussblatt fort...«), marveč ga na ta način še danes opisujejo ali definirajo v diagnozi ali karakteristiki antozojev.

W. Kükenthal n. pr. (79, str. 688.) v priročniku zoologije sicer v definiciji antozojev začudo sploh ne omenja zanje tako karakterističnih mezenterijev, pač pa v dodatni kratki karakteristiki pravi: »Der Gastralraum des Korallenpolypen wird durch Längsscheidewände, die vom Mauerblatt nach innen vorspringen, in eine Anzahl peripherer Kammern und einen gemeinsamen zentralen Teil zerlegt«; Pax v istem delu (str. 783.) definira mezenterije takole: »Die Mesenterien (Sarkosepten) sind bindegewebige, an ihrer Aussenseite hauptsächlich mit Entoderm bekleidete Stützlamellen, die von der Körperwand gegen den Gastralraum radiär vorspringen«. Redke so izjeme, kot je n. pr. definicija v znanem dunajskem učbeniku zoologije Grob-bena in Kühna (str. 461.): »Die Septen ... sind senkrechte von der Seitenwand, der Fuss- und Mundscheibe entspringende Falten des Darmes...«

Ob upoštevanju samega ontogenetskega nastanka mezenterijev — torej tudi brez ozira na primerjavo z razmerami črevesa pri turbelarijih — že pridemo do bolj pravilnega pojmovanja njihovega pravega bistva. Glavni dogodek pri nastanku mezenterijev je namreč vzdolžno gubanje čreves-

ne stene, stranski pa prodiranje vezevnine (mezogleje, recte parenhima) v dolino gube od periferije sem proti centru, t. j. navznoter. Torej so mezenteriji kot dovršena tvorba le rezultat vzdolžnega gubanja črevesa. Gubanje pa je povečanje površine ob razmeroma manjšem prostoru, in sicer zaradi neenakomerne rasti epitela. Čelo gube ali nje breg raste hitreje navzven kot pa vmesne doline. V svojem bistvu je to lokalna rast ali tvorba divertikulov v nekoliko spremenjeni obliki. Med divertikuli oz. gubami rasteta vezevnina in mišičje.

Vsi embriologi so si edini, ko opisujejo, da nastanejo mezenteriji z vzdolžnim gubanjem črevesne cevi oziroma s tvorbo perifernih žepov, kar pride na isto. Že Kowalevsky (1873.) je ugotovil in lepo narisal tak nastanek mezenterijev. Omenim naj le Korschelta in Heidera (71. str. 198.), ki pravita v svojem znanem učbeniku embriologije avertebratov: »Die Mesenterialsepten entstehen an der Wand als Längsfalten des Entoderms«, in sicer nastane pri aktinijah najprej le en par, torej strogo bilateralno simetrično. Pri skifopolipu se je bolj ohranil videz tvorbe žepov, zopet v začetku le enega para. Faurot (28, str. 283.) govori pravilno o »deux plissements endodermiques« in primerja tvorbo mehkih septov s tvorbo celomnih vrečic v ontogenezi, torej z divertikuli.

Ob takem načinu razvoja mezenterijev ne more biti dvoma, da ima primarno iniciativo črevesna stena in da šele drugotno prispeva k tvorbi še parenhim (mezogleja) z muskulaturo. Značilno je, da je začetek gubanja na ustnem koncu polipa in da ima zlasti pri skifopolipu bolj značaj tvorbe žepov oz. divertikul in da se v poteku ontogenetskega razvoja gube oz. zasnove mezenterijev pogostoma premeščajo, menjavajo svojo pozicijo in se naravnost selijo. Vsa ta dejstva in zlasti še tvorba pristnih črevesnih divertikulov v zvezi s tentakularnim vencem jasno pričajo v prid teze, da so vzdolžne gube le modifikacija tvorbe oz. izraščanja divertikulov.

Pripomniti je še treba, da je gotovo prispevalo k napačnemu pojmovanju bistva mezenterijev dejstvo, da na-

stajajo sklerosepti — prav za prav le skeletizacija sarkoseptov, a po videzu podobne tvorbe — bistveno drugače kakor mezenteriji in so ne le morfološko in morfogenetsko, temveč tudi fiziološko nekaj povsem drugega kakor mezenteriji ter se ne morejo komparativno anatomsko z njimi primerjati. Zato je upravičeno ločiti tudi terminološko obe tvorbi in obdržati naziv septum le za skelet mezenterialnega aparata.

Ako se sedaj ozremo na razmere gastrovaskularnega sistema pri turbelarijih, tedaj takoj spoznamo, da so homologne razmeram pri knidarijih, zlasti pri antozojih. Vedno je izhodišče procesa cevasto črevo in na to sledi izražanje bodisi bolj plitvih vzdolžnih gub ali globljih žepov ali pa slepih, prstu na rokavici podobnih izrastkov — divertikulov v ožjem pomenu besede. Turbelariologi razlagajo tak način v rasti črevesa s tendenco po vaskularizaciji telesne periferije zavoljo enakomerne porazdelitve hrane; med izrastki se ohrani parenhim z močno muskulaturo potrebno za premikanje živali, ko ciliatura zbog povečanja telesa kot motor ni zadostovala več. Taki razlagi lahko pritrdimo le z omejitvijo, da imamo vlogo muskulature, ki jo stavljajo turbelariologi (zlasti Bresslau) v prvo vrsto, za manj važno. Treba je le pritegniti k primerjavi ktenofore, pa spoznamo, da je tvorba divertikulov v prvi vrsti posledica aktivnosti črevesa. Divertikuli prodirajo razen v tentakule včasih tudi v druge telesne izrastke (n. pr. pri *Thysanozoonu*) podobno kakor pri morskih golih polžih iz skupine eolidijev.

Navidezno je med cevastimi in pogostoma razvejanimi divertikuli črevesa pri turbelarijih in med vzdolžnimi gubami knidarijev precejšna razlika, načelno pa ni prave razlike; kar pa je različno, je lahko umevno. Pri sploščenih bilateralno simetričnih in svobodno premakljivih turbelarijih prevladuje povsem umevno tendenca po tvorbi bočnih izrastkov, pristnih divertikulov z nalogo vaskularizacije zelo aktivne telesne periferije. Imamo torej desne in leve izrastke, ker se v teh smereh vrši tudi rast telesa. Pri nekaterih manj sploščenih vrstah (n. pr. med polikladi *Thysanoplana indica* Plehn, *Pseudoceros periphaeus* Bock) izraščajo divertikuli tudi proti dorzalni in ventralni strani

glavnega črevesa, torej okoli dolžinske osi kakor pri ktenoforah in meduzah.

Medtem ko so meduze sicer sekundarno v tem oziru bolj podobne turbelarijem in se v zvezi s skrajšanjem dolžinske osi in razširitvijo v prečni smeri vrši vaskularizacija v obliki divertikulov, ki jim tukaj pravimo zaradi oblike kanali, je pri polipih v zvezi s cilindrično obliko in sesilnim načinom življenja prišlo do sicer progresivnega razvoja v glavni razvojni liniji, t. j. antozojski, pač pa v drugi, takemu načinu življenja bolj primerni obliki. Glavni poudarek je paralelno z vzdolžno smerjo in v zvezi z redukcijo parenhima in splošne telesne muskulature, ki služi premikanju, na partijah med gubami, na mezenterijih. Teh se je poprijela evolucija v progresivni smeri in so postali najvažnejši notranji organi antopolipov, vsebujoč tudi gonade; ustrezno različnim funkcijam kažejo veliko morfološko in histološko diferenciranost. Zlasti se je zdiferencirala specialna mezenterijska muskulatura.

Razvoj mezenterijskega aparata kot modifikacije od turbelarijskih prednikov podedovane tendence po divertikularizaciji črevesne cevi, in sicer v zvezi z makrofagijo ob sesilnem ali polsesilnem načinu življenja, je izredno značilen za antozoje. Vendar vidimo že v tej sami skupini nastop redukcijskega procesa kot očitno posledico zlasti dveh činiteljev.

Prvi činitelj je kormijsko ali kolonialno stanje, nastalo zaradi nespornega razmnoževanja; le-to se je javljalo v obliki delitve, ki pa je postala nepopolna s tem, da se njeni produkti niso razšli, in potem v obliki brstenja. Kormijsko stanje ima pa zopet za posledico precejšno zmanjšanje obsega osebkov (person) in s tem v zvezi relativno povečanje površine, tako zunanje kakor tudi notranje. Od tega pa prihaja zmanjšanje potrebe po tvorbi divertikulov ali črevesnih gub. Gastrovaskularizacija dobi v kormih še drugo možnost. Črevesna cev izrašča v solenijo, t. j. v nepersonalne dele korma in s tem se prebavna in resorptivna površina ogromno poveča. Značilno je, da v stolonih in soleniji črevesna stena sploh ne producira mezenterijev, tako da imamo prav za prav pri kormijskih antozojih ob bazi

vsake persone vse prehode od stanja tipičnega antopolipa preko stanja skifopolipa (plitve gube) do stanja hidropolipa z gladko črevesno steno.

Drugi činitelj odločilnega pomena je sprememba prehranjevalnega režima, t. j. prehod od primarne makrofagije h mikrofagiji. Ta sprememba je imela še neko drugo važno posledico, o kateri bom pozneje razpravljal, to je izginotje ektodermnega žrela, od turbelarijskih prednikov podedovanega farinksa, ki je postal sedaj nepotreben.

Treba je le primerjati solitarne velike ceriantarije z bujno razvitim mezenterijskim aparatom ter velikim številom tentakulov in pa kormijske antipatarije z majhnimi polipi, ki imajo malo tentakulov in mezenterijev (le po 6), da se lahko prepričamo o utemeljenosti naše teze.

Svojsko pot je ubrala med antozoji velika skupina madreporarij kot mlajša veja izumrlih tetrakoralov, in sicer v zvezi s tvorbo močnega apnenega skeleta. Znatno povečanje prebavne površine in s tem večja komplikacija v konfiguraciji gastrovaskularnega sistema kljub skrajšanju glavne osi, pač pa ob proširitvi distalnega dela je doseženo z uraščanjem skeletnih reber — skleroseptov — od spodaj proti centrogastru. Vsak septum dviga nad seboj steno črevesa, ustvarja gubo in tako se na povsem drugi podlagi posnema proces gubanja na podlagi divertikularizacije. Mezenteriji kažejo znake redukcije tudi že v zvezi z redukcijo muskulature.

Scyphozoa. Ako primerjamo antopolipe tipa ceriantarij ali aktinarij s skifopolipi solitarnih majhnih oblik, kakor jih navadno dobimo na vpogled (n. pr. pri vrstah *Chrysaora* ali *Aurelia*), moramo ugotoviti precejšno razliko v pogledu gastrovaskularnega sistema. Precej se razlike zmanjšajo, če spremenimo objekte primerjave in vzamemo namesto aktinije antipatarije in namesto skifistome hrizaore kormijske skifopolipe tipa stefanoscifus. Razlike, ki jih žal ni moči premostiti z eventualnimi prehodnimi oblikami med recentnimi antozoji in skifozoji — na fosilni material ni moči niti za prihodnost računati — pa niso take narave, da jih ne bi mogli reducirati od stopnje bistvenosti

na stopnjo gradualnosti. Stopnja razlike se pojasnjuje s tem, da vzamemo geološko zelo zgodnjo odcepitev skifozojske veje od glavnega antozojskega debla knidarijev. Odcepitev se je najbrž izvršila pri takšnih antozojih, ki so že bili kormijski, t. j. z majhnimi polipi, s skeletom in s tendenco po redukciji mezenterijskega aparata.

Zaradi pomanjkanja prehodnih oblik med antozoji in skifozoji nastaja v enaki meri kakor za naše tudi za dosedanje stališče težava, vendar se, kakor se mi zdi, z mojega stališča mnogo verjetneje pojasnjuje redukcijska tendenca v zvezi s sesilnim načinom življenja kakor pa delovanje progresivne tendence, ki ga mora predpostaviti staro pojmovanje.

Enostavna posledica turbelarijske teorije knidarijev je homologizacija teniol skifopolipa z mezenteriji antopolipa, ali z drugimi besedami, teniole odgovarjajo poenostavljenim mezenterijem, in sicer tako po številu (teniole so vedno le po štiri), kakor tudi po obsegu in morfološko histološki stopnji diferenciacije. Na osnovi enakih faktorjev, ki so že pri samih antozojih bili aktivni, se je pojavila tudi tukaj redukcijska tendenca mezenterijskega aparata: prehod v kormijsko stanje z zmanjšanjem velikosti osebkov ob mikrofagijskem režimu prehrane.

Način zasnove v poteku ontogeneze je pri tenioli enak načinu zasnove pri mezenteriju. Zdi se mi, da je glavna razlika med obema tvorbama v opremi z muskulaturo. V ekstremnih primerih, ki jih imamo po navadi pred očmi, imajo antopolipi (aktinarije) v mezenterijih zelo močno in diferencirano »entodermno« muskulaturo v obliki »zastav« (po sliki, ki se nam nudi na prečnih prerezihi); skifopolipi pa se odlikujejo s tem, da razvijajo v vsaki tenioli po eno vzdolžno mišico »ektodermnega« izvora. K takemu prikazovanju razlike moramo pripomniti, da postaja muskulatura pri kormijskih vrstah z majhnimi osebki tudi med antozoji vedno bolj šibka, o »zastavah« ni govora; celo pri velikih, gotovo primarno solitarnih ceriantarijah je namesto v mezenterijih razvita glavna muskulatura v telesni steni. Po ugotovitvi bratov Hertwig (60, str. 117.) je tudi histološka zgradba mezenterijev pri ceriantusih zelo preprosta. Vsebuje le v

svojem zgornjem delu šibka, transversalno potekajoča mišična vlakna z domnevno nalogo razširitve žrela (ki ga pri skifopolipih ni več!). Teniola skifopolipa tipa *stefanoscifus* ima ravno tako dobro razvite mezenterijske filamente kakor antopolip. Zelo važna ugotovitev je, da potekajo pri *ceriantusu* ob svobodnem robu mezenterija, torej v samem filamentu, močna vzdolžna mišična vlakna (prim. v delu bratov Hertwig sl. 3. na VIII. tabli); za epitel, ki tvori te mišice, pa je zelo verjetno, da je ektodermnega izvora (spuščanje ektodermnih vrvic ob robu mezenterijev navzdol). Celo viličasto cepitev filamentov najdemo tako pri *ceriantu* kakor pri skifopolipu *stefanoscifa* (prim. sl. 12. na VIII. tabli v delu Hertwigov in sliko 10C v delu Taku Komai-a, 70).

Še ena znatna dozdevna razlika med teniolo in mezenterijem je naknadno odpadla. Taku Komai (70) je odkril spolno zrele skifopolipe s tem, da se njih spolne celice ravno tako kakor pri antopolipih nahajajo v samih teniolah. Nadalje je za našo tezo zelo važno, da je Taku Komai pri istem skifopolipu (*Stephanoscyphus racemosus*) našel tako imenovane tenioline mišice ne le v štirih teniolah, temveč v velikem številu ob celem obodu telesne stene. Take Komai jih vse imenuje teniole; pravilno bi bilo imenovati teniolo ne le tkivno vrv med kožo in črevesom s podolžnimi mišičnimi vlakenci, razporejenimi v vencu ob obodu vrvi, marveč to vrvico s prilegajočim se entodermnim epitelom entoderma. Gre torej za še bolj reducirane bivše mezenterije, ki so pri ostalih recentnih skifopolipih že popolnoma šli v zgubo; preostale so samo še štiri »teniole«, vsaka s svojo teniolino mišico. Verjetno je, da so te iste vzdolžne mišice pri nekaterih izumrlih tetrakoralih (n. pr. *Calceola*) bile zelo močne in da so služile za zapiranje skeletnega pokrovca. Medtem ko je s tem stanje gastrovaskularnega sistema pri skifopolipih prav lepo pojasnjeno na osnovi naše turbelarijske teorije, ostane še vprašanje, zakaj se pri skifopolipih ohranijo ravno štiri gube oz. teniole, kakor je na splošno zaznamenovati neko nagnjenje h tetrameriji ne le pri skifozojih in konularijah, temveč tudi pri starih že izumrlih antozojih (tetrakoraljih) in zlasti pri hidrozojih.

Mislim, da ni brez podlage domneva, da je tako izrazita tendenca k tetrameriji kot izhodišče večkratni radiarni simetriji knidarijev podedovana od turbelarijskih prednikov. Iz ne preveč diferenciranega stanja bilateralne simetrije, t. j. ob neznatni sploščenosti telesa in majhni razliki med ventralno in dorzalno stranjo je lahko prišlo ob le na pol sedentarnemu načinu življenja do izenačenja ventralne in dorzalne strani in s tem tudi obojega z bočnima stranema; tako bi bila podana podlaga za tetramerno radialno simetrijo. Ako pomislimo na oblike, kakor je recentna vrsta rabdocelnih turbelarijev *Mesostomum tetragonum* s štirioglatim prečnim prerezom in z ustreznim razporedom mišičja in živčevja, potem si lahko rekonstruiramo postanek tetramernega tipa knidarijev. Dispozicija za nastop štirih podolžnih črevesnih vreč in s tem štirih mezenterijev je podana že z razporedom ostalih notranjih organov. Spomnimo se še tetramerno zgrajene gonade pri turbelarijih, štirih ekskrecijskih cevki! Na tej osnovi in po principu multiplikacije organov je pot do večkratne radiarne simetrije oz. ciklomerije podana.

V koliki meri so razmere gastrovaskularnega sistema pri knidarijih odvisne od načina življenja, nam najbolj ilustrira primer skifomeduz. Kljub očitni regresivni tendenci tega sistema pri sesilnih skifopolipih se razvija pri njih meduzni obliki kar najbolj kompliciran sistem bočnih žepov in kanalov. Celo tentakuli, ki so pri recentnih skifopolipih brez izjeme, seveda sekundarno, solidni, postanejo pri meduzah zopet votli. Pri tem je povsem stranskega pomena sama ontogenetska tehnika v načinu ustvarjanja gastrovaskularnega sistema (zraščanje dveh entodermnih lamel ali izraščanje divertikulov oz. žepov). Enako kakor so skifomeduze kot planktonske živali zopet dobile sicer izgubljene višje čutne organe in s tem višje organizirano živčevje, so v rizostomni razvojni liniji ob opustitvi prvotnega polipoidnega stanja razvile nov del gastrovaskularnega sistema, in sicer v zvezi s skrajno mikrofagijo okoli ust. Robovi štirioglatega ustnega stožca se podaljšajo in razrastejo, potem se po večini zarastejo in puste vzdolž zarastline majhna sekundarna usteca, razvrščena v vrsti.

Še nekaj je treba poudariti: Kljub bohotnemu sekundarnemu razvoju perifernega gastrovaskularnega sistema pri meduzni formi skifozojev vztraja redukcijska tendenca na centralnem delu črevesa, ki se je uveljavila že pri polipni formi. Skifomeduza sploh nima več teniol!

Hidrozoa. Po tem, kar smo spoznali pri skifozojih o redukcijski tendenci gastrovaskularnega sistema, nam je lahko umeti stanje, ki ga v tem oziru najdemo pri hidrozojih. Zopet moramo ostro ločiti med primarnimi razmerami polipne in sekundarnimi meduzne oblike. Vedno primarno kormijski in zato kot osebki drobčkani hidropolipi nimajo sploh več pravih ali popolnih črevesnih žepov, gub ali divertikulov, z izjemo tentakularnih divertikulov, ki pa so, kakor že prej enkrat omenjeno, le v izjemnih primerih ostali votli in vršijo torej svojo primarno vaskularno funkcijo in ne sekundarne podporne in skeletne, kakor po večini tedaj, ko je tentakul soliden.

In vendar se ni izgubila pri hidropolipih zadnja sled nekdanje razčlenitve gastralnega sistema. Pri številnih, zlasti nekoliko večjih hidrantih dobimo na prečnih prerezih včasih zelo izrazito nagubanost entodermnega epitela (primerjaj n. pr. prečni prerez skozi hidrant vrste *Clava squamata* po Brochu, v Kühn, 77, sl. 13. str. 48.). Do sedaj se je tako stanje zaničljivo obeleževalo kot stanje z nepristnimi gubami, češ v notranjost gube ne zahaja intersticijska lamela, kar dela gubo pristno. Z našega stališča je jasno, da gre tukaj le za končni stadij v regresivnem procesu odprave sedaj že nepotrebne komplikacije gastrovaskularnega sistema zaradi sesilnega načina življenja, kormijskega stanja in zmanjšanja velikosti osebkov.

Paralelo k primeru skifomeduze imamo pri hidrozojih v razvoju planktonske modifikacije hidrozojev. Zaradi drugačnega načina razvoja hidromeduze, t. j. z brstenjem (direktni ali hipogenetski razvoj je sekundaren pojav kakor pri skifozojih) se je v nasprotju s skifomeduzo, ki se razvija s strobilacijo, tukaj ohranila sled prvotnega nastanka vzdolžnih gub ob zasnovi primarno štirih radialnih kanalov.

Spričo pomembnosti gastrovaskularnega sistema za organizacijo knidarijev smemo posebej poudariti dejstvo, da

se šele s stališča turbelarijske teorije knidarijev morejo razmere knidarijev biološko doumeti. Ne gre za progresivno razvojno vrsto: gladko črevo, nekoliko in končno močno nagubano s septalnim aparatom kot vrhuncem, temveč za redukcijo gastrovaskularnega sistema pri polipnih oblikah; povod za redukcijo je dal prehod k sesilnemu načinu življenja in njega posledice (tvorba kormov in redukcija velikosti osebkov). Takoj po sekundarnem prehodu k svobodnemu načinu življenja (ločeno v skifozojski in hidrozojski razvojni liniji), t. j. v plankton, se zopet aktivira intenzivna tendenca k progresivnemu diferenciranju gastrovaskularnega sistema, vendar pa na nekoliko drugačni podlagi v obeh razvojnih linijah.

č) Žrelo (pharynx).

Žrelo v obliki invaginacije kože sredi peristoma obstoji le pri antozojih. Prej se je splošno smatralo, da ga imajo tudi skifozoji in so obe skupini v sistemu zedinili (Scyphozoa, Goette). Zdaj je ta dolgotrajni spor končno-veljavno rešen in se zdi, da obstoji med žrelom in črevesnimi divertikuli oz. gubami neke vrste korelacija; ena tvorba je funkcija druge. Po dosedanjem pojmovanju bi antopolipi kar na mah dobili žrelo z invaginacijo peristoma, pri čemer bi se primarna ustna odprtina kar pogreznila oz. bi jo pogoltnilo črevo (die Schlundpforte). In zakaj to; kakšen biološki povod naj bi dovedel do take spremembe; morda makrofagija? Že med hidropolipi najdemo precej požrešnih makrofagov (goltačev), ne da bi bilo prišlo do razvoja žrela. Turbelarijska teorija jasno osvetljuje vprašanje žrela pri knidarijih. Antozoji kot najstarejši tip knidarijev so podedovali že gotovo žrelo od svojih turbelarijskih prednikov. Za turbelarije je tvorba žrela izredno karakteristična. Ob primarno vagilnem in roparskem, t. j. makrofaškem načinu življenja vrši mišičasto in iztegljivo žrelo izredno važno nalogo, enako kakor tentakuli pri sesilnih knidarijih. Graff v svoji veliki monografiji turbelarijev (35, str. 199.) definira žrelo turbelarijev naravnost kot njih »Ergreifungsorgan«; iz-

diferencirali so ga do virtuoznosti podobno kakor kopulacijske in ostale pomožne spolne organe.

Kljub temu, da ustreza žrelo antozojev najbolj preprostemu turbelarijskemu tipu, *pharynx simplex*, vidimo izredno zanimivo dejstvo, da se vsaj pri larvah žrelo lahko iztegne in pograbi plen. Kolikor mi je znano, je prvi opisal to Claus (19) pri neki planktonski larvi aktinije (po Clausu so podobne ktenofooram!), za katere Hertwig misli, da pripadajo Edwardsiji in da imajo »ein vorstülpbares Magenrohr«. Mlade *Halcampe* kot ektoparaziti planktonskih meduz se obnašajo kakor turbelariji in imajo njih obliko. Za vrsto *Halcampogeton papillosus* Carlgren navaja Carlgren, da more »actinopharynx« evaginirati (13). Pri odraslih aktinijah ne vrši žrelo več v taki meri službe lovnega organa, kar še v večji meri velja za vse ostale antozoje. Po Hertwigih (60, str. 16.) deluje žrelo kot neka golša ali želodec (»Es fungiert als Magen, da in seinem Innern die von den Tentakeln ergriffenen und nach dem Munde beförderten Thiere, kleine Mollusken und Crustaceen, längere Zeit verweilen und dem Verdauungsprozess unterworfen werden.«). S tem v zvezi je lastno mišičje zelo šibko, oz. ohrani se le entodermna cirkularna muskulatura, medtem ko je pri oktokoraljih ektodermalna muskulatura žrela bolj razvita. Avtonomna uredba večine antozojev je ozka povezanost žrela z mezenteriji, in sicer v umevni zvezi s progresivnim razvojem mezenterialnega aparata pri velikih solitarnih oblikah.

Izredno važno dejstvo se mi zdi, da nahajamo že pri recentnih antozojih oblike z očitno tendenco po redukciji ektodermnega žrela; so to bolj majhni osebki z mikrofaškim režimom. Zlasti med antipatariji najdemo vrste s skrajno reduciranim žrelom (n. pr. *Sibopathes gephura*); med aktinijami pa v majhni skupini *Abasilaria* (severnjaška *Ptychodiotis patula* s popolnoma rudimentalnim žrelom). Žrelo torej ni ne nastalo in ne izginilo z enim samim korakom, z eno samo mutacijo; tudi žrelo kot kompleksni organ, pri čigar graditvi in razgraditvi sodeluje večje število »znakov« ali »lastnosti«, torej večje število genov in zaradi tega mutacij, je podvrženo postopoma involucijskemu procesu. Kljub temu, da je žrelo tako karakterističen organ turbelari-

jev, tako rekoč njih izum, je prišlo tudi med njimi pod določenimi ekološko biološkimi pogoji do redukcije in celo do popolne zgube žrela s črevesom vred; prvo je nastopilo po Graffu (35, str. 181.) pri parazitskih vorticidih, drugo pri fekampiji, ki je vsaj v odraslem stanju parazitska.

Splošna slika razmer glede žrela pri antozojih in turbelarijih je naslednja: Primitivni turbelariji, celo recentni, prvotno nimajo ektodermnega farinksa, ker pobirajo po podlagi le drobno hrano. Pri Palmeniji n. pr. (prim. Bresslau, 7) so usta le luknjica v koži, skozi katero pride prebavni parenhim (še pravega črevesa ni!) v direktni dotik s hranivom. Nobenega razloga ni, ki bi nas silil domnevati, da take primitivne razmere niso primarne. V zvezi z makrofagijo in aktivnim lovom plena se je pri turbelarijih razvilo iz preproste invaginacije ektoderma v parenhim mišičasto, zelo gibljivo in iztegljivo žrelo. Knidariji, in sicer prav antozojski, so podedovali že ustvarjeno žrelo. Po zgradbi farinksa med antopolipi bo danes komaj mogoče ugotoviti, iz katerega stanja turbelarijskih prednikov se je razvil njihov današnji farinks. Da imamo med recentnimi primitivnimi rhabdocoeli turbelariji cele familije s pharynx simplexom (Catenulidae, Microstomidae), ne pomeni še, da so tudi direktni predniki knidarijev imeli le pharynx simplex. Do razmer pri antozojih je moglo priti iz višjega razvojnega stanja z naknadno redukcijo. Pri antozojih je šel potem razvoj žrela v glavnem v dveh smereh. Na splošno je v zvezi s sedentarnim načinom življenja nastopila redukcijska tendenca. Pri večini se je sicer farinks ohranil, vendar deloma poenostavil (redukcija mišičja); drugod je v zvezi s spremenjeno funkcijo, ko je bivšo glavno funkcijo lovne naprave prevzel tentakularni venec, pridobil celo nove znake in lastnosti, kakor so n. pr. gubanje, siphonoglyphae, concha, zveza z vzdolžnimi gubami ali mezenteriji itd. Pri manjšini pa je prevladala redukcijska tendenca, ki je zlasti vzporedno z zmanjšanjem velikosti osebkov in kormijskega stanja končno dovedla do popolnega izginotja žrela. Paralelna redukcija mezenterijev je izginevanje žrela le pospeševala.

Iz takih razmer so se razvile tiste, ki jih danes poznamo pri skifopolipih. Ne smemo se čuditi, da se pri skifozojih niti v ontogenezi, torej niti prehodno ne pojavlja tvorba ektodermnega žrela, domnevno zato ne, ker rekapitulacija ni bila razvojno mehanično več potrebna in so se zadevni geni sčasoma popolnoma izgubili. Ustrezno načinu življenja in prehranjevanja se je celo razvila invaginaciji ustnega roba prav nasprotna tendenca: evaginacija peristoma in tako je nastal ustni stožec, zaradi dobro razvite muskulature (v ektodermnem delu vzdolžne, v entodermnem krožne) zelo gibčna in koristna naprava pri obvladovanju plena in pri požiranju. Zlasti pri meduznih formah obeh tipov kaže ta ustni stožec zelo aktivno tendenco k progresivnemu razvoju in na višku razvoja prevzema popolnoma vlogo lovka (rizostomne skifomeduze in nekatere hidromeduze). Tako stanje prednjega dela črevesa so podedovali tudi hidrozoji. Nikjer pri njih ne najdemo sledu ektodermnega žrela, ker prav dobro izhajajo brez njega. Če bi ga potrebovali, pa bi se moral razviti zopet na novi podlagi po Dollovem zakonu o ireverzibiliteti.

Navedli bi lahko še celo vrsto dejstev s področja histologije in citologije gastrovaskularnega sistema, ki govore v prid naši turbelarijski teoriji knidarijev, vendar hočemo to opustiti, da varčujemo s prostorom. Ravno iz istega razloga bomo zelo skrajšano obravnavali nekatere notranje organske sisteme, zlasti take, pri katerih se je spričo sesilnosti knidarijev bolj uveljavila tendenca po redukciji. Bolj temeljito se bomo pečali s kožo, ki kaže pri knidarijih tudi precej svojski razvoj na osnovah, podedovanih po turbelarijih.

d) Ekskrecijski organ (emunktorij).

Ena največjih razlik v diferencialni smeri med turbelariji in knidariji je v tem, da imajo turbelariji na splošno specifični ekskrecijski oz. emunktorijski sistem, knidariji pa ga nimajo. Ta razlika, četudi se zdi znatna, nam ne dela preglavic. Po našem so protonefridiji, ki služijo v prvi vrsti kot emunktoriji, predvsem organi bogato razvitega mišiča-

stega parenhima in so se razvili, ker so bili potrebni pri urno se premikajočih svobodnih turbelarijih, zlasti v presni vodi in ob neki določeni velikosti osebkov. Poznamo pa drobne primitivne, zlasti morske turbelarije, ki najbrž primarno nimajo protonefridijev. Pod določenimi pogoji pa se protonefridiji manj ali več reducirajo že pri samih turbelarijih, n. pr. pri nekaterih parazitskih vrstah v odraslem stanju in po Langu pri polikladih. Zato je lahko umevno, da so se protonefridiji ob prehodu k mirnemu in počasnemu sedentarnemu načinu življenja, ob znatni redukciji parenhima, bogatem razvoju notranjih prebavnih površin (gastrovaskularni sistem) in različnih porusih že pri antozojih izgubili brez sledu. Ekskrecijsko funkcijo so prevzele različne subsidiarne naprave, n. pr. paranefrocite, atrocite, predvsem pa črevesni epitel oz. črevesni divertikuli. Podobno se je zgodilo pri ktenoforah.

Zelo zanimiva je v tem oziru primerjava z drugimi sesilnimi tipi. Na pol sedentarni temnocefali med turbelariji so ohranili protonefridije, kar je spričo njih življenja v presni vodi in premakljivosti razumljivo. Pri kamptozojih, ki so v primeri s knidariji filetsko mlajši kot sesilni tip in izhajajo iz višje razvojne stopnje (amera proctucha), najdemo skrajno reducirane protonefridije. Medtem ko imajo svobodni polimerni anelidi zelo veliko število segmentalnih in parnih metanefridijev kot emunktorijskih ekskrecijskih organov, kažejo na pol sesilne oblike (n. pr. tubikolni anelidi) včasih zelo zreducirano število teh metanefridijev; nekatere subsesilne oblike imajo komaj en par ali en sam organ (ev. s spremenjeno funkcijo, n. pr. samica Bonellije) ali pa celo sploh nobenega metanefridija več. Pri oligomerih je tendenca po redukciji metanefridijev, aktivirana po sesilnem načinu življenja, še bolj jasno prišla do izraza. Phoronis ima le en par, brahiopodi kvečjemu dva para metanefridijev; mahovnjaki, kot skrajno sesilni tip in še zraven kormijski, nimajo več emunktorijev. Njih sledovi so se, kakor se zdi, ohranili le pri presnovodnih filaktolemih.

Ne more biti dvoma, da imamo v vseh teh primerih opravka z razvojem, ki je docela vzporeden z razvojem pri knidarijih: dolgotrajna sesilnost z zmanjšanjem splošne gib-

ljivosti in obsega telesa je vzrok izgube posebnega emunktorialnega sistema. Bistveno ekskretorno funkcijo pa opravljajo bodisi posamezne celice (paranefrocite) ali epitel črevesa. Kutikularne skeletne tvorbe tudi s svoje strani zmanjšujejo potrebo po posebnem emunktoriju, ker je vdiranje vode v organizem zelo zmanjšano.

e) Spolni sistem.

Z ozirom na genitalni organski sistem je razlika med knidariji in turbelariji kar se da velika in na prvi pogled se zdi brezupno iskati genetske stike med obema skupinama. Natančnejša primerjava ob upoštevanju razlike v načinu življenja in izvedena na osnovi turbelarijske teorije knidarijev pa nam kmalu pokaže, da to početje ni tako brezupno. Turbelariji so resda ustvarili kljub siceršnji prav nizki stopnji splošne organizacije čudovito kompliciranost in raznoternost sistema genitalnih organov, in sicer zlasti glede pomožnih organov, ki služijo bodisi odvajanju in dovajanju produktov spolnih žlez, bodisi kopulaciji. Oboje je v ozki medsebojni zvezi in vse skupaj stoji po našem naziranju pod vplivom živahnega vagilnega načina življenja in pa hermafroditizma kot nesporno primarnega spolnega stanja. Zaradi hermafroditizma je ves komplicirani aparat vsakega spola združen v enem in istem osebku, kar je bilo vzrok nadaljnjim komplikacijam, zlasti v izogib samooploditve. Noben, tudi najvišji živalski tip ni v tem pogledu zmogel več kakor ti »najnižji« evmetazoji.

Že pri najbolj primitivnih, t. j. acelnih turbelarijih vidimo dobro razvito kopulacijsko napravo. Z našega stališča je zelo pomembno, da najdemo pri posameznih vrstah poleg komplicirane kopulacijske naprave še precej primitivno stanje samih spolnih žlez. Le-te nimajo ne posebnega ovoja (tunica propria) niti izvodil z lastno stenko. To pa je stanje, ki stoji prav za prav na še nižji razvojni stopnji kakor pri nekaterih knidarijih (z folikularnim ovajem jajčec, z odvajalno cevko pri testikularnih folikulah, s prehranjevalnim aparatom jajčec itd.), in sicer jo srečamo večinoma le pri antozojih in skifomeduzah. Po Paxu (93, str. 787.) je ver-

jetno, da je t. i. prehranjevalni aparat jajčec pri aktiniarijah s spremembo funkcije nastal iz ovidukta, medtem ko se je spermodukt ohranil mestoma v prvotni svoji funkciji.

Pri teh nekoliko še ohranjenih sledovih pomožnih spolnih organov knidarijev torej ne gre za višek progresivnega razvoja (hidro-, skifo- in antozoji), temveč očitno za ostanke sicer redukciji zapadlih organov, Prav nič nas ne čudi, da so knidariji kot že tako dolgo sesilni tip izgubili tudi samo nagnjenje k tvorbi pomožnih, zlasti kopulacijskih organov, ki imajo svoj smisel le pri svobodno gibljivih tipih. Tudi siceršnje razlike glede spolnih organov so z vidika naše teorije popolnoma razumljive.

Pri turbelarijih sicer prevladujejo kompaktna in oligomerne gonade (večinoma le po en par gonad vsakega spola, v dveh parih so zastopani kvečjemu ovariji); niso pa redke tudi polimerne gonade, ki so za knidarije bolj karakteristične. Bresslau (7, str. 115.) pravilno poudarja: »Vielfach besitzen gerade solche Arten, die nach ihrer gesamten Organisation (viele Acoele, Hofstenia unter den Alloecoelen) oder wenigstens hinsichtlich ihres Geschlechtsapparates (Polycladen) primitive Charakterzüge aufweisen (polymere Geschlechtsdrüsen)«. Sicer pa je tudi mogoče, da se polimernost gonad razvije sekundarno iz oligomernega stanja s folikularizacijo. Tudi glede antiteze dvospolnost — enospolnost ne nasprotujejo dejstva naši teoriji. Že zdavnaj je znano, da so turbelariji z eno ali kvečjemu dvema izjemoma hermafroditi; zelo je verjetno, da je to za vse evmetazoe primarno stanje spolnosti ter da se je gonohorizem šele sekundarno razvil. Spričo svobodne premakljivosti in ob razvoju kopulacijskih in drugih pomožnih spolnih organov je institucija zelo smotrna in torej koristna. Ni pa tako pri sesilnem tipu, ko je treba uporabljati manj ekonomičen način: vreči zrele spolne produkte v morje na prosto. Zmanjšana možnost (chance) za uspešno oploditev se kompenzira na ta način, da se producira več spolnih celic (polimerne gonade!).

Že pri turbelarijih vidimo nagnjenje k proterandriji, kar lahko pomeni prvo stopnjo k razvoju proti gonohorizmu, in ravno pri knidarijih, zlasti pri aktiniarijih, ki veljajo

sedaj kot najbolj primitivni knidariji, odkrivajo vedno več primerov proterandrije. Ravno proterandrija je zakrivila, da so raziskovalci aktinijarji imeli številne vrste za gonohoristične, so pa dejansko hermafroditske. Pri hermafrodit-skih aktinijah in tudi pri ceriantusih nastopajo moda in jajčniki v enem in istem mezenteriju; pri *Bolocerooides hermaphroditica* so celo same spolne žleze obojespolne (center kot testis, skorja kot ovarij). Zelo pomembno dejstvo je, da je pri primitivnemu skifopolipu *Stephanoscyphus racemosus* Komai našel T. Komai (70) hermafroditizem in da leže zasnove spolnih žlez v bazah teniol, njegova meduzna generacija (*Nausithoe*) pa je gonohoristična kakor vse skifomeduze iste skupine (*Ephyropsidie*). Pri planktonskih skifomeduzah, ki so popolnoma prevzele spolno funkcijo, celo v primerih, ko je polipoidna generacija še ohranjena, prevladuje gonohorizem, kar je povsem razumljivo. Sekundarno sesilne lucernarije so kajpada tudi gonohoristi.

Končno je važno ugotoviti še eno dejstvo. Medtem ko so le počasi premakljivi epizoični (redko resnično parazit-ski) temnocefali med turbelariji ohranili kopulacijsko napravo, so jo (vsaj glede moškega dela) v pol odraslem stanju entoparazitske vrste rodu *Fecampia* izgubile z usti, farinksom, živčevjem in celo črevesom vred (po metamorfozi v spolno zrelo stanje).

Zelo pomemben činitelj, ki je imel odločilen vpliv na razvoj razmer spolnega organskega sistema pri knidarijih je s sesilnostjo pogojena redukcija parenhima. Pri turbelarijih je ves ta izredno komplicirani in obsežni spolni sistem položen v prostorni parenhim. Izvodila stremijo proti koži navzven, kjer so se razvili kopulacijski organi; tudi za oligomerijo gonad so bile take razmere ugodne. Spričo redukcije telesnega parenhima pa so gonade bile stisnjene med kožo in črevo. Kaj je bilo bolj naravno, ko da so gonade dospele v globino gubnih dolin, t. j. v mezenterije in s tem izgubile vsak kontakt s kožo. Gonade so tako prišle popolnoma v območje »entoderma«, t. j. črevesa, kar je bilo sicer ugodno za njih prehranjevanje. Tako pa je razumljiva odprava odvajalnih kanalov in sprostitvev spolnih produktov skozi steno črevesa v gastrovaskularni prostor in

potem skozi usta v svobodo. Vse kopulacijske naprave s pomožnimi žlezami vred so postale odveč in so izginile. Tako je končno prišlo do »entokarpnega« stanja, t. j. da so gonade tudi ontogenetsko bolj navezane na »entoderm« oz. na zasnovo črevesa.

Po izvršeni redukciji mezenterialnega aparata, t. j. črevesnih divertikulov in gub so postale razmere gonad pri knidarijih še bolj preproste. Nameščene so naravnost med kožo in črevesom. S tem v zvezi vidimo pri hidrozojih tendenco, da se gonade premestijo onstran podporne lamele, t. j. v subepitelij ali podkožje. Zreli spolni produkti se ne sprostijo več proti gastrovaskularni votlini, temveč naravnost v vodo, ne da bi bilo treba ustvariti posebne odvajalne kanale, zadostuje preprosta dehiscencija epitela. Razmere, kakršne poznamo pri hidri, so torej ravno tako sekundarno preproste in ne primarno primitivne kakor pri kakem skrajnem parazitu. Le institucija t. i. psevdocelic nas spominja na nekdaj višjo stopnjo organizacije (nekdanjo posest posebnih vitelarijev). Pri hidromeduzah je dosežen višek glede specialne, svojske lokalizacije gonad: premeščene so na oralno stran tentakularnega venca, deloma ob radialnih kanalih (leptomeduze in trahiline meduze), deloma na sam ustni stožec (antomeduze), ki mu tukaj pravimo manubrij. Podobno so se razvile razmere tudi pri skifomeduzah s to razliko, da imamo pri njih, ustrezno naši teoriji, višjo stopnjo razvoja pomožnih naprav. Med hidrozoji s sekundarno redukcijo meduzne generacije se lokalizacija gonad lahko zopet spremeni. Edinstven primer nam nudi zelo aberantna hidromedюза *Eleutheria* s svojo premestitvijo gonad na eksumbrelarno stran centrogastra, kar je v zvezi z razvojem posebnega vališčnega prostora. Mimogrede naj omenim, da je *Eleutheria* hermafrodit, tokrat protoginični, Aeginidae (narkomeduze) nimajo distinktnih gonad, ker je celotno površje ventralno od želodca (centrogastra) in želodčnih vreč ena sama plast spolnih celic. Tudi sicer pri hidrozojih po večini ne moremo govoriti o distinktnih ostro omejenih spolnih žlezah. Kot reminiscenco preseljevanja gonad najdemo pri hidrozojih tako pogostoma aktivno selitev praspolnih celic včasih na

znatne razdalje. Sekundarno solitarna hidra je tudi po opustitvi preseljevanja gonade ohranila ameboidno fazo nezrelih spolnih celic.

Prej se je polagala precejšna važnost, deloma se tudi danes še to poudarja, na razlikovanje, ali so gonade nameščene tostran ali onstran intersticialne lamele, ki velja splošno kot nekaka ostra meja med ektodermom in entodermom. Celo v sistematične namene so hoteli izrabljati to razliko oziroma razliko po izviru praspolnih celic (ektokarpni hidrozoi in entokarpni skifozoi in antozoi). Dejanjsko pripadajo gonade parenhimu in so nekak corpus separatum, zlasti na višji stopnji splošne organizacije. Prav gotovo moramo smatrati za sekundarni dogodek, ako nastajajo praspolne celice naravnost iz epitelnih celic (celo črevesa). Na tej nizki stopnji organizacije, kar je enako večji neustaljenosti in plastičnosti staničja, ni še izdiferencirana klična steza (die Keimbahn) in se temu ustrezno separacija praspolnih celic izvaja včasih zelo zapozneno iz manj ali več že somatsko diferenciranih celic, zlasti parenhima (mezenhima). Zato se vrši konstitucija praspolnih celic v gonade oziroma v gnezda spolnih celic na zelo različnih mestih telesa. Kot smo že omenili, je pri hidrozoih z najbolj reduciranim parenhimom sedež gonad praviloma onstran ali izven intersticialne lamele. V nekih primerih pa najdemo nasprotno dispozicijo. Pri navidezno tako enostavni obliki — nikakor primitivni kljub tako zvenečemu imenu — *Protohydri*, ki jo Weill izvaja celo iz *Halammohydri* podobnih prednikov, torej narkomeduz, ki so sekundarno zopet zadobile polipoidno obliko, imajo gonade sedeže sicer onstran intersticialne lamele, izbočijo pa se s stenko črevesa vred proti gastralni votlini. Sama *Halammohydra* pa ima gonade tostran intersticialne lamele.

f) Mišičje.

Tudi mišični sistem nudi dragoceno podporo turbelarijski teoriji. Izhajajoč od razmer mišičja pri turbelarijih vidimo, da se je mišični sistem ustrezno povečavanju njih telesa in s tem v zvezi ob prehodu od drsenja po podlagi s cilia-

turo na izdatnejšo lokomocijo s telesno muskulaturo razvijal progresivno. Najbolj primitivne razmere najdemo pri acelijah in najbolj komplicirane pri suhozemskih planarijah. Nasprotni proces regresivnega razvoja splošnega stanja ob specializacijah v okviru tega nižjega splošnega stanja (tentakuli, mezenteriji, sfinkteri) se je izvršil pri knidarijih, ustrezno njihovi opustitvi svobodne lokomocije in prehodu k sesilnemu načinu življenja. V nasprotju s ktenoforami, ki imajo parenhimsko muskulaturo, četudi manj razvito in organizirano, kot je pri njihovih vagilnih turbelarijskih prednikih, vidimo, da je pri meduzah ustrezno njihovemu prehodu v plankton iz dolgotrajnega sesilnega življenja, torej že po redukciji parenhimske ali telesne muskulature kljub plavajočemu načinu življenja in očitnemu progresu v organizaciji muskulature, vendar le-ta obdržala sekundarno poenostavljeno obliko epitelialne muskulature.

Razmere mišičnega sistema pri knidarijih postanejo umljive le s stališča turbelarijske teorije, t. j. da so antozoi z najbolj razvitim mišičjem najbližji turbelarijem, svobodno gibljivim prednikom knidarijev, in da je sesilni način življenja bil pogoj za regresivni razvoj mišičja.

Za našo teorijo je od izredne važnosti šele v novejšem času ugotovljeno dejstvo, da institucija t. i. kožno mišične celice ni »izum« najnižjih knidarijev. Imajo jih že najbolj primitivni turbelariji in Bresslau (7, str. 65.) pravi, da spominjajo te razmere na razmere pri knidarijih; razlika pa je v tem, da dobimo pri turbelarijih kožnomišične celice le pri bolj primitivnih vrstah, torej na korenini rodovnika, pri knidarijih pa v najpopolnejšem razvoju pri oblikah, ki stojijo na koncu razvojne linije. S stališča starega naziranja o genetskih odnošajih knidarijev in turbelarijev bi morali suponirati difiletski razvoj kožnomišične celice: enkrat na začetku razvojne linije turbelarijev in drugikrat na začetku razvojne linije knidarijev, ali, če bi se hoteli tej supoziciji izogniti, bi morali vzeti, da so že planuloidni skupni predniki obeh skupin imeli kožnomišične celice.

Primerjava muskulature turbelarijev z muskulaturo knidarijev nas dovede do spoznanja, da so prvotno v obeh skupinah malodane vse somatske celice zmožne diferencii-

rati kontraktilno mišično vlakno, torej tudi kožni in črevesni epitelij. Planula ima med obema epitelijema enotno omrežje mišičnih vlaken, zunaj longitudinalno in znotraj cirkularno potekajočih. Šele ob bolj dalekosežni morfološko-fiziološki diferenciaciji ali specializaciji gre ta zmožnost v zgubo, tako n. pr. najprej pri živčnih in žleznih celicah s tem, da je pri njih postala zguba definitivna, potem pri vezevninskih (zlasti skeletnih), črevesnih in kožnih z možnostjo, da si v primeru potrebe znova pridobe sposobnost produkcije kontraktilnih vlaken.

V primeru progresivnega razvoja muskulature ob svobodnem premikanju in naraščanju telesa se seveda uveljavlja tendenca po ustvaritvi specialnih kontraktilnih celic oziroma celic, katerih edina funkcija bodi kontraktilnost. Chester (16, str. 755.) je mogel pri oktokoralni vrsti *Pseudoplexaura crassa* na mezenterijih opazovati, kako se posamezne entoderme, torej črevesne, epitelialne celice z diferenciranim mišičnim vlaknom na svoji bazi, pogreznejo pod površino epitela, postanejo torej subepitelialne čisto mišične celice.

V smislu turbelarijske teorije moramo primerjati s turbelariji v prvi vrsti antozoje in ne zaradi sesilnosti sekundarno tako poenostavljene hidrozoje. Primerjava nas poučuje, da kažejo turbelariji, in sicer bolj primitivni tipi med njimi, v nekem oziru tudi glede muskulature bolj primitivne razmere, a to je, da diferencirajo kožnoepitelne celice kontraktilna vlakna ne le na svojem bazalnem koncu, kakor je splošno veljavno pri knidarijih, tvoreč enotno podkožno plast (o eni edini izjemi bomo pozneje govorili), temveč kar sredi protoplazmatskega celičnega telesa, in sicer vzdolžno in poprek potekajoče hkrati. Pogrešam v meni dostopni turbelariološki literaturi pozitivnih podatkov o eksistenci epitelnomišičnih celic na entodermalnem delu črevesa pri turbelarijih, a to bi smeli pričakovati spričo splošne navzočnosti takih celic pri vseh knidarijih. Ne zdi se mi izključeno, da se bodo pri turbelarijih, zlasti bolj primitivnih, naknadno našle tudi take celice. Treba bi bilo, da obrnejo specialisti svojo pozornost na to vprašanje in uporabijo specialne histološke metode (previdno maceracijo z naknad-

nim trganjem staničja zaradi izolacije posameznih nepoškodovanih celic). Histološka slika prečnega reza skozi črevo vrste *Procerodes ulvae* ali *Dendrocoelum lacteum* [prim. sl. 96: pri Bresslau, (7) ali K. C. Schneideru (99)] zapušča v meni vtis, da bi nemara šlo za krožno potekajoče mišične priveske črevesnih celic in ne, kakor mislita avtorja, za sicer zelo nežno in šibko razvito, vendar samostojno črevesno muscularis, ki ji K. C. Schneider pravi entopleura. Oba avtorja izvajata muscularis črevesa iz parenhimske muskulature. Po Bresslauu potekajo mišična vlakna ob bazi črevesnega epitela pri *Dendrocoelumu* krožno (7, str. 106.), po Schneiderju (99) str. 304 in sl. 321 pa podolžno, držeč se tesno stene črevesnih divertikulov. Za poliklade navaja Bresslau sledeče: »Der Hauptdarm der Plycladen besitzt in der Regel eine verhältnismässig kraftige Eigenmuskulatur aus äusseren Ringfasern, zu denen oft noch innere Längsfasern hinzutreten.« Končno moremo tudi v primeru, da bi pri turbelarijih vedno šlo za res samostojno muscularis homologizirati to muscularis s plastjo sekundarno samostojnih mišičnih vlaken ob bazi črevesnega epitela, in sicer spričo razmer, ki vladajo za telesno kožo. Poudariti je treba, da so v muscularis črevesa turbelarijev zlasti močno razvita krožno potekajoča mišična vlakna, kakor je praviloma pri knidarijih, kjer koli ni mezenterijev.

Glede črevesne muscularis je razvoj na eni strani pri turbelarijih, na drugi pri knidarijih šel v različnih smereh, ustrezno različnemu načinu življenja. Pri turbelarijih na splošno nima posebno važne vloge, ker je pri njih telesna ali parenhimska muskulatura prevzela tudi vlogo gibanja črevesa. V kolikor pa je razvita, služi res le samemu črevesu oz. gastrovaskularnemu sistemu. Pri knidarijih pa je zadeva drugačna. Z izjemo mezenterialne muskulature antopolipov ima mišičje ob črevesu značaj telesne muskulature in služi v obliki krožno potekajočih vlaken kot antagonist podolžne kožne muskulature v glavnem pri splošnem gibanju, zlasti iztegovanju telesa in tentakulov; cirkulaciji hranljivega soka pa služijo bički entodermnih celic, ki vzdržujejo tok. Da je temu res tako, nam dokazujejo razmere pri meduzah. Pri teh je muskulatura v zvezi z načinom plavanja manj ali bolj

premeščena na peristomno stran (subumbrelarna muskulatura) in je skoraj popolnoma omejena na ektoderm; vsekakor je glavni del gastrovaskularnega sistema z izjemo manubrija brez entodermalne muskulature, kar je posledica sekundarne redukcije.

Od turbelarijskih prednikov podedovana, sicer zelo reducirana parenhimska muskulatura kaže pri knidarijih tendenco, da se ože priključi zunanji, kožni plasti ali »ektodermu«. Črevesni ali »entodermalni« del muskulature, domnevno parenhimskega porekla, se je na svojski način razvil pri antozojih v zvezi z mezenteriji; le ostanke tega najdemo še pri skifopolipih in delno pri polipoidnih stauromeduzah. Tukaj imamo poleg splošne muscularis s krožno potekajočimi mišičnimi vlakni še včasih zelo močno in celo individualizirano vzdolžno muskulaturo (»zastave«), in sicer vedno le na eni strani vsakega mezenterija, medtem ko je na drugi strani razvita t. i. transversalna mišica, ki pa odgovarja splošni krožni na telesni steni polipa. Značilnost teh mišic je, da so prvič sestavljene iz samih kontraktilnih vlaken, katerih vsako se drži bazalnega konca črevesne epitelne celice, in drugič, kar je izum knidarijev, da se intenzifikacija ali odebelitev mišice doseže na ta način, da se proksimalna površina entodermnega epitela močno naguba in s tem ustvarja ogromno povečanje površine, ki jo lahko zavzamejo sicer v eni sami plasti razporejena mišična vlakna; od tod izhaja značilna slika prečnega prereza skozi zastavo. Ta včasih močna longitudinalna »entodermalna« muskulatura antopolipov, katera dosti prispeva k mesnatemu videzu aktinij, ne služi toliko direktno prehrani, kolikor splošni kontraktilnosti telesa.

Kakor so zastave svojski mišični organi, in sicer retraktori, ki so se razvili na podlagi splošne »entodermalne« muskulature antozojev, tako so taki organi tudi prstanasti sfinkteri nekaterih aktinij, ležeči pod zunanjim robom peristoma ali ob ustnem režku. Pri teh sfinkterih pa srečamo pojav, ki je še bolj pogost pri »ektodermni« muskulaturi. Tudi sfinkter nastaja z izdatnim gubanjem proksimalne površine entodermnih celic. Ob ekscesivnem gubanju se končno notranji konci gub popolnoma oddele od epitela in tako

dobimo od epitela popolnoma ločene mišične cevke, n. pr. pri *Boloceros*. Brata Hertwig (60) pravita o njih, da so mezodermne, mi pa, da so parenhimske. Iz črevesnega epitela in mišičnih vlaken nastanejo sekundarno kot priveski in tako rekoč pred našimi očmi — seveda ontogenetsko — zopet parenhimske mišične celice. Ta morfogenetski proces je torej na neki način reverzibilen in nam izpričuje ozko povezanost, ki vlada med epiteli in parenhimom. V glavni razvojni liniji, od turbelarijev proti artropodom, je šel razvoj mišičja v drugačni smeri. Od rahle parenhimske muskulature so se brez posredovanja epitelijev razvile individualizirane vrvičaste ali vretenaste mišice z apozicijo mišičnih vlaken v prostoru. Ploskovni razvoj mišičja pri knidarijih je v jasni vzročni zvezi z epitelizacijo staničja, ta pa s sesilnim načinom življenja.

Že pri samih antozojih vidimo, da nastopa v zvezi s kormijskim stanjem in redukcijo velikosti osebkov redukcija entoderma in z njim ože povezane muskulature, ki sestoji redoma iz epitelnih mišičnih celic, medtem ko je ektodermna muskulatura redoma subepitelialna. Celo ceriantidi, solitarni in veliki antopolipi, nimajo več zastav in je sploh njih mezenterialna muskulatura korelativno z močnim razvojem kožne muskulature izredno šibka; transverzalna vlakna imajo le funkcijo pomagati pri razširitvi žrela. Kormijske oblike nimajo ob entodermnem epitelu apersonalnih delov korma, t. j. v coenenchymu sploh nič več razvitih mišičnih vlaken; torej je redukcija mišičja že dosegla svoj možni maksimum na delih korma, katerim zadostuje že splošna kontraktilnost celične protoplazme. Redukcija mišičnih vlaken v aktualnem stadiju pa ne pomeni, da bi celice bile izgubile zmožnost diferencirati kontraktilna vlakna sploh. V primeru sekundarne solitarizacije, t. j. ko nastopa zopet potreba po diferenciranih ali bolj zmogljivih kontraktilnih vlaknih, se lahko zopet pojavijo, in sicer očitno na osnovi sicer zelo redkih za to potrebnih genov, ki so kot regresivni latentno ostali ohranjeni, oziroma se le od časa do časa pojavljajo.

Pri skifopolipih — skifomeduze pustimo pa za zdaj ob strani — je, kakor je bilo pričakovati s stališča turbelarijske teorije, mišičje še bolj reducirano oziroma prilagojeno po-

trebam majhnih in sesilnih živalic. Paralelno s poenostavitvijo črevesa, t. j. z redukcijo mezenterialnega aparata izginja predvsem muskulatura mezenterijev, in sicer tja do take mere, da pri skifopolipih, in to velja tudi za skifomeduze, sploh ni »entodermalne« muskulature ne kot priveska črevesnih celic in ne kot subepitelialnih miocitov. Ena najočitnejših značilnosti skifopolipov je v dejstvu, da kot telesni retraktorji nastopajo vzdolžne individualizirane mišice, ki so v ontogenetskem oziru ektodermalnega porekla, premeščene pa so v ostanke bivših, sicer reduciranih mezenterijev, v teniole (tenioline mišice). Pri tipičnih solitarnih skifopolipih so razvite samo štiri takšne tenioline mišice. Da je to stanje posledica redukcije, je razvidno iz dejstva, da so pri bolj primitivni in kormijski obliki, kakršna je že večkrat omenjena vrsta *Stephanoscyphus racemosus* Komai, poleg teh štirih prevladujočih teniolinih mišic razvite še številne stranske, ki pa so v zvezi z glavnimi in izginjajo proti bazi polipa.

Za nas ni dvoma, da tenioline mišice skifopolipov niso homologne mezenterijskim retraktorjem antopolipov; to so tvorba sui generis in jih moramo derivirati iz ektodermne kožne muskulature antopolipov. Kakor bomo pozneje slišali, se nagiba ta ista ektodermalna kožna muskulatura že pri antopolipih k tvorbi od kožnega epitela sekundarno ločenih mišičnih cevkc. Pri stefanoscifu je podkožni položaj teniolinih mišic, zlasti stranskih, bolje ohranjen kot pa pri tipičnih skifistomah in s tem tudi primarna zveza mišic z ektodermom. V svojstveni smeri pa se je razvil način, kako se tenioline mišice za ontogenetskega razvoja zasnujejo in razvijajo. Ne odcepijo se vzdolž polipovega keliha, temveč izraščajo na notranji strani peristoma. Pri tem sodeluje tudi parenhim, vsaj pri stefanoscifu in lucernariidih, ki imajo tudi dobro razvite, večinoma v distalnem delu živali rogovilasto razcepljene tenioline mišice, ki jih je potemtakem osem; večinoma jim pravijo »radiarne mišice«. V parenhimu, ki ga obdaja teniolina mišica, nastajajo knide. Z velikim zanimanjem pričakujem natančne raziskave o ontogenetskem razvoju teniolinih mišic pri stefanoscifu, in sicer tako pri primarnem polipu, osnovatelju korma, kakor tudi

pri mladih brstih; morda dobimo s tem še boljši vpogled v bistvo teniolinih mišic.

Omeniti je še treba, da imamo tudi pri aktinijah med antopolipi v nekih mezenterijih oz. mezent. filamentih četudi šibko razvito ektodermno vzdolžno mišico, sestavljeno iz vrste vzdolžnih mišičnih vlaken kot priveskov ektodermnega epitela (prim. sliko 3. na VIII. tabli v delu bratov Hertwigov, 60, ki se nanaša na *Cerianthus*).

Ostala muskulatura je na skifopolipu zelo malo razvita (Hadži, 44, str. 35.). Zlasti pogrešamo sicer pri vseh ostalih polipih, celo hidroidnih, razvito kožno vzdolžno mišičje na samem telesu pod čaškastim delom, kar je v jasni zvezi z dobrim razvojem teniolinih mišic, ki nadomeščajo splošno retraktorsko mišičje. Od baze tentakularnega venca navzdol se samo nekoliko nadaljujejo vedno redkejša mišična vlakna, ki so vedno le priveski ektodermnih epitelnih celic. Celo na ustnem stožcu je razvita samo vzdolžna, tukaj z videzom radiarne muskulature v koži, in nam na ta način indicira do pred kratkim sporno mejo med ektodermom in entodermom. Močna so mišična vlakna okrog solidne entodermne osi tentakulov, vendar so vedno strogo epitelialna tvorba, t. j. le priveski kožnih epitelialnih celic.

Medtem ko so ostale pri skifopolipih ob močnem nag-njenju k splošni epitelizaciji muskulature vsaj še štiri cirkumskriptne ali individualizirane mišice ektodermalnega porekla, nimajo hidropolipi, vsaj splošno ne, nobene take mišice več. Vsa njihova muskulatura je epitelizirana, in je sicer z malo izjemami (zlasti med sifonoforami, kar je očitno sekundarno, kakor tudi pri meduzah) razvita enotno kot enojna plast mišičnih vlaken, priveskov epitelialnih celic, potekajočih pod kožo podolžno, pod črevesnim epitelom pa krožno. Torej so hidropolipi ohranili od antopolipov podedovano splošno entodermalno muskulaturo in se po tem bistveno razlikujejo od skifopolipov. Sesilni, majhni polipi, po večini kormijski, z gladkim črevesom dobro izhajajo s tako preprosto muskulaturo. Saj dovoljuje močno iztegnjenje telesa in zlasti tentakulov, naglo krčenje, upogibanje in požiranje.

In taka, zelo poenostavljena muskulatura je dobro služila kot izhodišče za progresivni razvoj v različnih razvojnih linijah v smeri svobodno plavajočih planktonskih knidarijev, in sicer kot osebkov pri skifozojih in hidrozojih in kot celih kormov pri hidrozojih (sifonofori).

Da se zaradi razvoja v novo smer izgubljena muskulatura lahko znova pojavi, nam nudijo prepričljiv dokaz sifonofore. Omenili smo že, da se pri kormijskih oblikah reducirajo mišična vlakna do popolnega izginotja v nepersonalnih delih; pri hidroidih sta to hidroriza in hidrokaulus. V sifonoforski razvojni liniji so hidroidske kormi kot taki opustili sesilni način življenja in prešli v plankton. Posledica te spremembe je bila individualizacija korma, spojena s polimorfizmom in, med drugim, še redukcija kutikularnega skeleta tudi na nepersonalnih delih, predvsem na hidrokaulu, ki mu tukaj pravimo hidrosoma (Hadži, 47). Le-ta se odlikuje po veliki krčljivosti in razvija prav močno muskulaturo; celo entodermni epitel producira na svoji bazi plast krožno potekajočih mišičnih vlaken. Po Schneideru (99, str. 607.) so tukaj celo razvita vlakna, ki potekajo radialno, proti ektodermu usmerjena. Ektodermno muskulaturo pa bomo pozneje obravnavali.

Za pravilno presojo ektodermne muskulature pri knidarijih je potrebno vzeti kot izhodišče primerjave razmere v muskulaturi t. i. kožnomišične cevi turbelarijev. Od časov v. Graffa sem splošno opisujejo to kožnomišično cev kot tvorbo parenhima brez neposredne zveze s samo kožo oz. kožnim epitelom in kot sestavljeno iz 2—3 plasti: iz zunanje krožne, notranje podolžne in včasih še vmesne plasti diagonalno potekajočih mišičnih vlaken. Pri nekaterih rabdocelnih turbelarijih pa potekajo vlakna v zunanji plasti v vzdolžni, v notranji plasti pa krožni smeri (n. pr. pri *Microstomidae*). Redno pa so vzdolžna vlakna močnejše razvita kot krožna. Kakor že prej omenjeno, so šele v najnovejših časih odkrili pri manj ali bolj primitivnih turbelarijih poleg te parenhimalne podkožne muskulature še epitelialno kožno, t. j. ugotovili so dejstvo, da so same epitelne celice kože zmožne diferencirati mišična vlakna. Celo med nemertini, ki so v ožjem sorodstvu s turbelariji, poznamo ektodermne

mišične elemente. Po Steinbocku (prim. v koži aleocelnega turbelarija *Prorhynchus haswelli* Steinbock in Reisinger njegovo sl. 40. na str. 66. v delu Bresslaua, 7) moramo razlikovati kar štiri plasti teh intraepitelialnih mišičnih vlaken: v distalni zoni epitela vzdolžno in prečno plast (»Deckschicht«) in enako v bazalni zoni. Pri večjih in bolj diferenciranih (mišičastih) turbelarijih je mišična funkcija končno prenesena popolnoma na parenhimalno podkožje. V nasprotni smeri pa so se razvijale razmere pri sesilnih knidarijih. Z redukcijo parenhima vred se je reducirala tudi kožnomišična cev; kožni epitel pa je ohranil zmožnost produkcije mišičnih vlaken s specializacijo, da kožnoepitelne celice producirajo mišična vlakna (redoma le po eno) na svojem bazalnem koncu. Iz dosegljive literature mi je znan en sam primer produkcije mišičnih vlaken tudi izven bazalnega konca kožnomišične epitelne celice pri knidarijih. Opisal ga je K. C. Schneider (99, str. 606.) na koži stebela sifonofore *Apolemia uvaria*. Schneider jim pravi »sekundarna mišična vlakna«, ki potekajo cirkularno in radialno. Zdi se, da jih je že Claus (20, str. 7.) pri neki drugi sifonofori (*Halistemma tergestinum*) opazoval, ker omenja za ektoderm stebela bolj površno plast krožnih mišičnih vlaken poleg zelo močne, nagubane plasti vzdolžnih. Sicer poznamo pri polipih v koži le podolžno muskulaturo.

Za razumevanje svojkega razvoja muskulature kože pri knidarijih moramo poleg od turbelarijskih prednikov podedovane zmožnosti epitelnih celic, producirati kontraktilna vlakna, upoštevati še dejstvo ozke povezanosti kožnega epitela s parenhimom, kar je tudi od turbelarijev podedovana lastnost. Iz parenhima se po potrebi vrinejo celice v kožni epitel in obratno se iz epitela pogreznejo celice v parenhim pod kožo; v ekstremnem primeru se pogrezne ves kožni epitel v parenhim, kar se je zlasti uveljavilo pri parazitskih trematodih in cestodih.

Po mojem naziranju pri knidarijih ni več nikjer pristne primarne parenhimske muskulature, kakršna je tipična za turbelarije in ktenofore. Vzporedno z redukcijo parenhima je tudi ta muskulatura šla v zgubo, in sicer definitivno. Vsa muskulatura knidarijev izhaja najbrž iz epitelne pri

turbelarijih. V primerih potrebe po močnejši muskulaturi se na račun epitela razvija nova, za knidarije svojska subepitelialna muskulatura. Že starejši avtorji (zlasti brata Hertwig) so glede meduz ugotovili dejstvo razvoja subepitelialne ali kakor pravita »mezodermalne« muskulature. Popolnoma sta zadevo pojasnila šele v novejšem času Krasińska (73) in zlasti Alvarado (2). Le-ta je jasno in pravilno formuliral stavek o dveh načinih, kako nastaja sekundarno iz baziepitelialne plasti mišičnih vlaken, kot enostavnih priveskov epitelialnih celic, samostojna subepitelialna plast mioblastov. Enkrat gre za gubanje epitela z rezultatom, da se vrhovi gub v obliki cevč oddele od kožnega epitela ali pa pogrezajo posamezne epitelne mišične celice, zgubijo kontakt z ostalimi in se znajdejo pod epitelom kot specializirani mioblasti (sekundarno parenhimsko mišične celice). Obravnavajoč entodermno muskulaturo pri aktinijah, smo že omenili na prvi način nastali sfinkter, ki mu Pax (93) pravi »mezoglealni«, da se izogne izrazu »mezodermalni«, kakor sta ga za take primere uporabljala brata Hertwig. Enake primere nam nudijo aktinije tudi glede podkožne muskulature (na tentakulih in telesni steni, medtem ko imamo na drugem delu telesa, n. pr. na peristomni plošči, pogreznjene mioblaste) pa skifomeduze (na tentakulih) in celo hidromeduze (na tentakulih nekaterih trahilinih meduz). Tudi pogreznjene mišičnoepitelialne celice najdemo na primernih mestih pri predstavnikih vseh treh razredov knidarijev. Celo na steblu sifonofor jih je Schneider (99) našel pod gubami kožne muskulature (»... in die Tiefe gesunkene Deckmuskelzellen, also als eine Vorstufe echter Muskelzellen aufzufassen.« str. 607.)

Sekundarna podkožna muskulatura nastaja lahko povsod de novo, kjer koli se pojavi potreba. Najbolj nam to ilustrirajo primeri pri sekundarno svobodnih meduzah, ko vidimo razvito muskulaturo na organih, ki so se šele na meduzah kot novi in njim svojski razvili (n. pr. velarij, velum).

Pri polipih kaže tudi kožna muskulatura podobno kakor črevesna jasno tendenco k poenostavitvi. Pri popolnoma sesilnih kormijskih hidroidih je ta redukcija dosegla svoj

možni maksimum. Vsa muskulatura sestoji iz gladke plasti mišičnih vlaken, ki so razvidne kot priveski kožno epitelijskih celic, v glavnem le na tentakulih in peristomu, ki funkcionira kot rilec za prevzem plena, ki ga ujamejo tentakuli, ter na distalnem delu hidranta. Vsa ta vlakna so gladka in longitudinalno usmerjena in predstavljajo zadnji preostanek nekdanj dobro razvite kožnomišične cevi.

Ponovno je dobila kožna muskulatura progresivno razvojno smer v vseh primerih sekundarnega solitariziranja in zlasti ob prehodu k svobodno gibljivemu, planktonskemu življenju. Tudi v vseh teh primerih se jasno razvidi, da je tvorilo izhodišče za ta progresivni razvoj stanje že reducirane muskulature predhodne sesilne forme. Ako prezremo posamezne bolj izolirane primere, zadostuje, da opozorimo na kratko na velike skupine: skifomeduze, hidromeduze in sifonofore.

Povsem razumljivo se nam zdi, ko vidimo, da je pri meduzah obeh skupin kožna muskulatura napredno razvita le na subumbrelarni strani, saj je pri polipih, zlasti skifopolipih na eksumbreli ustrežajočem delu telesa i črevesna i kožna muskulatura že bila zreducirana. Ritmično, močno in vztrajno krčenje subumbrelarne in od nje izhajajoče velarne muskulature je dovedlo do višje stopnje diferenciacije samih mišičnih vlaken: postale so prečno progaste, podobno mišicam višjih tipov živali (Krasinska, 73), kar je izredne pomembnosti. Naslednja najmočnejša muskulatura, tista na tentakulih, kaže progresivno tendenco razvoja v drugi smeri. Ker gre pri tentakulih za hitre, pa izolirane kontrakcije, ostanejo mišična vlakna gladka, pač pa se pomnože, in sicer pogostoma s tvorbo sekundarno parenhimskih mišičnih cevok, kar se zgodi zlasti pri vrstah, ki nimajo več polipne generacije, torej so postale holoplanktonske (zelo številne skifomeduze in trahiline hidromeduze).

Zanimivo kombinacijo polipoidne in meduzoidne muskulature kažejo med skifozoji lucernaridi; imajo namreč tenioline mišice in hkrati koronarne. Muskulatura tentakulov (samo kožna je razvita!) že kaže višjo stopnjo razvoja; plast mišičnih fibril je močno nagubana, včasih le na oralni strani dobro razvita (n. pr. na primarnih tentakulih pri Sasa-

kielli, po T. Uchidi, 106). Pri kubomeduzah je dosegel razvoj muskulature tentakula svoj vrhunec. Na prečnem prerezu skozi tentakul vrste *Tamoya alata* (prim. sl. 82. na str. 175, dela T. Uchide, 106) vidimo med kožo s plastjo baziepitelialnih mišičnih vlaken in pa črevesnim divertikulom izredno močno plast mišičnih cevok, ki potekajo podolžno in so povsem samostojne. Pri planktonski vrsti skifomeduze *Pelagia noctiluca* so se na tentakulih samo mestoma pogreznile gube ektodermne muskulature v debelo mezoglejo in se v vrsti razdelile naprej v mišične cevke (prim. sl. 20., na tabli VIII. v delu Krasińska, 73). Tudi na subumbrelji skifomeduz lahko govorimo že o individualiziranih mišicah, ker se je močno razvita splošna kožna muskulatura razdelila naprej v določene oddelke ali polja z različno orientiranimi mišičnimi vlakni; komparativna anatomija jih je tudi temu primerno posebej imenovala. Vendar, kakor se zdi, ni na subumbrelji prišlo splošno do razvoja samostojne mišične plasti, pač pa pri Cassiopeji po Alvaradu. Po Hesseu (61) ima *Rhizostoma* subumbrelarni epitel diferenciran v pokrovnice in svojske mišične celice. Pri *Charybdei* in Cassiopeji (po Clausu in Kellerju) in morda še tu in tam so našli posamezna mišična vlakna tudi v eksumbrelarnem epitelu. V sicer redkih primerih vrnitve skifomeduze k subsesilnemu načinu življenja (zlasti *Crambessa*) so se baje v ektodermu eksumbrele zopet pojavila mišična vlakna, njih izguba pri meduzah torej ni definitivna in ni ireverzibilna.

Tudi hidromeduze dosežejo glede progresivnega razvoja muskulature znatno višino. Na subumbrelji trahiline meduze *Carmarina hastata*, in ta je histološko zelo natančno raziskana, je Krasińska (73) našla sicer epitelno nameščene mioblaste s progastim vlaknom, kar sicer nikjer pri knidarijih ni znano. Tentakularna muskulatura iste vrste meduz je izredno močno razvita ob globoko segajočih gubah mezogleje in ni izključeno, tudi Alvarado (2, str. 31.) se nagiba k temu mnenju, da imamo tukaj opravka že s pristinimi mioblasti (eventualno v sincicialnem stanju [Krasińska, 73]). Za subumbrelo hidromeduze *Neoturris* navaja in riše Krasińska pristne subepitelijalne miocite

(73, sl. 7.), medtem ko navedbo bratov Hertwigov (59, str. 8.) o navzočnosti posebne mišične plasti, ležeče pod kožnim epitelom subumbrele pri Aequoreji, Alvarado (2, str. 61.) zavrača kot zmotno.

Važno poglavje o mišičnem sistemu lahko zaključimo z ugotovitvijo, da nudi tudi ta dragoceno podporo turbelarijski teoriji knidarijev in da šele na podlagi te teorije lahko docela razumemo razmere mišičja pri knidarijih. Medtem ko se je pri turbelarijih ustrezno povečanju telesa in s tem v zvezi s prehodom od drsenja ob podlagi s splošno telesno ciliaturo k lokomociji s telesnim mišičjem razvijala muskulatura progresivno v smeri ustvarjanja kožnomišične cevi, tipične za črve, se je pri knidarijih ustrezno napuščanju svobodnega premikanja in prehodu k sesilnemu načinu življenja muskulatura razvijala v regresivni smeri — t. j. na splošno je nastopila poenostavitev z delno specializacijo (epitelizacija s sekundarno delno premestitvijo muskulature v subepitelij); višek poenostavitve v obliki le epitelialnih mišičnih celic z eno gladko plastjo vzdolžnih mišičnih vlaken v koži in krožnih v črevesu je dosežena pri hidroidih. Ob zopetnem prehodu k svobodnemu načinu življenja, t. j. v plankton, se kaže pri meduzah vseh tipov in sifonoforah zopet progresivna smer v razvoju mišičja, vendar na podlagi splošnega stanja pri sesilnih polipih. Pristne parenhimske muskulature, kakršno najdemo pri ktenoforah, pri knidarijih ni več.

g) Živčni sestav.

V zgodovini razvoja nevrologije so knidariji imeli zelo pomembno vlogo. Ker pri spužvah ni uspelo ugotoviti navzočnosti živčnih celic in še manj živčnega sistema, so veljali knidariji, in sicer hidroidi, zlasti pa najbolj raziskana hidra, kot prvi med metazoji, pri katerih se je razvil primitivni živčni sistem. Ko se je spričo pozitivne najdbe nedvomnih ganglijskih celic pri hidri, meduzah in aktinijah morala umakniti Kleinenbergova teorija o živčno-mišičastih epitelialnih celicah kljub nasprotnim naporom Eimerja, je zavladalo splošno mnenje, da imamo pri hidri najbolj primitivni živčni sistem v obliki enotnega manj ali

bolj enakomerno razdeljenega omrežja brez sledu kake centralizacije. Iz pogreznjenih primarnih, t. j. evepitelnih čutnic naj bi v subepiteliju nastale živčne celice (G. Wolf, 112). Nič ni motilo zoologov dejstvo, da je že pri hidri enako histološko-citološko specializirano živčno omrežje razvito ne le v subepiteliju kože, temveč tudi v subepiteliju črevesa (onstran intersticialne lamele) in da se kaže v smeri hidropolip — skifopolip — antopolip progresivna tendenca v razvojni stopnji živčnega sistema, kljub temu da bi zaradi sesilnega načina življenja morali pričakovati obratno. Pomanjkanje centralizacije v polipoidnem živčnem sistemu so pripisovali odsotnosti bolj kompliciranih čutnih organov (prim. O. in R. Hertwig, 60, str. 185.). V resnici pa tiči pri knidarijih pravzrok primitivnosti, recte enostavnosti živčnega sistema, ne v pomanjkanju čutnih organov, temveč v sesilnem načinu življenja, ki je sekundarno; v tem je tudi razlog za poenostavitev mišičnega sistema in to je enako močno vplivalo na regresivni razvoj živčevja kakor redukcija čutnih organov.

Za zdaj brez zveze z raziskavanji o živčnem sistemu pri knidarijih in zato brez primerjave z njim se je na področju turbelariologije v najnovejšem času posrečilo odkriti pri primitivnih acelnih turbelarijih izredno zanimiva dejstva glede njihovega zares primitivnega živčnega sistema (Steinböck, 101, Reisinger, 94, Bresslau, 7). In turbelarijska teorija je v srečnem položaju, da lahko izkoristi ta nova dognanja turbelariologov in njihova naziranja o razvoju živčnega sistema sploh ter vrže novo luč na razmere pri knidarijih. V tej luči pride do jasnega izraza regresivna razvojna smer živčevja pri knidarijih v zvezi s sesilnostjo, kakor jo vidimo pri vseh drugih sesilnih tipih tja do tunikatov, da namreč povsod prevladuje in se ohrani dobro le periferni del, reducira pa se v skrajnem primeru tja do izginotja centralni del živčevja s čutnimi organi vred. V primerih prehoda k svobodnemu načinu življenja zopet poživi progresivna smer razvoja, tako glede centralizacije, kakor tudi glede razvoja čutnih organov (meduze!).

Marsikaj glede naših dosedanjih splošno deljenih naziranj o živčevju knidarijev bo treba revidirati in zavreči

in tako bodo obenem marsikatera nasprotja in dosedaj nerazumljiva dejstva postala umljiva. Pozabi bo treba prepuštili priljubljeno sliko živčevja pri hidri kot primarno primitivnega in ne več iskati tukaj zarodka živčnega sistema metazojev sploh. Opustiti moramo dosedanje gledanje na stopnjevanje v progresivni smeri živčnega sistema v okviru knidarijev, od razmer pri hidrozoidih proti razmeram pri antozoidih, in iz teh izvajati ev. po posredovanju razmer pri ktenoforih razmere pri turbelarijih. Upam, da se bomo na osnovi tukaj prikazanih dejstev z novega zreljšča kaj hitro privadili videti v turbelarijih izhodišče tudi za primerjavo in izvajanje živčnega sistema vseh evmetazojev. Celo med primitivnimi nemertini, ki jih izvajamo iz turbelarijev, najdemo vrste z neverjetno primitivnim živčnim sistemom, ki je še ves v zvezi s kožo ali, kakor se po navadi izraža, leži še v ektodermu. Zaradi velike važnosti tega dejstva citiram sledečo misel, ki sta jo Bresslau in Reisinger (9, str. 41.) formulirala, obravnavajoč živčni sistem plathelminthov: »Ursprünglich dürfte das Nervensystem, wie theoretisch gefordert werden muss, dermal gelegen haben. Doch ist dieser Zustand nur noch bei den primitivsten unter den heute bekannten Nemertinen, den Gattungen Procarinina und Carinina verwirklicht.«

Kot glavno našo tezo postavljamo trditev, da stoji živčevje aktinij med antozoidi v nekem oziru celo na višji organizacijski stopnji kot pri primitivnih plathelminthih. Ko pravimo »v nekem oziru«, mislimo v prvi vrsti položajno razmerje med živčevjem, kožo in parenhimom kakor tudi stopnjo histološko-citološke diferenciacije celičnih elementov. V čemer so antozoidi regresivni nasproti plathelminthom, to je stopnja izobrazbe centralizacije, medtem ko je stopnja komasacije živčnih elementov, kakor je to izvrstno razlikoval v svoji disertaciji Grošelj* (str. 33.), pri aktinijah visoko razvita.

Da razumemo pravilno razmere živčnega sistema pri aktinijah, torej antopolipih in potem pri ostalih knidarijih,

* Untersuchungen über das Nervensystem der Aktinien. Arb. d. zool. Inst. Wien u. d. Zool. Inst. in Triest. T. XVII. 1909.

se moramo seznaniti z gledanjem že omenjenih modernih turbelariologov. Komparativni nevrologi so v tem oziru v zaostanku (prim. Hanstrom, 52).

Primarno primitivni plathelmini imajo kljub svobodnemu načinu življenja v samem kožnem epitelu oziroma v kožni plasti ležeči živčni pletter v obliki manj ali bolj enakomernega živčnega omrežja. Prvotno torej ni ne živčnih stebel in ne možganov. Na drugi razvojni stopnji se komasira večina živčnega tkiva v večje število podolžnih živčnih stebel s tendenco k pogreznitvi v parenhim pod kožo ob ohranitvi splošnega rahlega omrežja tudi na periferiji in zvez med podolžnimi stebli (ortogon Reisingerjev). Na tretji stopnji se ustvarjajo centralni gangliji ali možgani v sprednjem delu telesa, in sicer s spajanjem podolžnih stebel pred njihovim sprednjim koncem (pri večini euplathelminov) ali rostralno z odebelitvijo koncev (pri nemertinih); hkrati se centralni del živčevja popolnoma pogrezne. S to pogreznitvijo v zvezi se izvrši tudi razdelitev preostalega živčnega omrežja ali pleksusa v kožni ali periferni in parenhimski ali notranji del. Nadaljnja usoda vzdolžnih živčnih stebel, zlasti njih številčna redukcija in diferenciacija možganov pri evmetazojih nas tukaj ne zanima.

Za nas je največjega pomena dejstvo, da so med recentnimi turbelariji vrste s popolnoma dermalnim živčevjem, komasiranim ob prednjem delu telesa s komaj zaznamenovanimi nastavki centralizacije (podolžna živčna stebila in možgani). Tako n. pr. pravi Steinböck (102, str. 56.), opisujoč novo vrsto *Nematoderma bathycola* iz globine polarnega morja ob Grönlandu: »Ein Gehirn in gewöhnlichem Sinne, wie wir es bei Turbellarien gewohnt sind anzutreffen, besitzt unser Tier nicht.« Sicer je pri tej vrsti razvit ob bazi kožnega epitela gost, in kako se zdi, nepravilno formiran živčni pлексus z nekaj vzdolžno potekajočimi ojačenji. Do kopičenja in organizacije centra živčnih elementov v sprednjem koncu črvov je očitno prišlo v vzročni zvezi z usmerjenim premikanjem ob progresivnem razvoju mišičja in čutnih organov, vendar ni treba pripisovati ravno čutnim organom primat, kakor to misli Hanström (52).

S temi in drugimi podobnimi ugotovitvami na področju

turbelariologije smo dobili povsem novo situacijo in novo podlago za razmotrivanje razmer živčevja pri knidarijih. Primerjava se mora izvršiti med turbelariji in pa antozoji, in sicer aktinijariji med njimi, katerih živčevje stoji izmed vseh polipnih oblik na najvišji stopnji razvoja. Če bi vztrajali pri zamisli, da se je vršil filogenetski razvoj knidarijev v smeri hidrozoa — skifozoa — antozoa, in obenem upoštevali današnjemu stanju našega znanja edino ustrezajočo tezo, da so se turbelariji razvili v smeri Acoela — Rhabdo-coela — Triclada — Polyclada, potem bi bili prisiljeni k domnevi, podobno kakor v slučaju mišičja, da se je med evmetazoji razvilo živčevje vsaj difiletsko in da se je v okviru knidarijev, kljub njihovem sesilnemu načinu življenja, vršil progresivni razvoj živčevja, a to nikakor ni dopustno. Zdaj pa še pride ugotovitev, da stoji pri aktinijarijih živčevje celo na višji stopnji organizatoričnega razvoja, kakor so jo dosegle najbolj primitivne vrste izmed recentnih turbelarijev. To dejstvo moremo lepo razložiti, ako vzamemo, da so se praknidariji odcepili od glavnega evmetazojskega razvojnega stebela, t. j. od turbelarijskih oblik, ki so že takrat stale na višji razvojni stopnji, kakor jo imajo današnji primitivni turbelariji (acelni); v prid tej domnevi govore tudi razmere drugih organskih sistemov.

Za tezo, da je razvojna stopnja živčevja pri antozojih v primeri s primitivnimi acelnimi turbelariji višja in da kaže znake regresivne tendence v zvezi s sedentarnim načinom življenja, govore sledeča dejstva:

1. Citološko-histološka diferenciacija elementov živčnega tkiva pri aktinijarijih, in sicer imamo ganglijske celice več tipov (majhne, velike, bi-, tri- in multipolarne), čutno-živčne celice, zelo specializirane čutnice različnih tipov, nevrofibrile, po nekaterih avtorjih tudi tigroidna zrna v ganglijskih celicah.

2. Navzočnost vsaj treh plasti živčnega tkiva, in sicer je ena plast v obliki pleksusa ali omrežja v koži sami (bazi-epitelialno), glavna plast je pod kožo in tretja predstavlja omrežje pod črevesnim epitelom.

3. V glavni teh treh plasti je izvršena komasacija z urejeno orientacijo živčnih odstavkov in je razviden jasen

načrt centralizacije v skladu s siceršnjim načrtom organizacije telesa v zvezi s sesilnim načinom življenja. En center je razvit v žrelu in Grošelj (l. c., str. 34.) je v nasprotju z brati Hertwigi bil mnenja, da je tukaj sploh glavni živčni, t. j. komasacijski center aktinij (»Den Sitz dieser Zentralisation glaube ich nun im Ektoderm des Schlundrohres gefunden zu haben«). Mislim, da to mnenje ne bo držalo, saj imajo že turbelariji z dobro razvitim farinksom tudi dobro razvito živčevje okrog farinksa, glavni center pa predstavljajo možgani in podolžna stebila ali vrvice. Drugi in gotovo glavni živčni center poteka okrog roba peristomnega polja s podaljški proti vsakemu izmed tentakulov in v koži proti nožni plošči v obliki »radialnih« podolžnih cestišč, t. j. močnejših koncentracij v vzdolžni smeri orientiranih živčnih odstavkov. Jasna je lokalizacija komasacijskih centrov na oralnem koncu antopolipa, v prvi vrsti v obliki prstana ob robu peristomne plošče, kakor sta ugotovila brata Hertwig (60), in se ta ista tendenca močno izraža v primerih sekundarnega prehoda k svobodnemu načinu življenja, pri meduzaciji; zlasti kažejo to razmere živčnega prstana in lokalnih centrov ob bazi ropalijev pri skifomeduzah. Umbrelarni rob, nosilec kompleksnih čutnih organov in najbližji center za inervacijo glavnih lokomotornih organov (mišičja subumbrele, veluma in tentakulov) odgovarja robu peristomnega polja pri polipih.

Zelo verjetno je, da je sedanje stanje organizacije centralnega živčevja pri aktinijah že rezultat precej dolgotrajnega svojskega razvoja, in sicer po eni strani v regresivni smeri zaradi napuščanja usmerjenega svobodnega premikanja ob podlagi in zgube kompleksnih čutnih organov (predvsem statociste in očes), po drugi strani pa v progresivni smeri, t. j. v smeri rekonstrukcije v skladu s pritrditvijo ob aboralnem koncu telesa, z razvojem tentakulov in soglasno s tendenco k radialni simetriji telesa. Pri tem procesu so možgani šli prav gotovo v zgubo. Postalni so ne le nepotrebni, temveč so se morali umakniti enakomerni prstanasti razporeditvi živčnih elementov v zvezi s terminalno pozicijo ust in z enakomernim udejstvovanjem peristomne regije, podaljšane v venec tentakulov.

Stopnja, do katere se je razvilo živčevje, je v nedvomni odvisnosti od stopnje razvoja mišičja. Tako je n. pr. pri ceriantidih, pri katerih je plast mišičja v telesni steni zelo močno, v mezenterijih pa zelo šibko razvita, živčevje v telesni steni tudi zelo dobro razvito in povsem pogreznjeno v subepitelij. Pri nepremakljivih, zlasti kormijskih antozojih se paralelno z redukcijo mišičja v telesu reducira tudi živčevje in končno omeji le na oralno regijo polipov. Redukcija zadene organske sisteme ne le v kvantitativnem, temveč tudi v kvalitativnem oziru in pri številnih hidroidih in skifopolipih zdrkne naposled mišičje na stopnjo priveskov obeh epitelijskih; temu primerno leži tudi celotno živčevje v zelo poenostavljenem stanju intra- oz. baziepitelialno, kakor ustreza splošni epitelizaciji telesa. In to stanje sekundarne poenostavitve se je do sedaj smatralo kot primarno, primitivno stanje, kar pa ni.

Kakor pri mišičnem tako pride tudi pri živčnem sistemu knidarijev sekundarno zopet do višje stopnje razvoja, kakor hitro preidejo v solitarno stanje in pridobe zopet svobodno premakljivost. To velja enako za polipe kakor tudi za planktonsko obliko knidarijev, za meduze. Tako smo n. pr. mogli pri hidri (Hadži, 43) ugotoviti živčno omrežje po celem telesu, morda z izjemo entoderma na tentakulih, v koži in črevesni steni in vrh tega še jasno izraženo koncentracijo živčnih elementov ob izraziti določeni orientaciji (krožni oz. radiarni) nervnih odstavkov na peristomu in drugi nekoliko manj izraziti orientaciji ob nožnem podplatu v koži. Obenem se čutnice izdiferencirajo v več zvrst; najdem jih celo v steni črevesja.

Medtem ko nepersonalni, v kutikularni epiderm oviti cenosark v hidrokaulu nima ne mišično epitelijskih ne živčnih celic, vidimo pri planktonskih sifonoforah z golim in gibljivim, hidrokaulu odgovarjajočim hidrosomom v številnih, močnih gubah razporejeno muskulaturo in tudi dobro razvito živčevje. Po K. C. Schneiderju (99, str. 608.) se baje nahajajo živčne celice epitelialno. Po Moserjevi (88, str. 487.) pa naj bi v steblu sploh ne bilo centralnega živčevja. V resnici se širi dražljaj vzdolž stebra sifonofora z

veliko naglico in je Schneider opisal vrstico velikih celic (t. i. »Medialzellen«), ki jim pripisuje živčni karakter.

Zlasti poučen je primer meduzoidnih osebkov sifonofor, ki so se specializirali kot t. i. plavalni zvonovi (brez manubrija in tentakulov). V zvezi s posebno funkcijo se je v njih eksumbreli razvila močna muskulatura in obenem živčno omrežje, ki ga sicer pri antomeduzah ni na tem mestu.

V enakih okoliščinah, t. j. ob življenju v planktonu z aktivnim plavanjem, in iz enakega izhodišča, t. j. iz oralnega dela polipa, so se pri meduzah obeh glavnih tipov (hidroz. skifomeduze) v pričakovani progresivni smeri razvila njih živčevja, seveda zopet paralelno s progresivnim razvojem subumbrelarne muskulature. Tukaj pa se je pridružil še zelo pomemben faktor: razvoj kompleksnih čutnih organov, in sicer vedno ob robu umbrele, ki komparativno anatomskega ustreza robu peristoma s tentakularnim vencem pri polipu.

Na prvi pogled se zdi čudno, da nimajo meduze, kljub temu da so pri plavanju usmerjene z eksumbrelo v smer gibanja, v koži eksumbrele ne čutnih organov, ne živčevja in ne muskulature (le tu pa tam pri skifomeduzah najdemo šibko razvita mišična vlakenca). V tem je bistvena razlika med meduzami in ktenoforami, ki so primarno svobodno gibljive in so podedovale od svojih turbelarijskih prednikov (oz. njih larvalne stopnje) živčni in čutni center ob prednjem koncu telesa, medtem ko je ustna odprtina z žrelom premeščena pri ktenoforah na zadnji konec telesa. Živčevje ktenofor leži sicer v parenhimu, ohrani pa značaj pleksusa, kar je karakteristika ne le turbelarijev, temveč vseh plathelminthov (»Das Nervensystem der Plathelminthen ist ausnahmslos auf den Grundtypus eines netzförmigen Nervengeflechtes zurückzuführen«, Bresslau in Reisinger, 9, str. 41.).

Pri meduzah ustreza vrh eksumbrele stvarno aboralnemu koncu polipa, s katerim je le-ta pritrjen na podlago in iz katerega je meduza sekundarno postala. Na oboralnem koncu polipov je živčevje popolnoma reducirano in tako stanje je meduza podedovala tem bolj, ker je pri načinu premikanja meduze eksumbrela povsem pasivna in ker je

mezogleja, zelo ojačena in strukturirana, prevzela vlogo elastičnega notranjega skeleta (antagonist subumbrelarnega mišičja). Pri hidri je podplat zopet postal aktiven organ za premikanje in se je živčevje znova razvilo. Podobno se je zgodilo v posebnih primerih tudi pri meduzi: plavalni zvonovi pri sifonoforah. V prav nobenem primeru pa ni meduza pridobila kak čutni organ na apeksu eksumbrele; zmožnost take diferenciacije je očitno šla nepovratno v zgubo.

Glavni nosilec diferenciacij, t. j. progresivnega razvoja, je pri meduzah postal seveda umbrelarni obrobek kot nosilec tentakularnega venca in oporišča močne subumbrelarne muskulature oz. veluma. Okrog umbrelarnega roba se razvijajo različni čutni kompleksni organi iz skupin diferenciranih in specializiranih čutnic. S tem v zvezi se nam vsiljuje vprašanje po eventualni genetski zvezi med čutili turbelarijskih prednikov in pa tistih, ki jih vidimo razvite pri meduzah. Že primitivni turbelariji so imeli poleg obilice posameznih čutnic vsaj štiri po obliki distinktno kompleksne čutne organe: tipne, kemične, ravnovesne (oz. tonične) in vidne, in zato imamo pravico trditi, da so tudi neposredni predniki antopolipov imeli take čutne organe, dokler so se še vsaj nekoliko ali od časa do časa svobodno premikali. Sklepati smemo na to zlasti z ozirom na stopnjo organizacije živčevja, čigar znaki so se vsaj deloma ohranili pri antopolipih do danes kljub dolgo trajajočemu sesilnemu načinu življenja, ki vpliva tako neugodno na razvoj živčevja. Vendar iz dejstva, da imajo danes i skifomeduze i hidromeduze dobro razvite čutne organe, nikakor ne smemo sklepati, da so ti direktno podedovani od turbelarijskih prednikov. Nasprotno, veliko bolj verjetno je, da so se ti organi pri polipih docela izgubili in so jih prvič skifomeduze in drugič hidromeduze (morda celo v več različnih razvojnih linijah samostojno) šele po dolgem življenju v planktonu znova pridobile. Od tod izhaja njih tako velika raznolikost glede gradbenega tipa in pa lokalizacije. Ta domneva se ujema s splošno priznanim principom, da so čutni organi, kakor se je zelo primerno izrazil Grošelj »höchst variable Grösse«, opirajoč se na razlago Nägelijs (1884), da se čutni organi tudi brez ozira na stopnjo razvoja siceršnje telesne organi-

zacije in zlasti živčevja lahko razvijajo v skladu z načinom življenja kot lahko spremenljiva prilagoditev. Pri najbolj sorodnih živalih so lahko čutni organi zelo različno razviti. Pri prehodu k sesilnemu ali parazitskemu načinu življenja se čutni organi med prvimi reducirajo (prim. slepe jamske živali!), oziroma spremene. Kadar koli se pojavi naknadno potreba po čutnih organih in na katerem koli tedaj dražljajem zelo izpostavljenem kraju telesa, vidimo, da se razvijajo tem potrebam ustrezajoči čutni organi. Reaktivnost tkiva je v okviru splošne organizacije za produkcijo čutnih organov splošna. Fiziološko enakovrstni čutni organi nastanejo pri meduzah na različnih podlagah, kakor najbolje ilustrirajo ravnovesni organi (statociste), ki nastajajo enkrat le ob sodelovanju »ektoderma«, drugič pa se udeleži razvoja tudi »entoderm«. Da se je centralizacija izvršila v obliki enojnega ali dvojnega prstana v umbrelarnem robu, nas po tem, kar smo slišali o koncentraciji živčnih elementov pri polipu ob robu peristoma, niti malo ne sme čuditi. Pomembno je dejstvo, da gre obenem z močnejšim razvojem živčnih centrov tudi prestavitev živčnih cestišč globlje pod kožo. Celo v tentakulih, n. pr. pri pelagiji, se vzporedno s poglobljeno močno razvito muskulaturo pogrezne — seveda sekundarno — tudi živčevje (Krašinska, 73).

Pri polipih je živčni sistem v organizatoričnem oziru zdrknil paralelno z mišičnim sistemom do najnižje možne stopnje tako, da je pri hidropolipih in tudi skifopolipih komaj še mogoče govoriti o nekem zasebnem organskem sistemu ali celo tkivu, ko je razvito v obliki zelo nepopolnega lokalno razvitega omrežja živčnih vlakenc ali kvečjemu v obliki plexusa svežnjev živčnih vlaken z redkimi nepravilno porazdeljenimi čutno živčnimi ali pravimi ganglijskimi celicami. Namesto o koncentraciji in centralizaciji moremo govoriti komaj še o komasaciji živčnih elementov ob premestitvi celega sistema v sam epitel, in sicer ne le v baziepitelialne prostore evepitelialnih celic, temveč, vsaj deloma, v sam evepitelij, podobno kakor se je to zgodilo z muskulaturo vsesplošno tako, da samostojnih mišičnih celic sploh ni več; mišična vlakna so samo še bazalni pri-
veski krovno-evepitelialnih celic.

h) Koža z ožigalkami (knidami).*

Koža nudi, zlasti glede na ožigalke močno podporo naši turbelarijski teoriji knidarijev. Vsesplošno se smatrajo ožigalke za najbolj karakteristične tvorbe knidarijev (in od tod se izvaja tudi njih ime) poleg radiarne simetrije in tentakularnega venca z entodermom v notranjosti tentakulov. V resnici so dosegle knide pri knidarijih izredno visoko stopnjo specializacije in sploh ne poznamo prav nobene vrste knidarijev, ki bi ne imela knid, za vsako vrsto ali višjo kategorijo manj ali bolj karakteristično oblikovanih. Za nas pa je nič manj pomembno dejstvo, da ožigalnice niso omejene na knidarije, da torej niso knidariji edina živalska skupina, ki se ponaša s temi resnično čudovitimi tvorbami posameznih celic. Ako pustimo v nemar vse do sedaj ugotovljene primere knid, izposojenih od svojega plena (t. i. kleptoknide), tedaj vidimo tudi, da imajo knide ali vsaj tem zelo blizu stoječe tvorbe specialnih žleznic razen knidarijev največ ravno turbelariji, bolj redko jih imajo njim neposredno sorodni nemertini in, kar posebej poudarjam, marsikateri izmed »enoceličarjev«, zlasti med infuzoriji.

Preden preidemo k razpravljanju o knidah, hočemo na kratko obravnavati še nekatere sicer manj važne lastnosti kože, ki pa tudi prispevajo marsikaj k utrditvi turbelarijske teorije knidarijev. Vsi svobodno živeči turbelariji diferencirajo na prosti površini tektiepitelialnih kožnih celic migestalke. Ni dvoma, da so turbelarijski predniki podedovali to lastnost od svojih protističnih prednikov. In tudi na knidarije, enako kakor na druge razvojne linije, ki koreninijo pri turbelarijih (n. pr. na nemertine, nemathelminthe in celo moluske) je prešla ta ista lastnost. Pomembno je po drugi strani, da se že pri samih turbelarijih pri določenem načinu življenja pojavlja tendenca po odpravi ciliature in po nadomestilu le-te s kutikularnimi tvorbami. To se dogaja pred-

* Ker je treba razlikovati med celicami, ki ustvarjajo knide, t. j. knidocitami, in njih produkti, t. j. knidami, predlagam, da se v slovenščini za celice, kot zvrst žleznic, uporablja izraz ožigalnice, za knide pa ožigalke.

vsem pri parazitskem oziroma polpriraslem ektoparazitskem načinu življenja. Med temnocefali imamo vrste brez vsake kožne ciliature, kakor je to postalo brezizjemno pravilo pri trematodih in cestodih. Prav značilno je dejstvo, da imajo pri knidarijih splošno ciliaturo oz. bičasti epitel z malo izjemami (gre za jasne primere sekundarne prilagoditve na poseben način razvoja) vsa larvalna stanja vseh knidarijev; med odraslimi pa je ohranjena v največji meri ciliatura ravno pri antopolipih, in sicer med njimi zopet pri solitarnih, najbolj primitivnih aktinarijih. Kakor pri vseh ostalih sedentarnih tipih, tako se tudi pri knidarijih v teku filogenetskega razvoja vedno bolj omejuje ciliatura na tentakularni aparat in njegovo neposredno okolico ter zvezo s črevesom. To velja zlasti za mikrofagne tipe. Vpričo potrebe po pasivni zaščiti kože izločajo prav vsi sedentarni tipi kutikularni ovoj. In to pot so ubrali tudi knidariji. Zaradi makrofagije in s tem v zvezi nastopajočega bujnega razvoja knid so končno pri hidroidih celo »gola«, t. j. po kutikularnem peridermu nezaščiteni mesta polipov izgubila ciliaturo in zadobila posebne vrste fino in prožno s pikčastimi odebelinami utrjeno kutikulo in ne hitinoidni periderm. Pri tekatnih hidroidih vidimo celo, kako polipoidni brsti, t. j. njih mladostna koža, izločajo pravi hitinoidni periderm (hidroteko), se potem ločijo od njega in producirajo enako prožno kutikulo kakor koža atekatnih hidroidov.

Kakor se zdi, ima ciliatura pri mikrofagnih in kormijskih madreporarijah, živečih v simbiozi z zooxantelami, zelo pomembno vlogo, zlasti na sifonoglifah žrela in njegovem nekakem nadaljevanju, t. j. na mezenterialnih žlebovih in filamentih. Zato se je ciliatura pri njih bolj ohranila kakor pri hidrozoidih.

Drugo pot pa je ubral razvoj črevesnega epitela. Tudi ta je bil prvotno migetalčast. Pri turbelarijih je ciliatura črevesa šla v zgubo, in sicer kot posledica progresivnega razvoja lastne črevesne muskularis, ki je dovedla do peristaltike, oziroma je s pomočjo parenhimske muskulature prišlo do (z ozirom na črevesni epitel) pasivnega pretakanja tekoče vsebine gastrovaskularnega sistema. Sedentarni knidariji z reducirano telesno muskulaturo so dobili namesto

cilij, ki jih je le ceriantus ohranil, bolj učinkovite bičke na svobodnih koncih črevesnih celic. S svojim ritmičnim udarjanjem vzdržujejo biči enakomerno in energično pretakanje tekoče vsebine gastrovaskularnega sistema in ta sistem je ostal ohranjen tja do sekundarno solitarnih hidropolipov in meduz vseh oblik. Še eno prednost nudi oprema črevesnih celic z biči; omogoča namreč prehodno tvorbo psevdopodialnih plazmatskih odstavkov, služečih inkorporaciji na pol prebavljenih delcev hrane.

Zmožnost produkcije hitinoidnih kutikularnih tvorb oz. pojav za to potrebnih genov s' knidariji prevzeli od svojih turbelarijskih prednikov. Kljub splošnemu nagnjenju k produkciji cilij na površju kože vidimo že pri turbelarijih sporadično, po posebnih potrebah, pojav trdne in včasih precej debele hitinoidne kutikule, zlasti pogostoma na moškem delu kopulacijskega aparata. V. Graff (34) je opisal pri nekem neimenovanem dendrocelu na kožnih papilah do četrta mm dolge hitinaste bodice. Da se je nagnjenje k tvorbi hitinoidne kutikule pri knidarijih tako močno razpaslo, ni nič čudnega spričo dejstva, da se pri vseh sedentarnih živalskih tipih dogaja enako. Periderm prevzema vlogo zaščite kože in zunanjega skeleta. V nekoliko drugačni obliki vidimo isto celo pri tunikatih.

Niti kopičenje in lokalno izločanje mineralnih snovi, v prvi vrsti apna, ni izum knidarijev. Tudi to zmožnost so knidariji prevzeli od svojih turbelarijskih prednikov, le da so jo ustrezno svojim posebnim potrebam kot sedentarne in kormijske živali razvile do prave virtuoznosti. Apno nastopa bodisi kot impregnacija kutikule (podobno lupinam moluskov ali brahiopodov) ali pa kot biokristal (calcoblast ali spiculum) z organsko stromo, ki nastaja večinoma v notranjosti parenhimskih celic, in zato imajo spikula lahko zelo karakteristično obliko. Sekundarno se spikula lahko trdno zlepijo v lamelarno ali drugačno oblikovano maso. L. v. Graff (34) je pri turbelarijski vrsti *Turbella klostermanni* in *Sidonia elegans* opisal kožne vložke, ki se v očetni kislini tope in šume, ki so torej zgrajeni iz ogljikovokislega apna. Morfološko podobne tvorbe je opisal Steinböck (102) pri primitivnem acelnem turbelariju *Nematoderma bathycola* kot

»Kalkkörperchen« (vendar ni ugotovil njih kemične narave), podobne tvorbam pri nemertinih. Precej razširjena so apnena telesca v parenhimu cestodov. Omembe je vredno, da celo pri sesilnih hordonijih, t. j. tunikatih, lahko nastopijo mezenhimske celice z apnenastim zrnom (apnena telesca).

Končno bi še omenil neko skupno nagnjenje kože in črevesa k tvorbi sincicija pri primitivnejših turbelarijih in nekaterih antozojih (zlasti oktaktinarijih). Paralelno s stremljenjem po splošni epitelizaciji telesnih plasti, o kateri smo že razpravljali, je napredovala v smeri proti hidrozajem vedno bolj izrazita medsebojna ločitev celic. Najprej prodre popolna celulacija v koži, potem v črevesni steni in šele nazadnje v parenhimu, ki najbolj konservativno ohrani svojo sincicialno osnovo. To se zlasti more lepo ugotoviti pri turbelarijih, medtem ko se parenhim pri knidarijih do skrajnosti reducira, ne da bi povsem izginil.

Ena izmed pglavitnih značilnosti turbelarijev je sluzavost njih kože. Kljub migetalčnosti epitela je vsa koža in globoko podkožje v parenhimu bogato opremljeno s kaj različnimi žleznicami in žlezami. Sploh ni mogoče zlepa najti med živalmi podobnega primera s tako bujnimi žleznicami. Pri premikanju po podlagi puščajo turbelariji za seboj kakor polži sluzasto sled — lastno cesto. Tak histološki in citološki značaj kože so od svojih turbelarijskih prednikov poddedovali najprej solitarni antopolipi, današnji aktinijariji. Progresivni razvoj žleznic je šel tako v kvantitativni kakor tudi v kvalitativni smeri. Žleznice in njih produkti, sekreti ali izločki so se neverjetno raznolično izdiferencirali ob določeni lokalizaciji na telesu. Iz prvotne amorfne, manj ali bolj redke sluzi, ki je imela nalogo narediti površino telesa in podlago, ob kateri drse, polzko, se je deloma razvila gosta, lepljiva sluz za prilepljenje na podlago — in to stanje je bilo odločilne važnosti pri prehodu od svobodnega k sesilnemu načinu življenja, kakor ga ima še vedno pri knidarijih v njih osebni razvoju ob prehodu od planktonskega k bentonskemu načinu življenja (prvo prilepljenje za podlago). Pri primarno solitarnih aktinijarijah in prav tako pri sekundarno solitarnih in premakljivih skifo- in hidropolipih so se zlasti na podplatu aboralnega konca telesa

ohranile take prilepne kožne žleznice. Pri golih aktinijah, zlasti ceriantarijah, je še celo površje telesa, zlasti niže od tentakularnega venca sluzasto; zgoščena sluz z ulepljenimi knidami in tujimi telesi tvori pogostoma zaščitno cev, v katero se žival potegne v primeru potrebe. Od tod do pravega encistiranja je le majhen korak.

Pri kormijskih antopolipih, zlasti oktaktinijah in še bolj pri skifopolipih in hidropolipih izgublja koža vedno bolj značaj sluznice in ga ohrani kvečjemu lokalno, ustrezajoč posebnim potrebam. Ta redukcija splošne sluzavosti kože je povsem umljiva spričo vedno bolj splošne tvorbe periderma, spričo sesilnosti in vedno večje vloge knid.

Pri turbelarijih lahko razlikujemo dve poglavitni smeri razvoja žleznic glede na značaj njih izločkov. Ena je, ki so jo ubrale sluzne žleznice z amorfnim manj ali bolj tekočim sekretom, s sluzjo. Viskoznost sluzi lahko doseže takšno stopnjo, da žival lahko iz nje sprede precej odporne niti, ki so sposobne za tkanje lovnih mrež ali služijo kakor vrvce za spuščanje z vej drevesa (pri zemskih gozdnih planarijah), to kar za sesilne ali v planktonu plavajoče knidarije nima pomena. Pri njih imajo žleznice te kategorije večinoma značaj lokalnih prilepnic; deloma pa so isto vlogo prevzele specializirane knide. Druga smer razvoja, ki nas tukaj bolj zanima, gre proti tvorbi vsaj deloma trdnega, formiranega sekreta, ki ga izloča posamezna žleznica. V tej smeri so ravno knidariji dosegli višek diferenciacij.

Četudi dobimo celo pri samih recentnih turbelarijih različne stopnje organizacije in vsa mogoča razvojna stanja, začevši z žleznicami z drobnimi kroglicami v redki sluzi preko paličastih tvorb in takih, ki so s sluzjo vred obdane v distinktno kapsulo, tja do perfektnih eksplozivnih in strupenih knid, ne sledi nujno iz tega dejstva, da bi se vsa ta razvojna vrsta začela pri turbelarijih, t. j. da bi bili ravno turbelariji začetniki diferenciranja žleznic z delno formiranim, delno nabreklijim in strupenim sekretom.

Spričo znanega dejstva, da dobimo vse te ravnokar omenjene ali tem enakovredne in podobne diferenciacije že pri protozojih, smemo sklepati, da so turbelariji nagnjenje k takim diferenciacijam prevzeli že od svojih protozojskih

prednikov. Navadno sluz, sluzne zaščitne ovoje, prilepno sluz, formirane sekrete različnih oblik (paličaste, vretenaste), ki nabreknejo, se sprožijo in imajo pri tem tudi toksično delovanje, dovršene knide, vse to najdemo pri protozoidih, in sicer v različnih sistemskih skupinah, zlasti pa pri flagelatih in infuzorijih in pri nikakor ne primitivnih, parazitskih knidosporidijah.

S knidami ali ožigalnicami razumemo torej produkte enoceličnih žleznic, ki sestoje iz sluzastega, nabreklijivega in toksično delujočega sekreta, obdanega s trdno in prožno membrano (kapsulo), ki se na enem tečaju nadaljuje v cevko, v mirujočem stanju uvihano v notranjost kapsule. K tem bistvenim in vedno navzočim delom lahko pristopijo še nadaljnje diferenciacije knidocite, ki pa nas tukaj ravno tako malo zanimajo kakor način funkcije celote in posameznih delov. Delitev knid, kakor jo je izvršil Martin (86), in sicer v: avtoknide, kleptoknide, psevdoknide, polarne kapsule in spirociste, nimamo za posrečeno in dejansko utemeljeno. Edino pojem in izraz kleptonid je uporaben, vendar tudi ta ne kot enakovredna kategorija ostalim, ker ne gre za kako posebno zvrst ali razvojno stopnjo knid, temveč le za biološko razlikovanje med knidami, izposojenimi ali premagani živali vzetimi in za lastne potrebe uporabljenimi (izposojenke), in med avtohtonimi, v lastnem telesu pridobljenimi. Za spirociste antopolipov se je pokazalo (Weil, 108 in Will, 110), da so sicer pristne, le nekoliko bolj primitivne knide; isto velja glede polarne kapsule knidosporidijev, ki se nagibljejo k degeneraciji, kakor tudi včasih glede knid pri knidarijih (skeletna sekundarna funkcija pri nekaterih trahilinih meduzah). Tudi izraz psevdoknide ni uporaben. Saj ne gre za tvorbe, ki bi bile bistveno različne in le navidezno podobne knidam, torej res lažne knide, temveč za bolj primitivna razvojna stanja enakovrstne tvorbe, ki sloni na navzočnosti in dejavnosti enakovrstnih genov.

Za nas zadostujejo n. pr. ugotovitve Krügerja (76) o trihocistah infuzorijev, da namreč le-te »nesselkapselähnlichen Bau besitzen«. Medtem ko protihociste (tektinske paličice) eksplodirajo, ker se od vode hipoma napno, dobivši obliko torpeda, imajo prave trihociste, kakor kažejo

opazovanja v temnem polju, že obliko kapsule, vsebujoče v amorfni masi valovito votlo nitko, ki se iztegne s tem, da se izvihne in prav to je bistveno pri knidah. Sagitociste turbelarijev, n. pr. tiste pri acelni vrsti *Convoluta roscoffensis*, imajo obliko paličastega votlega (t. j. s tekočino napolnjenega) mehurčka, ki vsebuje trdno, koničasto paličico ali iglico in ta ob eksploziji zleti na prosto. V primeri s pristno knido je razlika le v tem, da med solidno diferenciacijo ali formiranim sekretom v notranjosti solidnega mehurčka, napolnjenega s tekočim ali vsaj raztopljivim sekretom, ni še kontinuitete. Tudi to ni bistvena, temveč le gradualna razlika proti popolni knidi. Prej se je splošno mislilo, da stoje podolgovate, lepljive knide s tenko steno mehurčka, ki jih med knidariji imajo le nekateri antopolipi in jih imenujejo za razliko od pristnih knid spirociste, na tej nižji razvojni stopnji in da nitka v mehurčku nima zveze s stenko kapsule. Will (110) in pozneje Weil (108) sta dokazala, da so vendar spirociste pristne knide, le da kažejo neke bolj primitivne lastnosti v primeri s tipičnimi knidami knidarijev. In take bolj primitivne knide nahajamo pri sicer maloštevilnih turbelarijih in nemertinih; pri le-teh s to posebnostjo, da se jih razvije v eni sami celici po več kosov.

V nasprotju s starejšimi avtorji, zlasti v. Graffom in Langom (glede polikladnih turbelarijev) menijo nekateri mlajši (zlasti Bresslau, 7), da ni gotovo, če sploh obstoji kak turbelar, ki bi imel zanesljivo avtarkične knide, in da je bolj verjetno, da gre v vsakem primeru najdbe pristnih knid pri turbelarijih za kleptoknide, kakor to v nekih primerih prav gotovo drži (*Microstomum*-vrste in nekatere druge iz presnih voda). Tudi če bi se končno izkazalo, da je to skeptično naziranje bilo upravičeno in da v resnici med recentnimi turbelariji nikjer ni pristnih knid, ne bi to spremenilo prav nič na splošni situaciji. Ostanje v veljavi dejstvo, da imajo nekateri nemertini, ki so nedvomno najbližji sorodniki turbelarijev, primitivne lastne knide. Omenim naj v tej zvezi po mojem mišljenju izredno važen pojav, da se sicer v kapsuli preformirana nitka pri vrsti *Micrura purpurea* po izstrelitvi postopoma raztekočini, dokaz, da gre v

resnici pri kapsuli in nitki le za formirani sekret. In drugo, še važnejše dejstvo ostane nedotaknjeno od dvoma, ali imajo turbelariji splošno tvorbo (rabdite in zlasti sagitociste), ki jih nedvomno moramo prištevati v isto kategorijo zelo diferenciranih žleznic s formiranim sekretom. Celo čudovito lastnost (prim. Gelei, 32) potovanja od mesta nastanka do mesta uporabe, ki sem jo kot prvi odkril pri knidah (Hadži, 42), delijo žleznice s formiranim sekretom turbelarijev s pristinimi knidocitami pri knidarijih.

S stališča turbelarijske teorije je povsem umljivo, da so knidariji zaradi svojega sesilnega načina življenja in načina prehrane ter razpoložljivih organov, predvsem tentakularnega venca, dospeli v progresivni smeri razvoja žleznic s formiranim in tako diferenciranim sekretom in zlasti še pomožnih organel na veliko višjo stopnjo kakor njih predniki turbelariji. Pri le-teh so te žleznice ohranile bolj defenzivni značaj, pri knidarijih pa so pridobile še zlasti ofenzivno nalogo pri pridobivanju bežnega plena. Tudi je postalo zdaj še bolj umljivo, zakaj imajo ravno hidrozoi najbolj diferencirani knidom z edino pri njih navzočnimi volventnimi knidami (Weil) in antozoi najbolj enostavnega. Paralelno z regresivnim razvojem notranjih organov in napuščanjem bilateralne simetrije poteka progresivni razvoj specifičnih, pa ne izključnih organov knidarijev — knid.

Zanimivo je dejstvo, da je prišlo tudi med protozoi, kakor se zdi, celo večkrat do progresivnega razvoja organelov, ki so nedvomno istega reda kakor knide in ostali knidoidi (knidam blizu stoječe tvorbe) turbelarijev. Glede splošno nastopajočih t. i. »polarnih kapsul« knidosporidijev, ki se diferencirajo celo v posebnih celicah ali vsaj energidah, bi le opozorili na drzno idejo Weila (109), da knidosporidiji sploh niso pristni protozoi, temveč da so stranska zaradi parazitizma regresivna razvojna veja knidarijev, da so torej nekaki degenerirani evmetazoi. Ta misel je vredna diskusije spričo monoknidoma trahilinih hidromečuz in nagnjenja njih ličink k parazitizmu. Drugačen pa je primer, vsaj za sedaj, z majhnim številom znanih dinoflagelatov

(*Polykrikos* in *Pouchetia*) s knidoidi in le z enim znanim primerom med infuzorji (*Epistylis umbrellaria*); ta primer sicer ne bi spričo nižje organiziranih knidoidov (pro- in trihocist), med infuzoriji zelo razširjenih, pomenil nič posebnega.

Dinoflagelatski knidoidi, s katerimi sta se posebej pečala Kofoid, Weil (108) in Chatton (15), kažejo na vsak način precej posebnosti. Žal niso do sedaj še vsa zadevna raziskavanja dovedla do končnih rezultatov. Ne da bi se spuščali v posameznosti, lahko ugotovimo, da imamo pri knidoidih dinoflagelatov opravka že s »knidami«, ki so sicer izšle iz enakih korenin kakor knidarijske, turbelarijske in nemertinske knide, vendar so se medtem razvile v samosvojo smer.

Sklepno lahko ugotovimo, da nam žal nepopolno poznavanje knid in knidoidnih tvorb (formiranih sekretov) ne le pri samih knidarijih, marveč predvsem pri amerijih začasno ne dovoljuje popolnega izkoriščanja v prid turbelarijski teoriji knidarijev, vendar je že spričo sedanjega našega nepopolnega znanja brez dvoma, da razmere knid močno podpirajo našo tezo. Ugotovili smo predvsem, da knidariji te zanje tako karakteristične knide niso izumili, pač pa dovedli do viška razvoja, tako glede morfološke in fiziološke diferenciacije posamezne knide, kakor tudi glede celotnega knidoma (polimorfizem ob specializaciji pri isti vrsti knidarijev), lokalizacije in komplikacije selitve. Najbolj primitivne knide, spirociste, najdemo le pri antopolipih, najbolj komplicirane pa pri hidrozojih. Nižje razvojne stopnje ali knidoide srečamo v pestri raznolikosti pri turbelarijih poleg redkih primerov pristnih knid, ki jih dobimo med evmetazoji samo še pri najbližjih sorodnikih turbelarijev, pri nemertinih. Knidoide različne razvojne stopnje in popolne knide dobimo že pri protozojih (flagelatih, infuzorijih, knidosporidijih), torej lahko sklepamo, da so turbelariji podedovali zmožnost produkcije knid že od svojih protozojskih prednikov, od turbelarijev pa knidariji in nemertini. V drugih živalskih skupinah najdemo le kleptoknide (izposojenke).

i) Ontogenetika.*

Uvodoma smo že obeležili naše splošno gledanje na ontogenetsko metodo in nje uporabo v filogenetske namene. Zato smo lahko na tem mestu kratki, to pa žal tudi iz razloga, ker so ontogeneze ravno bolj primitivnih, v morju živečih turbelarijev v tako pičlem številu natančneje znane; glede knidarijev pa stoji stvar veliko bolje. Izdatnost izkoriščanja primerjalne ontogenetike zmanjšuje pa še dejstvo, da so ontogenetski procesi pri teh najnižjih evmetozojih zelo malo ustaljeni oz. determinirani, kar pa je spričo izredne plastičnosti zgodnjih ontogenetskih stadijev, ki se po večini svobodno razvijajo, povsem umljivo. Velika pestrost v načinu razvoja zgodnjih stadijev (brazdanje in tvorba zarodkovih »listov«) gre tako pri turbelarijih kakor tudi pri knidarijih v največji meri na račun različne vsebine hranilnih rezerv, ki jih prosto se razvijajoči zarodek nujno potrebuje.

Medtem ko je za pristaše zastarelega naziranja o primarnosti »tipičnega« poteka ontogeneze (totalno in ekvalno brazdanje, pravilna celoblastula, invaginacijska gastrula) nepričakovano dejstvo, da ravno pri dozdevno najnižjih evmetazojih, t. j. pri hidrozojih, prav v nobenem primeru ne poznamo take tipične ontogeneze in da najdemo vsaj približno tako le pri maloštevilnih »višjih« knidarijih (zlasti skifozojih) ter da med turbelariji takega načina razvoja sploh ne poznamo, je za nas vse to povsem umljivo. Ta dozdevno tipični in primarni način ontogenetskega razvoja predstavlja v resnici rezultat dolgotrajnega filogenetskega razvoja specifične ontogenetske tehnike. Primarna je raznolikost in nedeterminiranost.

Podobno kakor glede genitalnega aparata kažejo turbelariji tudi glede načina ontogenetskega razvoja visoko stop-

* Namesto sicer zelo razširjenega izraza *embriologija* za stroko, ki se peča z razvojno zgodovino osebkov, predlagam, ker je ta izraz prirojen le razmeram pri sesalcih (izvedenka besede *embrio*, t. j. tisto, kar kali v nečem, t. j. telesu matere), bolj ustrezajoč terminus *ontogenetika*, izveden iz že uporabljenega izraza *ontogenezis*, t. j. osebkov razvoj. Izraza *ontogenetika* in *ontogeneza* sta paralelna z izrazom *filogenetika* in *filogeneza*.

njo specializacije in diferenciacije. Celo »nižji« tipi, kakršen je rod *Convoluta*, imajo strogo determiniran in zelo zdiferenciran osebni razvoj. V enaki meri so se razvili polikladni turbelariji, medtem ko je ubral razvoj ontogeneze drugo smer pri liniji rabdocela — triklada, in sicer v vzročni zvezi s posestvom ektolecitalnih jajc. Začasno ne poznamo za turbelarije primerov zanesljivo prvotnega načina ontogeneze; je pa mogoče, da še obstoje in da bodo naknadno odkriti. Veliko trdnjše je naše pozitivno znanje ontogeneze pri knidarijih, ni pa mogoča natančnejša primerjava, dokler ne bo tudi poznavanje ontogeneze pri turbelarijih, zlasti primitivnih, bolj napredovalo. Kljub temu pa so možni in dopustni nekateri splošni zaključki, ki pričajo v prid veljavnosti turbelarijske teorije knidarijev; sicer pa na tem področju niso znana dejstva, ki bi tej teoriji nasprotovala. Nekaj je vsekakor pridobljenega tudi s tem, da na osnovi turbelarijske teorije knidarijev postanejo razmere ontogenetike pri knidarijih bolj umljive, kakor so bile do sedaj.

Od turbelarijev so knidariji podedovali pestrost v načinu brazdanja in snovanja t. i. embrionalnih listov. Oboje je, kakor je to že Kühn (77) pravilno poudaril, v veliki meri odvisno od ekoloških razmer in količine ter razporeditve rumenjaka v jajčecih. Zato postaja umljivo, da kažejo pri knidarijih včasih vrste istega rodu zelo velike razlike v svojih ontogenezah. Kot direkten dokaz turbelarijskega porekla antozojev lahko smatramo dejstvo, da poznamo edino med aktinijariji primere nagnjenja k spiralnemu načinu brazdanja, ki velja kot normalen pri turbelarijih.

Bolj kakor priključek knidarijev k turbelarijem nam dokazuje ontogenetika — vsaj za zdaj — razvojno smer od antozojev proti hidrozozem v okviru knidarijev. Paralelno s splošno regresivnim razvojem splošne organizacije, ki pa je v vzročni zvezi s prehodom k sesilnemu načinu življenja, je tudi razvoj samih ontogeneze potekal v regresivni smeri. Od tod največja pestrost, plastičnost in regulativnost ravno pri hidropolipih. Regresivna tendenca se kaže ne samo glede genitalnega aparata, nefridij, živčnega sistema s čutnimi organi, temveč tudi še v pogledu mezoderma oz. razvoja parenhima. Ustrezno skrajni redukciji mezoderma pri hidro-

z njih vidimo, da se zasnova mezoderma v ontogenezi pojavlja z veliko zamudo in na zelo nedoločen način. Splošen ontogenetski princip je, da se organi z rastočo pomembnostjo pri odraslem stanju pojavljajo v ontogenezi pospešeno, redukciji podvrženi organi pa z vedno večjo zamudo (pojav heterohronije). Zlasti je redukciji podlegel t. i. entomezoderm (celoblasti po Dawidoffu, 24), ki se v primerih normalne ontogeneze turbelarijev (in enako pri moluskih in polihetih) razvija iz blastomere 4d. Pri knidarijih nastajajo mezodermne celice ali zasnova parenhima tako rekoč na mestu ali navidezno iz ektoderma oz. entoderma podobno multipolarnemu ali politopnemu nastanku entoderma. Višek takega sekundarno preprostega načina diferenciacije telesnih slojev imamo pri hidropolipih; Kühn (77, str. 29.) pravi temu »... die Keimblätterbildung durch Differenzierung aus einem soliden, indifferenten Blastomerenhaufen oder einem Syncytium«. Poučni so primeri med hidropolipi, n. pr. pri vrsti *Turritopsis nutricula*, ko se začne razvoj s pravilnim brazdanjem, postane kmalu nepravilen ter izzveni končno celo v sincicialni razvoj.

Poleg teh splošno regresivnih komponent v razvoju ontogeneze knidarijev najdemo tudi progresivne komponente in te so v očitni vzročni zvezi s sesilnim načinom življenja knidarijev in z njega komplementom: s tendenco po razvoju planktonskih, torej svobodno plavajočih larvalnih stanj. Tako je treba razumeti planktonske migetalčaste »blastule«, ki nikakor ne predstavljajo nekake rekapitulacije »blastule«, in zlasti za knidarije tako karakteristično larvo planulo.

Svojstvenega in progresivnega značaja v ontogenezah knidarijev je razvoj planule kot splošno razširjene ličinke s svobodnim načinom življenja, ki ustreza starejši stopnji ontogeneze, kakor je stopnja sicer tudi plavajoče celoblastule. Ravno sesilni način življenja je dal pobudo za samosvoj razvoj planktonske oz. svobodno živeče ličinke, da se tako rekoč nadoknadi izguba, ki nastaja glede možnosti razširitve vrste v zvezi s prehodom k sesilnemu načinu življenja odraslega stanja. To je oni isti činitelj, ki je na osnovi principa o dvojni zagotovitvi dal pozneje v filogenetskem razvoju povod za pojav meduzoidne svobodne

oblike knidarijev. Torej ne smemo imeti planulo za nekaj rekapitulacijski filetični znak, čeravno ni izključeno, da so pri nastanku planule poleg novo pridobljenih larvalnih znakov imeli neko vlogo in se s prvimi kombinirali tudi starinski filetski znaki (oblika črva, acelno stanje, brezustnost). Za pojem planule ni odločilno, če ima ohranjen blastoporus, ali se ta kmalu zapre, če ima soliden oz. sincicialen entoderm ali že jasno gastralno votlino. Pač pa je značilno, da plava planula s cilijami, da se ne prehranjuje samostojno, da je le histološko lahko precej diferencirana (zgodnji razvoj knidnih in drugih žleznic, čutnic in živčnic ter mišičnih celic), ne pa morfološko (brez parenhima, ust, mezenterijev, tentakulov).

Pri turbelarijih, kakor se zdi, ni planule, vsaj na splošno ne in ne kot nekega manj ali bolj samostojnega larvalnega stanja, pač pa je bila nekako pripravljena v ontogenezi in so jo šele knidariji po zasedanju razvili kot svoj karakteristikum. Le polikladni turbelariji so v tej smeri progresivno razvili planktonsko larvalno stanje, ki pa je zadobilo že višjo razvojno stopnjo (Goette-Müllerjeva ličinka), iz katere se je nekdanji začel stranski razvoj na osnovi neotenijske in dal izhodišče za postanek današnjih ktenofor (Hadži, 48).

Poleg celoblastule in planule kot larvalnih stopenj poznamo pri knidarijih še larvalna stanja višje stopnje, ki bi torej ustrezala stopnji Goette-Müllerjeve larve pri turbelarijih. V korist turbelarijske teorije knidarijev priča dejstvo, da dobimo pristne postplanulske ličinke z minljivimi znaki, ki se torej z metamorfoze odvržejo, niso pa le zgodaj razviti znaki odraslega stanja, skoraj le pri zelo diferenciranih hidrozojih (aktinula tubularidov, ličinke trahilinih meduz, sifonule sifonofor z larvalnimi plavalnimi zvonovi).

Pri skifozojih poznamo le planulo, torej je pri njej ostalo. Ponekod, n. pr. pri lucernaridih, kaže planula celo znake regresivnega razvoja, ker ne gre več v plankton in nima cilij, entoderm pa ima obliko ene vrste vakuoliziranih celic. Seveda je povsem napačno imeti, kakor se pogostoma še danes sliši, skifistomo za nekako ličinko skifomeduze. Skifistoma je prvotna in prej glavna polipoidna generacija, ki sekundarno zapada, vsaj pri večini recentnih skifozojih, re-

gresivnemu razvoju in je tako pogostoma iz ontogeneze sploh črtana (hipogenetski razvoj višjih skifomeduz); pri metagenetskih skifozojih pa je vlogo ličinke višje stopnje prevzela meduzoidna forma, t. j. efira z lastnimi larvalnimi znaki, tako da pride v poteku razvoja skifomeduze do neke vrste metamorfoze, spojene z odpravljanjem teh larvalnih znakov in pojavljanjem znakov odraslega stanja.

V krogu antozojev so v vsakem primeru kormijski oktokoralji obdržali institucijo tipične planule, ki se razvija direktno iz masivne morule z delaminacijo (ev. ob sincicialnem značaju embrionalnih plasti) in lahko pridobi še gastralno votlino, ne pa ustne odprtine in žrela. Nadaljevanje razvoja sledi šele po prehodu v bentos. Pri heksakoraljih je prevladala tendenca po podaljšanju planktonske faze ontogenetskega razvoja s posledico, da se na eni strani začnejo že v planktonski fazi razvijati organi odraslega stanja, na drugi pa se pridobivajo novi larvalni znaki. S tem je večinoma zelo skrajšano stanje tipične planule kot posebne faze ontogeneze, ne da bi v večini znanih primerov prišlo do znatnejšega razvoja novih larvalnih znakov in da bi bila potrebna nekaka metamorfoza. Center peristoma se praviloma zgodaj pogrezne, tvorec žrelo; takoj se začne stena črevesa po dolgem gubati in po določenem vrstnem redu nastajajo mezenteriji in obenem tudi pravi tentakuli. Tako je zlasti pri veliki skupini madreporarijev. Pri aktinijah zadobe v nekaterih primerih ličinke na aboralnem koncu poleg šopka daljših cilij nekaj čutni in živčni center, kar je verjetno starinski znak, ki se je pri bolj modificiranih ličinkah izgubil. V specialnih primerih se tvorba tentakulov zakasni, ali pa se na aboralnem koncu razvija z invaginacijo stenke telesa plavalna naprava, ki omogoča stalno življenje v planktonu (Minyadae), ne da bi prišlo do razvoja kakšnih meduznih znakov. Nekatere ličinke aktinij (n. pr. *Peachia*) se nagibajo k ektoparazitizmu in se z usti prisesejo za subumbrelo večjih hidromeduz.

Razvoj antipatarijev je žal še popolnoma neraziskan. Pri ceriantidih in zoantidih se je najbolj uveljavila tendenca po podaljšanju planktonske faze v ontogenezi. Zelo zanimiva je cerinula pri ceriantidih, t. j. planktonska ličinka višje

stopnje z določenimi znaki odraslega stanja ob ohranitvi zelo verjetno starih filetskih potez: faza s štirimi tentakuli in šestimi mezenteriji ob zelo izraziti bilateralni simetriji. Nagnjenje k podaljšanju planktonske faze lahko dovede do dosege spolne zrelosti v planktonu (*Dactylactis benedeni*) ob znatni velikosti telesa.

Pri zoantarijah žal ne poznamo prve faze ontogenetskega razvoja, pač pa že dolgo njih karakteristične planktonske ličinke, znane pod imenom Semperove ličinke. Le-te so posebno zanimive, ker kažejo kot ličinke višje stopnje neko kombinacijo larvalnih znakov in zgodnjih odraslih, torej so pristne ličinke, ki se odlikujejo po specialnih diferenciacijah ciliature (zoantele z ventralnim irizirajočim trakom daljših cilij ob črvasti obliki telesa in zoantine z ozkim vencem daljših cilij, sodčasto obliko telesa in pulzirajočimi gibi plavanja, nekako na način meduz).

S stališča turbelarijske teorije knidarijev je umljivo, da pri skifozojih ni več v ontogenezi pogrezanja centra peristoma in da se kot zadnji sledovi ohranjenih mezenterijev pojavljajo zasnove teniol šele po zasedbi planule in da je pri hidrozojih popolnoma iz ontogeneze črtana tvorba žrela in zasnova mezenterijev. Najizdatnejša pa je modifikacija poznejših stadijev ontogeneze v planktonu pri sifonoforah kot individualiziranih kormov. Zarodek zelo kmalu izgublja karakter osebka (podobno reč najdemo pri presnovodnih briozojih!) in razvija z brstenjem prve sekundarne osebke meduznega značaja kot plavalne naprave; planula pa se le razvija na oralnem koncu v primarnega polipa — gastro-polipa kot zasnovatelja celega korma.

Omembe vredna se mi zdi ugotovitev, da nikjer pri knidarijih ni prišlo do tvorbe meduzne oblike direktno ali primarno iz planule oz. planuloidnega larvalnega stanja. Kjerkoli pride v samem planktonu do razvoja meduzne oblike iz planule, povsod gre za hipogenetske meduze, brez razlike ali se nanaša na skifozoa ali hidrozoa, to pomeni, da je polipno ali primarno stanje sekundarno preskočeno ali črtano in se razvoj meduze vrši kot nadaljevanje ontogeneze od stadija planula naprej ev. z bežnim poudarjanjem polipoidnega stanja (n. pr. pri narkomeduzah). Vmesna ali prehodna

stanja od metagenetskih k hipogenetskim in primerjava neposredno sorodnih oblik nas utrjuje v pravilnosti take ugotovitve.

k) Nespolno razmnoževanje.

Kakor vse ostale (izjem je zelo malo) dolgotrajno sesilne živali, tako se tudi knidariji odlikujejo po splošno razširjenem nespolnem razmnoževanju, ki je prav v vseh treh razredih knidarijev (najmanj pri skifozojih) dovedlo do tvorbe kormov z viškom pri hidrozojih (polimorfni sekundarno individualizirani planktonski kormi sifonofor). Nespolno razmnoževanje se vrši v dveh glavnih oblikah: kot delitev in kot brstenje. Da ima delitev genetski primat pred brstitvijo, ne more biti dvoma, ako upoštevamo izkušnje, dobljene pri protozoidih, in ako pomislimo, da je delitev sploh primarni način razmnoževanja in da je mogoča tudi pri svobodnem načinu življenja. Sicer najdemo brstenje tudi pri svobodno se gibajočih živalih, vendar skoraj brez izjeme pri takšnih, ki izhajajo neposredno od sesilnih prednikov (hidromeđuze, sek. solitarni hidroidi, planktonski tunikati, edini znani sekundarno solitarni briozoon, redki slučaji med kamptozoji). Za izjemo lahko imamo primere med polihetnimi anelidi (*Syllis ramosa* in sorodne vrste), ki živijo v nespolni formi na pol sesilno in se njih način razmnoževanja direktno izvaja iz delitve. Analogne izjeme imamo med sesilnimi tipi, pri katerih ni prišlo do nespolnega razmnoževanja, verjetno zaradi popolne odsotnosti splošne plasticitete, kar je v vzročni zvezi s pomanjkanjem indiferentnih ali embrionalnih celic (le izjemno stalno sesilni rotatoriji, posamezne sesilne vrste med moluski [polži in školjke] in zlasti brahiopodi).

Turbelarijska teorija knidarijev nam prinaša jasnost in nove pravilne poglede tudi glede razmer nespolnega razmnoževanja; obratno nam tudi dejstva s tega področja nudijo dokaze za pravilnost teorije. Prvič je treba ugotoviti, da najdemo v večjem obsegu delitev kot način nespolnega razmnoževanja, ki dovede do tvorbe kormov, le pri antozojih, in sicer pri madreporarijih med njimi, kar je v vzročni zvezi z nepopolnostjo delitve in s popolno sesilnostjo. Prečno popolno delitev dobimo pri nekaterih primarno solitarnih

aktinijah in jo imamo za prvotno izhodišče vseh ostalih, včasih tako raznoličnih načinov nespolnega razmnoževanja. Carlgren je celo mogel opazovati pri vrsti *Gonactinia proliferata* prečno delitev v seriji oblike paratomije. Aktinije so to lastnost podedovale od svojih turbelarijskih prednikov. Ravno med rabdoceli, ki jih smatramo za korenino knidarijev, je nagnjenje k nespolnemu razmnoževanju močno razvito. Iz enostavne ali neposredne prečne delitve, in ta je primarna, ali arhitomije se je pri njih že razvila paratomija s predčasno tvorbo notranjih organov in mej med osebki. Od paratomije plastične in zelo regenerabilne svobodno premikajoče se živali do brstenja sesilne živali je le majhen korak. Paratomija nekaterih rabdocelov je tako blizu brstenja, da jo je izvrstni poznavalec turbelarijev v. Graff imel prvotno za brstenje.

Pri knidarijih se je iz paratomije, prevzete od turbelarijskih prednikov, na eni strani razvila strobilacija kot neka oblika prečne brstitve, z neznatnim obsegom pri antozojih (fungidi), medtem ko se je bohotno razvila med skifozoji, in sicer v posebni obliki, tako da se oddeljujoči se distalni produkt prečne delitve, že skoraj prečnega brstenja, razvija v planktonsko obliko, v skifomeduzo, ki obenem prevzame spolno funkcijo: tako je prišlo do metageneze. Da se efira pod posebnimi pogoji lahko preobrazi v skifopolipa, sem že prej omenil (Thiel, 104). Strobilacija kot posebno diferencirana prečna delitev ni izključila tudi razvoja brstenja, ki so ga skifozoji naknadno skoraj povsem opustili, kakor so po večini opustili celo prvotno polipno generacijo. Zanimivo inačico imamo pri lucernaridih, ki jih je treba smatrati kot produkt sekundarnega opuščanja prečne delitve monodiskne strobile ob ohranitvi diferenciacije distalne polovice v meduzoidno formo tako, da imamo sedaj v lucernariji kombinacijo polipa (bazalni delež) in meduze (distalni delež). Analogna reč se je večkrat zgodila pri brstečih hidrozojih, da so namreč meduze kot spolne persone korma opustile oddelitev od korma in postale sesilne. Torej je lucernarija prav za prav zlitina ali kombinacija dveh hčerskih osebkov, polipoidnega in meduzoidnega.

Že pri samih solitarnih aktinijah je šel razvoj v pogledu nespolnega razmnoževanja tudi v drugo smer: na bazalnem koncu aktinij se vrši nekaka bočna paratomija ob razvoju organov pred samo oddelitvijo [prim. primer, opisan večkrat za aktinijo *Actinoloba dianthus*, zadnjič od Weila (107), in za neke druge vrste], ki se ji pravi laceracija, gre pa že za proces, ki mu z enako pravico lahko pravimo bočno brstenje. Tak brst se pri aktinijah, četudi počasi se premikajočih, končno povsem oddeli od materinega osebka. Ob opustitvi naknadnega oddeljevanja pa se je med antozoji, ki so popolnoma sesilni, splošno razširilo bočno brstenje in s tem tvorba kormov, najprej uniformnih (produkti brstitve ostanejo enake oblike kakor matični osebek), potem tudi polimorfni, t. j. ob diferenciaciji produktov brstenja v različne oblike, bodisi le polipoidne, in to le pri hidrozoidih tudi sekundarno oddeljujočih se in v planktonu živečih meduzoidnih oblik. Večina madreporarij, vsi oktaktinariji, antipatariji in, kakor se zdi, primarno vsi zoantariji so postali kormijski preko brstenja in isto velja tudi primarno za vse hidrozoe, kar ustreza njih položaju na vrhu sistema knidarijev, ne pa na bazi, kamor so jih do sedaj dajali. Za skifozoe smo že omenili, da je pri njih brstenje do skrajne meje reducirano v prid strobilaciji v zvezi z redukcijo polipne oblike sploh.

Moramo pa računati tudi z dejstvom sekundarne delitve, ki se izvaja iz brstenja, oziroma je v vzročni zvezi s sekundarno solitarnostjo bodisi zaradi opustitve brstenja sploh ali zaradi sekundarnega oddeljevanja brstov, kakršno vidimo pri hidrozoidih glede svobodnih hidromeduz, ki so sicer produkt brstenja, prvotno pa ne ostajajo v zvezi z matičnim kormom. Pri hidri se n. pr. tudi polipni brsti naknadno oddeljujejo od matičnega osebka. Zelo aberantna *Protohydra* pa se sekundarno namesto z brstenjem množi nespolno s prečno delitvijo (enako *Polypodium* in še neke druge vrste).

Zdaj razumemo tudi sicer nerazumljivo dejstvo, da se skifomeduze kot produkti prečne delitve (strobilacije) nikdar ne množijo nespolno z brstenjem, da pa delajo to nekatere

vrste izmed hidromeduz; to zato, ker so same nastale prvotno z brstenjem in so to lastnost deloma ohranile.

Ni povsem izključeno, da se iz brstenja pod določenimi pogoji zopet razvija ev. vzdolžna delitev. S to možnostjo je zlasti treba računati pri madreporarijih in bo treba pri nadaljnjih raziskovanjih paziti na razlikovanje med primarno in sekundarno delitvijo.

Ker izvajamo brstenje iz paratomne delitve, je razumljiva soudeležba celic vseh telesnih plasti pri tvorbi brsta (tipično brstenje). Kot produkt specializacije pa se lahko zarodek brsta formira iz omejene skupine celic ali iz celic ene same telesne plasti (atipično brstenje). To zadnje pa najdemo le pri hidrozojih, in sicer pri najbolj izvedenih, kakor je hidra (Hadži, 45), ali pri hidromeduzah tipa *Lizzia* (Margelidae) po Chunu (18) in drugih avtorjih. To pa nima nič opraviti s spolno ploditvijo, kakor je mislil Braem (6; dozdevna »blastogonija«); edino, kar je skupno obema procesoma, je dejstvo, da se i praspolne celice i gemiparne celice rekrutirajo iz vrst t. i. intersticialnih ali nediferenciranih celic, ki pa predstavljajo ostanek mezodermnega parenhima.

V zvezi z nespolno množitvijo knidarijev izhaja kot samoumevno naslednje razmerje med polipno in meduzno obliko: primat ima polipna oblika, ker jo turbelarijska teorija izvaja direktno iz črvastega turbelarijskega prednika, ki se je s svojim repnim koncem pritrdil za podlago; meduzna oblika je sekundarna, izvedena iz polipne v zvezi z nespolnim razmnoževanjem, in sicer je prvič nastala meduzna oblika tipa skifomeduze na osnovi prečne delitve skifopolipa, drugič pa se je povsem neodvisno od prejšnjega izoblikovala meduza hidrozojskega tipa, torej hidromeduza na osnovi brstenja hidropolipov. Obakrat se je meduzna oblika razvila iz produktov nespolnega razmnoževanja zbog popolne oddelitve od matičnega osebka ob prilagoditvi na planktonski način življenja in ob prevzemu spolne funkcije; tako se je razvila metageneza. Pri antozojih iz nam neznanih razlogov ni prišlo do tvorbe meduzne oblike, pač pa najdemo rudimente (ali orimente?) take oblike pri fungidih. Za le-te lahko domnevamo, da je razvoj masivnega skeleta

oviral progresivni razvoj v smeri meduzacije produktov prečne delitve. Podobno kakor nekaj hidroidov, sekundarno solitariziranih ali vsaj individualiziranih (n. pr. *Pelagohydra*), je tudi nekaj antopolipov prešlo v plankton. Vendar po tej poti ni prišlo do tvorbe meduzne oblike; morda so ti prehodi mlajšega datuma.

Tudi brez ozira na turbelarijsko teorijo knidarijev je večina knidariologov stala na stališču, da so polipi primarni, meduze sekundarne. Od časov Böhma (1878) pa do Moserjeve v sedanjem času so posamezniki skušali zastopati nasprotno stališče: v korist primata meduzne oblike. Dejstvo ekologije (primat bentosa nad planktonom), komparativne anatomije in ontogenetike in sedaj še nova filogenetska teorija dokazujejo primat polipne oblike. Antomeduze in zlasti sifonoforske stojijo na vrhu razvojne vrste: praturbelariji — antozoji — skifozoji — hidrozoji in ne na njihovem korenu. Planktonska sifonula, kot ličinka sekundarno individualiziranega hidrozojskega korma polimorfne sestave, je najbolj modificirana ontogenetska tvorba. Zato je meduzomna teorija gospe Moserjeve popolnoma zgrešena in je treba vsako diskusijo o njej zaključiti.

Mimogrede bodi omenjeno, da imamo s stališča naše turbelarijske teorije za ravno tako zgrešene misli R. Weila (109) o primitivnosti narkomeduz, zaradi tega, ker imajo le eno obliko knid (monoknidom) in ker so njih knide (monocnidom d'atriché) podobne knidom pri knidosporidijih. Nasprotno temu mnenju so narkomeduze izredno specializirana skupina hidrozojev, sekundarno hipogenetska. Pri tem je pa lahko knidom poenostavljen, kar je gotovo v vzročni zvezi z načinom pridobivanja hrane. Slučajna podobnost knidne oblike narkomeduz in knidosporidij pa nikakor ne dokazuje neke ožje genetske zveze med tema tako narazen stoječima skupinama. Hartmann je v pripombi k referatu o delu Weila v »Fortschritte der Zoologie« za 1. 1938. že zavrnil Weilovo tezo kot skrajno neverjetno, in sicer že z ozirom na povsem različne dogodke pri spolnem razmnoževanju in je zelo pravilno postavil sličnost knidomov na račun konvergence.

1) Simbioza z avtotrofnimi protisti.

V filogenetiki se ne redko izkoriščajo tudi biološki pojavi s področja obveznega in specializiranega sožitja različnih vrst živali, da bi se določilo skupno poreklo živalskih skupin. Največkrat gre za redni parazitizem, redkeje za pristno simbiozo. V našem primeru imamo opravka z nagnjenjem k intracelularni simbiozi knidarijev oziroma turbelarijev z avtotrofnimi protisti ali algami, znanimi pod sistematsko indiferentnimi imeni zooksantele (*Zooxanthella nutricula*, baje kriptomonadina) in zoohlorela (*Chlorella vulgaris* iz reda *Proteococcales*). Ne da bi hoteli sedaj tukaj načenjati celotnega problema tega sicer zelo zanimivega biološkega fenomena, s katerim sem se pečal v svoji prvi publikaciji pred malodane štiridesetimi leti (Hadži, 41), bodi dovolj, ako poudarim golo dejstvo, da obstoji povsem enakovrstna intracelularna simbioza zooksantel in zoohlorel na eni strani s turbelariji, na drugi s knidariji. Med knidariji, zlasti med madreporariji je ta simbioza zelo razširjena in ima tudi veliko ekološko vlogo, kar je v očitni vzročni zvezi z njihovim sedentarnim načinom življenja. Obveznost same simbioze je poudarjena s tem, da je poskrbljeno za njeno nadaljevanje tako, da se že sama jajca s simbionti inficirajo, oziroma da se ti aktivno precepijo na jajčeca.

Samo dejstvo obstoja take simbioze v obeh živalskih skupinah še ni strikten dokaz njunih sorodstvenih odnosov, ker se mora računati z možnostjo, da sta obe skupini vsaka zase neodvisno stopili v takšno simbiotsko razmerje. Možno bi tudi bilo, da sta obe skupini podedovali takšno nagnjenje od njunih skupnih prednikov. V resnici najdemo že enako simbiozo pri protozojih. Vendar se mi zdi dopustno smatrati obstoj enakovrstne intracelularne simbioze med zooksantelami in zoohlorelami pri turbelarijih, in sicer ravno pri njih nižjih tipih, in pa pri knidarijih, zlasti pri primarnem tipu med njimi, t. j. antozojih, za enega izmed tako številnih indicijev za turbelarijsko poreklo knidarijev. Bolj podrobna primerjava te simbioze pri obeh skupinah bo morda v bližnji bodočnosti dovedla do tega, da se bo indicij izcimil v dokaz. Značilno je vsekakor, da je pri knidarijih

dosežena višja stopnja same organizacije simbioze s tem, da je uvedena institucija prenosa že na sama jajčeca in je na ta način najboljše zagotovljena kontinuiteta simbioze, podobno kakor pri insektih glede njihove simbioze z gljivicami in bakterijami. Omeniti je treba tudi dejstvo, da najvišji turbelariji niti nimajo več simbioze z algami, temveč le acelni, rabdocelni in aleocelni. Zooksantele vsebuje morski rabdocel *Promesostomum murmanicum* Graff, in sicer v celicah črevesa in pa morski aleocel *Enterostomum zooxanthella* Graff. Pri vrstah presne vode najdemo vedno le zoohlorele. Po Graffu (36, str. 1943) je mogoče, da so alge že v brazdajočem se embriju vrste *Polychoerus caudatus* Mark.

9. Najvažnejše posledice turbelarijske teorije

a) Poreklo evmetazojev (polienergidna hipoteza).

S postavitvijo turbelarijske teorije knidarijev je odpravljena Haecklova teorija in vse druge njej podobne o primitivnosti knidarijev in zlasti hidrozojev med njimi; s tem se odpira problem izvajanja oz. porekla evmetazojev sploh. Za nas je nedvomno, da so med recentnimi evmetazoji najbolj primitivni acelni turbelariji, torej izvirajo vsi turbelariji iz praoblik tipa acelnih turbelarijev. Iz le-teh so se postopoma razvili rabdocelni turbelariji, iz rabdocelnih na eni strani sesilni knidariji, in sicer najprej tipa antozojev, na drugi strani pa višji turbelariji, in sicer vsaj v treh vejah: ena je polikladna, iz katere so se razvili preko neoteničnih planktonskih ličink ktenofore, druga je trikladna in tretja temnocefalska, ki je ektoparazitska. Turbelarijsko deblo pa je izhodišče ne le za nadaljnje stranske veje rodoslovnega drevesa evmetazojev (parazitski skupini trematodov in cestodov), ampak tudi glavnega razvojnega debla, verjetno s posredovanjem nemertinskega tipa, ali pa vsaj nekega temu blizu stoječega, iz katerega so se na eni strani razvili moluski, na drugi strani poleg različnih tipov amernih črvov pa polimerni črvi. Že doslej so turbelariji imeli poseben pomen za filogenetiko evmetozov, sedaj jim pa turbelarijska teorija še bolj dviga važnost.

Odklonili smo teorijo o blastiji in gastreji v zvezi z naziranjem, da sta blastula in gastrula zgolj tvorbi ontogenetske tehnike, nastali prvotno pod vplivom prilagoditve zgodnjih ontogenetskih stadijev na svobodni planktonski način življenja. S tem smo obenem odklonili tudi tezo, da bi turbelarije kot začetno skupino evmetazojev izvajali iz nekakšnih hipotetskih gastreadov. Najboljši poznavalec turbelarijev v. Graff se je nagibal k tezi, da je treba tur-

belarije izvajati iz planuli podobnega prednika, in tudi mlajši nadaljevalci njegovega dela na področju turbelarijev poleg vse rezerviranosti ne odklanjajo v. Graffove teze, po kateri bi iz planuloidnega organizma postali na eni strani knidariji, na drugi pa turbelariji acelnega tipa. Kakor sem že prej omenil, Bresslau pravilno misli, da je treba z definitivno sodbo počakati do razjasnitve vprašanja o poreklu knidarijev. In ta moment je sedaj nastopil. Za nas planula kot filogenetska oblika ne prihaja v poštev. Planula je specifična planktonska larva knidarijev in je turbelariji kot take sploh nimajo, torej ni planula niti obema skupinama skupna larva. Predniki turbelarijev ne morejo biti planktonski organizmi, temveč le bentonski.

Ker sem v prvi vrsti knidariolog, bi se lahko zadovoljil s tem, da sem ugotovil poreklo knidarijev, in bi lahko prepustil turbelariologom, naj rešujejo problem porekla turbelarijev in s tem vseh evmetazojev. S tem se pa načenja veliko in zelo pomembno vprašanje o genetski zvezi evmetazojev s protozojskimi predniki. To pa je vprašanje, ki ravno tako zanima knidariologa kakor turbelariologa. Sploh si mora vsak zoolog ustvariti čim bolj verjetno in z dejstvi podprto sliko o prehodu stanja protozojske organizacije živali k metazojski.

Načelno sta mogoča dva načina nastanka metazojev iz protozojev in oba načina sta že bila v literaturi obravnavana. Eden, ki ga zastopa večina zoologov, izvaja metazoje iz kormov ali kolonij protozojev, in drugi, le sporadično zastopan, jemlje kot vez med tipičnimi mononuklearnimi protozoji (samostojnimi celicami) in iz velikega števila različnih celic sestavljenimi metazoji neko vmesno polienergidno stanje* ali, kakor se navadno imenuje, sincicialno (medtem ko bi plazmodiji, v aktualnem stanju enak sinci-

* Pojem polienergidnega stanja (sc. celic) izvira od botanika Sachsa in je bolj fiziološkega značaja, se nanaša na organizirane (celice) z več jedri v nerazdeljeni citoplasmatski masi; pod energido pa je misliti posamezno jedro z delom okoli njega nahajajoče se citoplazme, ki ga jedro fiziološko obvlada. Hartmann (54) pa jemlje energido popolnoma z morfološkega vidika.

ciju, nastajal sekundarno z združitvijo najprej samostojnih, torej individualiziranih celic).

Prvo pojmovanje bi lahko imenovali teorijo celičnih kormov (navadno se govori o kolonijah, kar je manj precizno, ker gre tukaj za organsko povezane manjše individualne enote v individuum višje stopnje; kolonija pa je lahko tudi manj ali bolj priložnostna oz. od zunanjih pogojev pogojena združitev sicer med seboj neodvisnih osebkov), drugo pa polienergidno teorijo. Pristaši prve teorije se sklicujejo predvsem na dejstva ontogenetike. Ontogenetski razvoj se vedno začneja z distinktnima posameznima celicama: jajčno in semensko, po njih združitvi se, vsaj praviloma, jajčece brazda, t. j. deli naprej v celice — blastomere. Nadalje se pristaši celularne teorije lahko sklicujejo na dejstvo, da je telo metazojev sestavljeno praviloma iz manj ali več ostro omejenih celic, zlasti v epitelijih, in pa na obstoj kolonij in cenobij (pri botaničnih objektih) med protisti. Šolski primer take »kolonije«, v resnici korma, že z začetkom polimorfizma med integriranimi osebki, t. j. celicami je *Volvox*. Kakor se zdi na prvi pogled je teorija celičnih kormov zelo dobro fundirana in stvarno vsesplošno upoštevana. Sama dejstva, na katera se ta teorija sklicuje, stojijo seveda izven dvoma, gre le za to, ali so prav interpretirana in kot premise za sklepanje pravilno uporabljena. Ravno tako imamo neoporečna dejstva, ki govore v prid polienergidni teoriji; mislim celo, da so argumenti polienergidne teorije bolj tehtni in je sama teorija bolj verjetna. Sklicevanje teorije celičnih kormov na ontogenetska dejstva temelje na t. i. biogenetskem osnovnem pravilu, ki pravi, da ontogenetski razvoj praviloma rekapitulira filogenetskega. Če bi v resnici to pravilo ali celo »zakon«, kakor ga radi imenujejo, obveljal, bi bila odločitev zelo enostavna. Že uvodoma sem zavzel svoje kritično stališče nasproti tezi o rekapitulacijskem značaju ontogenetskih dogodkov. Po tem je sicer načelno in v posebnih primerih takšna rekapitulacija mogoča, nikakor pa ni splošna ali prevladujoča v kompliciranem procesu ontogeneze. V poteku filogeneze se spreminja zdaj bolj, zdaj manj, pri enem tipu v večji meri, pri drugem v manjši ne le odraslo stanje,

temveč ves proces nastajanja odraslega stanja, saj brez spremembe ontogenetskega stanja ne bi moglo priti do spremembe odraslega. Spreminja se genski sestav vsakega osebka v vsaki generaciji, ker stoji pod indirektnim vplivom zunanjih pogojev. Že same spolne celice niso nikake primitivne tvorbe, ki bi ostale nespremenjene; same so podvržene spremembam, deloma progresivni diferenciaciji (organeli semenske celice!), deloma pa tudi regresivnim procesom (zguba gibljivosti, organelov). Oboje velja tudi za jajčeca, treba je le pomisliti na determinativni in indeterminativni tip jajčec. Ravno dejstvo, da se mora v vsaki generaciji (nespolno razmnoževanje pustimo v nemar) začeti razvoj osebka iz tako diferenciranih tvorb, kakršne so jajčne in semenske celice, ki se tolikanj razlikujejo od odraslega stanja, nas svari pred napako, da bi v njih in ravno tako v začetnih fazah ontogeneze, t. j. v brazdanju in zasnovanju t. i. embrionalnih ali zarodkovih listov, videli nekako repeticijo morfogeneze, kakršna je nekdanj bila. Ontogenetski proces nujno potrebuje svojsko tehniko embriogeneze in si jo je tudi pridobil. Ohranitev prvotnega načina razvoja smemo pričakovati le v izjemnih, za to zelo ugodnih primerih pri najnižjih tipih metazojev. K drugemu argumentu teorije celičnih kormov, ki ga nudi celično stanje odraslih metazojev, pa je treba pripomniti, da to stanje ni splošno, da so neka tkiva, ki trdovratno ohranjujejo »sincicialno« stanje do najvišjih tipov in, kar ni manj pomembno, da se tako celularno stanje more prav tako dobro interpretirati kot sekundarno stanje, nastalo na podlagi prvotno polienergidnega.

Protozojskim kormom na način volvoksa — z enako pravico jim porečemo, da so protofitski — pa stojijo ob boku polienergidne tvorbe (ne plazmodiji!) med pravimi protozoji (polimastigini flagelati tipa *Calonympha*, *Opalina*, *Cnidosporidia* nekateri dinoflagelati, n. pr. *Polykrykos*). Lahko zastopamo mnenje, da Ciliati niso enostavna enocelična (prim. L. Geitler, 31, str. 164.), temveč zelo diferencirana polienergidna bitja (ne pluricelularna!), pri katerih bi le mikronuklei ustrezali gametski energidi, makronuklei pa večjemu številu naknadno v en kompleks pove-

zanih somatskih energid (poliploidno stanje makronukleja). V tem smislu bi imeli med protisti sledeči progresivni razvoj: 1. monoenergidni protist z enim samim enostavnim jedrom, 2. monoenergidni protist, toda v poliploidnem stanju, 3. polienergidni protist z večjim številom ločenih ali deloma poliploidnih jeder in 4. stopnja: polienergidno stanje s tendenco k ločitvi posameznih energid, t. j. jeder z delom citoplazme okrog jedra, ki ga jedro obvlada; ta proces pomeni že celulacijo in s tem prehod od protozojskega k metazojskemu stanju. Potemtakem bi bilo celularno stanje metazojev nekaj drugotnega, izvedenega iz polienergidnega stanja in protisti (ne le protozoi) sploh ne bi bili unicelarna, temveč po večini monoenergidna bitja. Veliko je število zoologov, ki ne smatrajo osebkov protistov za samostojne celice, katerim bi bile celice metazojev enakovredne. V tem smislu je razumeti n. pr. imenovanje protistov za neceličnjake po Dobellu. Osebkki protistov so veliko več kot samostojne celice, so pristne individualitete ali celote (Ganzheiten), to pa somatske celice metazojev niso. Gameti so najbrž svojevrstna tvorba, po svojem izvoru starejša, kakor so pristne celice, in so se razvili kot posledica dvojne seksualne diferenciacije energidov, torej niso le enostavni monoenergidi in ne enostavne celice.

Vsaj po mojih mislih bi storili podobno napako, kakor so jo storili avtorji, ki izključujejo možnost razvoja metazojev preko polienergidnega stanja (n. pr. Naef, 89), ako bi vztrajali pri polienergidni teoriji kot edino možni in uresničeni. Ni nemogoče, da se je znameniti in usodepolni prehod iz protističnega stanja v mnogocelično vršil oziroma poskusil večkrat in ne vedno na isti način. Z drugimi besedami, moramo pripustiti tudi še dve nadaljnji možnosti, namreč da je bodisi iz plazmodija po naknadnem zedinjenju večjega števila monoenergidnih bitij prišlo do tvorbe individualitete višje stopnje (Myxosporidia) ali pa da je le-ta nastala iz protističnih cenobijev oz. kormov (Volvocales). Izmed metazojev je zlasti za spužve mogoče, da so se razvile iz protozojskih kormov. Na tej osnovi bi bilo razumljivo, zakaj je pri njih v nasprotju z evmetazoi zaostala organska enotnost na tako nizki stopnji in zakaj spužve

nimajo ne pravih tkiv ne pravih organov; nekaj pa je vse-
kakor treba pripisati njihovem sesilnemu načinu življenja
in načinu prehranjevanja (mikrofagija preko kanalarne-
ga sistema). Še bolj verjetno se je razvoj mnogoceličnega sta-
nja z individualizacijo kormov (cenobij) protistov vršil pri
rastlinah. Tukaj se zdi, da gre v resnici za pristne celice,
ki so se že kot diferencirane enote, vsaka s celično mrenico
(po Enriquesu, 26, bi to bile mirujoče, encistirane celice)
naknadno zedinile v individualne enote višje stopnje s pre-
hodnim kormijskim stanjem.

Predaleč od moje prvotne teme bi me odvedlo, če bi se
hotel ozreti na vse mogoče že izvršene poskuse, izvajati
metazoje bodisi direktno iz rastlin (alg), kakor jih je izvajal
V. Franz (29), bodisi iz različnih tipov protistov ali tudi
še protozoev samih; od teh poskusov je najzanimivejši
Mezov (87, str. 24), ki proglašča flagelate za »konstant ge-
wordene ‚Larvenstadien‘ von Algen«, torej bi bile živali
nastale iz metafitov (alg) z neotenijo njihovih z bički plava-
jočih blodilic. Omejiti se hočemo na to, da podčrtamo dej-
stva, ki pričajo v prid poliennergidni teoriji o nastanku iz-
hodiščne oblike za evmetazoje, t. j. praturbelarije.

Že brez ozira na dejstva, ki jih bomo niže navedli, torej
s čisto teoretskega stališča nam nudi poliennergidna teorija
neke ne ravno neznatne prednosti pred teorijo o celičnih
kormih, ker poliennergidno stanje 1) omogoča, da doseže
protistični osebek večji telesni obseg še pred izvedbo celula-
cije ali parcelacije celote; 2) ohranjuje in kontinuirajo abso-
lutno enotnost osebkov in ozko medsebojno povezanost vseh
sestavnih delov nove celote (primarnost kontinuitete nekih
vezočih tkiv) brez ozira na večanje obsega individua; 3) omo-
goča direktni prenos organelov, in sicer kot delov celote, ne
pa posameznih socializiranih celic iz monoenergidnega stanja
v mnogocelično, in sicer tudi takšnih, ki so le po enkrat za-
stopani, n. pr. emunktorij protistov ali utripajoča vakuola,
ektoplazmatska plast z vsemi diferenciacijami vred, kakor
n. pr. bički, migetalkami, fibrilami, formiranimi sekreti, pre-
hajajočimi v kožo, prehod entoplazme v prebavni sincicij,
citostome v ustno odprtino itd.); 4) končno je prenos seksu-

alne faze in ontogenetske morfogeneze laže umljiv na podlagi polienergidne teorije.

Sicer pa je gotovo, da je tudi s postopno integracijo prvotno manj ali bolj samostojnih delov (celic osebkov) v individualiteto višje stopnje prehod mogoč. Imamo celo nedvomne primere za tak prehod med samimi pluricelularnimi živalmi. To so metazojski, individualizirani kormi (»kolonije«) z doseženim viškom pri sifonoforah. Vendar zostaja stopnja takšne celovitosti v znatni meri za stopnjo, doseženo pri navadnih evmetazojskih osebkih. Spužve, glede katerih sem že izrazil domnevo, da so morda nastale iz protozojskih kormov, bi bile primer manj razvite celotnosti, in sicer velja to enako za njih osebke in korme.

Sicer ni med kormijsko teorijo in polienergidno tako velike razlike, kakor se morda na prvi pogled zdi. Treba se je spomniti le na dejstvo, da nastajajo protistični kormi primarno z delitvijo celice začetnice (matice) in njih potomcev, ne da bi se le-ti razšli, torej ostanejo v stalnem medsebojnem kontaktu ali celo v ožji protoplazmatski zvezi (prav za prav so samo to pristni kormi, drugače so kolonije) z ohranjenjo živo kontinuiteto (plazmodezmoze, plazmatski mostički). Včasih bo naknadno na odraslem stanju težko ali celo nemogoče ugotoviti, ali gre za nadaljevanje polienergidnega stanja ali za sekundarno ustvarjeni sincicij. Tudi v zgodnjih ontogenetskih stadijih so včasih razmere take, da se je težko odločiti, ali je neko stanje imeti za primarno polienergidno ali za sekundarno, izhajajoče iz celularnega, ko le navzočnost mase rumenjaka preprečuje normalno brazdanje (pristno superficialno brazdanje). Vendar nam za odločitev lahko služi kot smernica dejstvo, ali tista partija zarodka vztraja tudi po izčrpanju zaloge rumenjaka v polienergidnem stanju kot t. i. plazmodij ali preide kmalu v celulacijo, t. j. do naknadnega formiranja ločenih celic.

V ontogenezah lahko pričakujemo vsaj delni razvoj preko polienergidnega stanja le pri primitivnih oblikah nižjih, ne preveč specializiranih tipov, torej nikakor ne pri takšnih, kakršni so n. pr. nematodi ali rotatoriji (Harmsov stabilni tip). Zlasti velja to za organe oz. za tkiva, ki so tudi pri odraslih najdlje vztrajali v polienergidnem stanju

(n. pr. parenhim). Pri bolj razvitih tipih se celulacija, dosežena na odraslem stanju, v poteku filogeneze predstavlja vedno bolj v zgodnja stanja ontogeneze, dokler ne obvlada celulacija končno ves razvoj osebkov. Računati je treba tudi še z dejstvom, da mehanizem osebnega razvoja sam po sebi pospešuje celulacijo (blastomerizacija). Torej ne smemo v načinu brazdanja iskati kar tako rekapitulacije procesa razvoja mnogoceličnega stanja iz enoceličnega.

V korist polienergidne teorije evmetazojev in s tem turbelarijev govore dejstva pogostih sincicialnih stanj tkiv in organov, zlasti pri najnižje organiziranih turbelarijih, pri acelih. Na osnovi kormijske teorije bi morali pričakovati ravno nasprotno: na najnižji stopnji organizacije najbolj razvito celulacijo. V svojem referatu (Fortschritte d. Zoologie, 2. 1936., str. 52/53) o delu An der Lana (81), v katerem se obravnava cela vrsta novih organizacijskih tipov turbelarijev, se izraža Reisinger takole: »Bezeichnend für die Organisation dieser Würmer ist die weitgehende Tendenz zu syncytialem Gewebsbau, die sich besonders deutlich in der Ausbildung der Haut auswirkt. Die bewimperte Deckschicht derselben geht meist ganz allmählich in das Plasma des Hautmuskelschlauchs und Randparenchyms über.« Tudi Reisinger ne odklanja takega mnenja, svari le pred posplošitvijo glede na dejstvo, da vlada ravno v ontogenezah acelnih turbelarijev, kolikor jih že poznamo, totalna segmentacija jajčec (»normale Blastomerenbildung«); to pa po vsem, kar smo prej ugotovili, ni posebno močan argument proti polienergidni teoriji, in prav tako tudi ne dejstvo, da prehaja pri nekaterih vrstah (*Parahaplo-discus ruber*) sincicialni pokrovni sloj v celični kožni epitel. Tudi v ontogenezah turbelarijev imajo polienergidna stanja (sinciciji) veliko vlogo, četudi se pogostoma javlja šele po izvršenem brazdanju (n. pr. *Fecampia*); to pa po rečenem nikakor ne zmanjšuje značaja samega procesa.

Značilno je, da se med knidariji najbolj nagibajo k polienergidnim tvorbam (sincicijem) ravno antozoji, ustrezno turbelarijski teoriji knidarijev, in sicer ne le v odraslem stanju (zlasti pri oktaktinarijih), temveč tudi v ontogenezi.

Moruloidna zgodnja stanja, pogosti slučaji sincicialnega stanja entoderma in način tvorbe parenhima (mezoderma) pri antozojih, vse to se da lepo doumeti s stališča polienergidne teorije. Saj so vsi trije telesni sloji ob prehodu iz stopnje polienergidnega protozoona k praturbelariju nastali na mestu po že izvršeni diferenciaciji treh plasti prej enotne citoplazme s porazdelitvijo »energid«, t. j. jeder, po Hartmannovem (54) pojmovanju energid bolj kot morfoloških kakor fizioloških enot (Sachsovo prvotno pojmovanje). Od tod izvira tako ozka povezanost zunanjega dela parenhima s kožo in njegove globlje plasti s črevesom. Na tej podlagi bo treba revidirati celotni nauk o mezodermu evmetazojev, ki je še vedno poln nasprotij in neenotnosti.

Če zdaj obrnemo smer naše pozornosti proti dozdevnemu izhodišču turbelarijske razvojne linije, pridemo nujno do protozojev. Ker je koža turbelarijev migetalčasta, pridejo a priori kot njihovi predniki v poštev le protozojski tipi z undulipodiji. Najprej bi gotovo pomislili lahko na ciliate (infuzorije), že zaradi posesti migetalk. V resnici kaže primerjava acelnih turbelarijev z infuzoriji marsikako značilno podobnost. Tako primerjavo so različni avtorji že večkrat izvršili od časov A. Agassiza (1) dalje; zlasti se je v novjšem času s tem pečal Gelei (33) in njegovi učenci, vendar ne da bi pomišljal na realne genetske zveze med obema tipoma. Ciliarni aparat s fino zgradbo ektoplazme, trihociste (v izjemnem primeru celo knide), citofarinks, prebavljajoča endoplazma (analogon parenhima), ekskrecijski sistem in drugo, vse to se lahko navede kot *tertium comparationis* in kot dokaz tudi resnične sorodnosti med infuzoriji in turbelariji. Le nuklearne razmere so pri infuzorijih svojevrstne. Kakor že omenjeno, ne gre tukaj za monoenergidno, temveč za zelo specializirano polienergidno stanje. Iz tega lahko sklepamo, da recentni infuzoriji kot taki ne pridejo v poštev kot direktni ascendenti praezmetazojev. Zato je treba obrniti pozornost na še bolj primitivne, pa vendar polienergidne oblike flagelatnega tipa s tendenco po razmnožitvi bičevega aparata (kinetid francoskih avtorjev ali akariomastigonti). Nekaj takšnih oblik najdemo celo med recentnimi flagelati (dinoflagelati in zlasti polimastigini);

sem spada tudi nekoliko aberatna opalina, ki jo nekateri imajo za infuzorija, drugi pa za polienergidnega in polimastigidnega flagelata. Calonymphidae in Opalinidae so parazitske oblike in kot take specializirane in gotovo spremenjene nasproti svojim svobodno živečim prednikom, vendar nam kot njih neposredni sorodniki dovoljujejo konstrukcijo neke bolj indiferentne polienergidne oblike z jedri, ki so porazdeljena ob površni, kožni plasti citoplazme in so opremljena s trihocistami ali podobnimi tvorbami in številnimi kinetidi; druga jedra so porazdeljena po notranjosti organizma s prebavnim centralnim delom citoplazme in perifernim delom, ki je prežet s številnimi kontraktilnimi in dražljaje prevajajočimi fibrilami. V tej vmesni plasti je tudi še emunktorij, izhajajoč iz kontraktilne vakuole (najbrž ni le eden), in končno je tukaj sedež jeder, iz katerih se formirajo gameti (pri infuzorijih je tvorba ločenih gametov suprimirana in imamo zato le spolna jedra). Po mojih mislih se na ta način zelo zadovoljivo rešuje problem nastanka evmetazojev ob zavesti, da gre zdaj le za hipotezo, ki nam ne le pomaga premostiti na verjeten način zevajoči prepad, ampak nam, kar je bistveno za upravičeno hipotezo, služi v hevristične namene in s tem kot delavna podlaga za bodoča raziskavanja. Zlasti hočem poudariti problem filogeneze ekskrecijskega sistema, pripadajočega tipu protonefridijev, ki se da na osnovi polienergidne teorije zelo zadovoljivo rešiti. Protonefridije torej izvajamo direktno iz emunktorija protozoev tipa utripajoče vakuole, ki kaže pri flagelatih in zlasti pri infuzorijih že visoko stopnjo fiziološke in morfološke diferenciacije. S pomočjo polienergidnosti si lahko predstavimo direktno preobrazbo od cevaste variante »ekskrecijske vakuole« k protonefridiju. Tudi morfogenetska zveza zasnove protonefridija v ontogenezi s kožo (ektodermom) priča za homofilnost obeh tvorb, tu organela, tam organa (invaginacija kože s ciliaturo vred, kakor pri citofarinksu oziroma farinksu turbelarijev).

Na koliko težavo pa trčijo avtorji glede geneze protonefridija ob izvajanju turbelarijev iz ktenofor, najbolj ilustrira po naši misli povsem ponesrečeni poskus Krumbachov (75), ki izvaja protonefridije iz pogreznjenih reber

ktenoforov. V resnici so ktenofori descendentni že visoko stoječih polikladnih turbelarijev in njih rebra predstavljajo v resnici izredno specializirane lokomotorne naprave, ki se pač ob sekundarnem prehodu k bentonskemu, plazečemu načinu življenja reducirajo. Ktenofore nimajo protonefridijev, kakor jih nimajo knidariji in tudi številni drobni, zlasti morski turbelariji, ker so jih sekundarno izgubili. Omenim naj še, da najbolj primitivni protonefridiji pri turbelarijih še nimajo terminalnih organov, ampak so to kanali, enakomerno opremljeni s ciliaturo, kar je očitno posledica invaginacije kože. Pri majhnih morskih vrstah se takšni emunktoriji lahko reducirajo in po potrebi zopet izoblikujejo.

b) Rekonstrukcija filogeneze knidarijev

Na osnovi naše turbelarijske teorije knidarijev in hipoteze o polienergidnem stanju praprednikov evmetazojev bi se dala rekonstruirati filogeneza knidarijev nekako takole: Prvo stopnjo bi predstavljal polienergidni flagelat, torej še protozoon, ves obrasel s pomnoženimi bičnimi aparati, s trihocistami in čutnimi organeli in fibrilami v ektoplazmi in z bolj redko, prebavljajočo endoplazmo, s cestvastim emunktorialnim sistemom v vsaj enem paru, s citostomom blizu zadnjega konca hruškastega telesa; prehranjuje se z organsko, solidno hrano (manjšimi organizmi) in plava svobodno ob rotaciji telesa neposredno nad trdno podlago; jedra so manj ali bolj enakomerno porazdeljena in diferencirana v propagativna in vegetativna; iz propagativnih jeder s partijo obdajajoče citoplazme postajajo spolno diferencirani gameti; nespolno razmnoževanje se vrši z delitvijo; sistemi kontraktilnih, živčno prevajalnih in opornih nitastih elementov so že razviti. Ta stopnja nadomešča nekako v. Graffovo stopnjo planule.

Na drugi stopnji progresivnega razvoja se ob povečanju telesne velikosti izvrši prehod v metazojsko stanje; iz polienergidnega protozoona postane najnižji evmetazoon na ta način, da iz posamezne energide postane manj ali bolj distinktna celica, in sicer se izmed telesnih delov

najprej izvrši ta proces v ektoplazmi, ko se del jeder razvrsti pravilno ob celotnem površju; to je celulacija kože brez ostre meje proti notranjosti. Tudi iz spolnih jeder, najbrž celo prej kakor iz kožnih, postanejo samostojne spolne celice, ležeče med kožo z mišično plastjo in centralno maso. Iz pomnoženih in zmanjšanih bičev postanejo prave migetalke. Ob ustni odprtini in ekskrecijskih porah se pogrezne migetalčasta koža tako, da dobi živalca mišičasto žrelo in migetalčaste protonefridije. Koža je že zelo citološko diferencirana in vsebuje poleg migetalčnih epitelnih celic z mišičnim vlaknom ob bazi še različne žleznice, zlasti takšne s formiranim sekretom, in čutnice več vrst, ki so v plazmatski zvezi z notranjim »sincicijem« ali še polienergidno maso, ki se je diferencirala v dve plasti: centralno, prebavi služečo s prehodnimi, včasih velikimi vakuolami, in v periferno plast, bolj diferencirano, z vezevninsko, mišično, skeletno in prevajalno funkcijo; tukaj je sedež spolnih celic in indiferentnih energid. Taki živali že lahko porečemo, da je acelni turbelarij. Mogoče in celo verjetno je, da je že na tej stopnji razvoja prišlo do delnega prehoda k parazitskemu načinu življenja in da je na ta način nastal tip, ki ga danes poznamo kot *Moruloidea* ali *Planuloidea* (diciemidi in ortonektidi) ter jih večinoma ločimo od metazojev kot *Mesozoa*. Zaradi parazitizma so le-ti deloma zdrknili nazaj na nižjo organizacijsko stopnjo (redukcija prebavila z usti vred in redukcija podkožne plasti), medtem ko je celulacija citološko poenostavljene kože napredovala.

Medtem ko je del praturbelarijev vztrajal na acelni stopnji ob napredni diferenciaciji in delni celulaciji (živčni sistem, čutni in spolni organi) periferne plasti notranjega dela telesa in ob bohotnem razvoju vedno novih podtipov, se je drugi del turbelarijev razvil do višje rabdocelne stopnje ob progresivnem razvoju prebavila, ko je bila izvedena celulacija prebavne polienergidne mase in ustvarjena stalna prebavna votlina. Polienergidno stanje ostane ohranjeno (vsaj pri odraslih) le v delu vmesne plasti, v parenhimu.

Na nekoliko še bolj napredni rabdocelni stopnji, ko se je uveljavila tendenca k razraščanju prebavne cevi v divertikule (razvoj gastrovaskularnega sistema) in izrastke na

površini (tentakuloidi) ob ekološki diferenciaciji v tri tipe: a) v svobodno plavajoči, vretenčasti, ob podlagi lazeči, b) v sploščeni, k pritrditvi za podlago nagnjeni valjasti in c) v sploščeni k parazitizmu nagnjeni tip, je prišlo do razhoda rabdocelnega tipa v različne nove, med njimi do knidarijskega tipa. Selekciji je bilo treba z rešetanjem le izbrati vse že razpoložljive znake, koristne za sedentarni ekološki tip in jih progresivno ojačiti, tiste pa, ki so v novi življenjski legi postali nepotrebni, potlačiti. Nič bistveno novega ni bilo treba, noben izredno velik skok ni bil za to potreben.

Naše izvajanje knidarijev iz rabdoceloidnih turbelarijev je nov, instruktiven primer, kako se je mogel razviti navidezno, če namreč primerjamo skrajna krila razvojnih linij, docela svojevrsten tip iz prej obstoječega po povsem postopnem razvoju, torej z mikroevolucijo, ne da bi bilo treba pritegniti izredne makroevolucijske biološke oz. morfo-genetske dogodke, kakor so proterogeneza, neomorfoza ali makromutacija. V nasprotju z mišljenjem Beuerlena (3) obstoji torej lahko popolna kontinuiteta med navidezno povsem različnimi tipi živali.

c) Sistem knidarijev.

Samo ob sebi je umevno, da mora turbelarijska teorija knidarijev imeti nujne posledice za sistem knidarijev. Nedomaknjena ostane le razdelitev knidarijev v dosedanje tri razrede, medtem ko se, kakor že prej omenjeno, zapovrstni red teh treh razredov obrne. Kot filetsko najstarejši, turbelarijskim prednikom najbližji razred, stoječ na začetku vrste, fungirajo Anthozoa. Od teh so se pozneje ločili in so torej filetsko mlajši Scyphozoa, a najmlajši so in pridejo torej na konec vrste kot 3. razred Hydrozoa, katerih enostavnejša organizacija je posledica regresivnega razvoja zaradi sesilnega načina življenja. Trdno smo prepričani, da nahajamo danes primarno solitarne polipe le pri antozojih, sicer imamo le kormijske in nekaj sekundarno solitarnih oblik. Polipoidna oblika je primarna, meduzoidna pa sekundarna, izvedena iz prve v zvezi s preходом na planktonski

način življenja. Prvič se — vsaj kolikor vemo — javljajo meduze pri skifozojih.

V okviru posameznih razredov knidarijev so potrebne precejšne spremembe. Predaleč bi nas vedlo, ako bi hoteli tukaj v podrobnostih prilagoditi celotni sistem vseh treh knidarijskih razredov novo nastalemu položaju. Omejiti se hočemo le na načrtanje glavnih potez.

Za prvi razred Anthozoa nastane potreba po spremembi zapovrstnega reda obeh podrazredov. Oktaktinariiji, ki so doslej zavzemali prvo mesto, ga ne morejo obdržati več, ker niso najbolj primitivni antozoji in s tem knidariji. Med njimi sploh ni primarno solitarnih oblik, vsi so namreč kormijski. Ustaljeno število tentakulov in mezenterijev ter oblika tentakulov — so namreč perasti — priča, da gre za bolj specializirano skupino. Nadaljnja razdelitev oktaktinarij v manjše sistematske enote nas tukaj ne zanima. Torej moramo v prvi podrazred kljub navzočnosti tudi precej specializiranih podtipov uvrstiti Hexactinarija, ki imajo po večini nefiksirano število primarno nitastih tentakulov in pa mezenterijev, medtem ko so antipatariji z bolj fiksnimi števili specializirana skupina. Na začetek razreda antozojev in s tem vsega knidarijskega sistema pridejo aktinije (Actiniaria), njim se priključijo madreporariji in ceriantariji, medtem ko so zoantariji kakor tudi že omenjeni antipatariji izvedene skupine.

Tudi v okviru skifozojev mora vrstni red posameznih skupin utrpeti precejšno spremembo. Dosedaj so večinoma dajali na začetek razreda lucernarije, ker so jih smatrali kot primitivne oblike, kombinacijo skifopolipa in skifomeduze; skifopolipa pa imajo pogostoma le za nekako neodraslo ali larvalno obliko skifomeduze. To pa je napačno ne le na osnovi turbelarijske teorije, temveč tudi brez ozira nanjo. Na bazo sistema skifozojev morajo priti skifozoji s kormijsko obliko polipne generacije. Še bolj primitivnih skifozojev, kakor bi jih smeli pričakovati, t. j. z le polipno generacijo ob solitarnosti polipov, med recentnimi skifozoji vsaj do sedaj ne poznamo. Polipna generacija tipa *Stephanoscyphus* v kormijskem stanju je med recentnimi oblikami najbolj primitivna. Meduzacija s prečno delitvijo v seriji

(polidiskna strobila) se je zgodaj razvila in povsem obvladala skifozoje. Iz oblik s kormijskimi polipi in polidiskno strobilacijo so se razvile oblike s solitarnimi polipi in s polidiskno strobilizacijo, potem solitarni polipi z monodiskno strobilacijo in iz teh je šel razvoj v dve smeri. Prva smer je bila proti lucernarijam z nedovršeno strobilacijo, tako da je nastala sekundarno bentonska oblika s kombinacijo polipne forme (proksimalni del živali) in meduzne (distalni del); analogen dogodek opazamo pri hidrozojih v sesilizaciji meduzne oblike. Druga razvojna smer je dovedla ravno po nasprotni poti do opustitve primarno bentonske polipne oblike; to so hipogenetske oblike (nekateri skifozoji so samo še fakultativno metagenetski). Spolna funkcija je pri skifozojih prešla skoraj brez izjeme na meduzno obliko, saj je meduzacija v vzročni zvezi s spolno funkcijo; svobodna meduza brez spolne funkcije je nesmisel, ki bi jo bila selekcija takoj črtala.

V okviru hidrozojev je potreba po spremembi zaporednosti podtipov najmanjša. Nesporno je, da ostanejo kakor do sedaj tudi vnaprej hidroidi na začetku razreda. Iz bentonskih kormijskih hidroidov, ki so primarno metagenetski, so se pa razvili sekundarno planktonski sifonofori (morda celo dvakrat ločeno). Iz sekundarno solitariziranih hidroidov so se razvile hipogenetske trahiline meduze (deloma imajo še ohranjeno sicer zelo reducirano polipno generacijo), kakor se je zgodilo pri skifozojih. Torej pridejo trahiline meduze na konec sistema hidrozojev. V obsegu hidroidov bo treba izvršiti radikalnejšo spremembo. Do sedaj so splošno dajali na začetek skupine *Athecata*, imajoč jih za bolj primitivne; po večini so celo prav na začetek postavljali hidride (trdožive), a to dobri poznavalci hidroidov vedno bolj opuščajo. Na osnovi turbelarijske teorije knidarijev, ko izvajamo hidrozoje iz primitivnih kormijskih skifozojev s kutikularnim peridermom, v čigar distalni, najširši del se »hidrant« zaradi zaščite retrahira, je veliko bolj verjetno, da so primitivni hidrozoji (najprej brez meduz) izločali okrog cellega hidranta tja do tentakularnega venca (deloma morda tudi celo ob bazalnem delu tentakulov) peridermno kutikulo. Iz le-te se je ob bazalni partiji hidranta razvila hidroteka

(primerjaj primitivne tekatne forme, kot je *Halecium* in sorodniki). Tako so nastali vedno kormijski tekati. S sekundarno redukcijo periderma na bazalnem delu polipov je bil ustvarjen tip atekatnega hidroida, iz katerega je pozneje v večjih razvojnih linijah prišlo do razvoja sekundarnih solitarnih vrst, med katere gre naš trdoživ presne vode. O tem, kako je nastala hidromeduza iz polipnih bočnih brstov, smo že razpravljali (Hadži)*. Ravno nastanek veluma, za hidromeduzo tako karakterističnega plavalnega organa, je v zvezi z razvojem hidromeduze iz polipovega brsta. Je to primarno »embrionalna« zaščitna naprava, ki je ob spremembi funkcije ostala ohranjena tudi na odrasli živali.

d) Položaj knidarijev v živalskem sistemu.

Izvajanje knidarijev iz turbelarijskega gradbenega tipa ne more ostati brez posledic za presojo njih položaja v sistemu, ali z drugimi besedami, brez spremembe naravnega in na filogenetičnih odnosih posameznih skupin slonečega živalskega sistema. Vsaka sprememba sistema, zlasti večja, ki se nanaša na višje kategorije, je neprijetna, ker vnaša v sistematiko občutek nestalnosti, vendar je nujna posledica napredka našega pozitivnega znanja. Naravni sistem bodi ogledalo sodobnega našega pozitivnega znanja živalske morfologije.

V teoretskem oziru zadostuje, ako na podlagi turbelarijske teorije določimo v sedanjosti ostro omejeno skupino knidarijev kot stransko vejo ali razvojno linijo turbelarijev. S tem je mesto knidarijev na genealoškem drevesu živalstva povsem jasno določeno. Za praktične potrebe pa to ne zadostuje. Moramo najprej določiti taksonomsko stopnjo ali kategorijo sami skupini knidarijev in jo potem dodeliti naslednji višji kategoriji. Končno je potrebno prav za prav trodimenzionalno razporejene skupine, ker samo v tej obliki pridejo do izraza medsebojni genetski odnošaji, nekako konvencionalno vsiliti v linearno vrsto ali zaporednost, ker

* J. Hadži, Ontogeneza i filogeneza hidromeduze. Rad Jugosl. akad., Zagreb 1909. Knj. 179.

moremo vse skupine ustno ali pismeno obravnavati le zavrstjo, drugo za drugo.

Najprej si na kratko oglejmo sedanje stanje sistema in sistemske pozicije knidarijev in njih hierarhijo. Medtem ko srečamo v literaturi velike razlike glede izvajanja knidarijev in glede njih sorodstvenih odnosov do ostalih nižjih metazojev, je naziranje o njihovem prostoru, ki ga zavzemajo v živalskem sistemu, skoraj enotno, in sicer od časov, ko je Leuckart ustvaril kategorijo Coelenterata; to so metazoji organizacijske stopnje, na kateri obstoji le ena enotna telesna votlina — prebavna ali črevesna, in ta vsebuje nekako potencialno, namreč v svojih izrastkih, že tudi sekundarno telesno votlino ali celom. Od tod tudi izraz coelentera (Enterocoelia po Ray Lankestru).

Le nekaj avtorjev sledi zgledu Cuviera, zlasti so to francoski avtorji, in štejejo knidarije v posebno najvišjo kategorijo (embranchement) Radiata (Radiaires) na osnovi radiarno simetrične zgradbe telesa, medtem ko so vsi ostali tipi bilateralno simetrični. V tej skupini so združeni »celenterati« in pa iglokožci (Echinodermata). Za celenterate so se pogostoma uporabljali nazivi kakor zoofiti, fitozoa, deloma celo še dandanes, n. pr. »Pflanzen-tiere« v Krumbachovem velikem najmodernejšem priročniku zoologije. Jasno je, da je skrajni čas, da se vsi ti pojmi in izrazi definitivno opustijo; oni pripadajo zgodovini. Ne le Radiata, temveč tudi nasprotje temu: Bilateria je treba opustiti kot neko sistemske kategorijo, saj so vsi evmetazoji primarno bilateralno simetrični. Le pod vplivom sesilnega načina življenja lahko postanejo različni gradbeni sistemi, zlasti na zunaj bolj ali manj radiarno simetrični.

Tudi kategorijsko antitezo Coelenterata — Coelomata je treba revidirati in, ako ne vzdrži kritike, jo je treba zavreči. Pojem celenteratov v originalnem Leuckartovem pomenu ustreza le tistim avtorjem, ki izvajajo celom iz perifernega dela gastrovaskularnega sistema, t. j. iz divertikulov ali izrastkov črevesne cevi. Tako izvajanje pa je več kot problematično. Razen tega se je skupina celenteratov skrčila celo že pred postankom turbelarijske teorije tako, da vsebuje od prejšnjih treh glavnih tipov: Spon-

giaria, Cnidaria, Ctenophora le knidarije. Zdaj pa se je pokazalo, da niso niti samo knidariji tako samostojen gradbeni tip, da bi jih mogli postaviti v nasprotje vsem ostalim evmetazojem. Torej izgubita pojem in sistematska kategorija Coelenteratov svoj *raison d'être* in s tem odpade tudi njihova antitetska kategorija Coelomata. Ohraniti bi se mogel pojem celenteratov le, če ga rešimo omejevanja na ožjo rodovniško skupnost in označujemo s celenterati vse tipe evmetazojev brez izrazitega celoma, torej tudi take, ki so celom morda nekdanj imeli, pa so ga sekundarno izgubili. S tako grupacijo pa ni prav nič pridobljeno, nasprotno, uvaja se nejasnost in zatemnijo se pravi filogenetski odnošaji med tipi, kar ne ustreza zahtevam naravnega sistema.

Pojem in s tem tudi izraz Coelenterata je kompromitiran tudi zaradi tega, ker je od različnih avtorjev uporabljen v zelo različnem obsegu. Ob dosledni uporabi, ustrezno samemu poreklu izraza, bi morali celenterati vsebovati tudi vse nižje črve, ki še nimajo distinktnih celomnih votlin, celo mehkužce bi lahko spravili pod kategorijo celenteratov. Nekateri zoologi so vsaj plathelminthe skušali spraviti med celenterate, drugi pa (zlasti Grobben-Kühn v znanem Claus-Grobbeu učeniku zoologije) so razširili obseg skupine navzdol in so pritegnili k njim večinoma kot Mesozoa separirane Planuloideje; v tem primeru vsebuje divisio Coelenterata štiri phyla (kolena): I. Planuloidea (Classis Planuladae), II. Spongiaria (Classis Spongiae), III. Cnidaria (Classes Hydro-, Scypho- in Anthozoa), IV. Ctenophora (Classis Ctenophorae). Tretji končno izhajajo v svojem sistemu sploh brez skupine celenteratov (n. pr. Hatschek v starejši obliki svojega sistema). Večinoma najdemo v zooloških sistemih skupino »Coelenterata« omejeno bodisi na knidarije in ktenofore (ev. kot knidaria in aknidaria, n. pr. Pierantoni v svojem učeniku zoologije) ali pa na same knidarije (n. pr. D'Ancona v svojem učeniku zoologije in biologije), s tem pa je postala odveč, kakor sem to že poudaril prej, ko sem razložil položaj ktenoforov v živalskem sistemu (Hadži, 48, 49).

Že prej ni bilo ostre meje med »celenterati« v ožjem pomenu besede in nižjimi črvi. Sicer bi se taka meja mogla

narediti z domnevo, češ da so nižji črvi, ki nimajo celoma (torej nekako celomati brez celoma!), nekdam imeli celom, da so ga pa zaradi regresivnega razvoja sekundarno izgubili. Se najdejo avtorji, ki tudi tako stališče zavzemajo, vendar ni vzdržno.

Združevanje knidarijev s ktenofori v eno nadrejeno skupno sistemsko kategorijo bi bilo upravičeno v primeru najožjega sorodstva, bodisi da oba tipa izvirata iz skupnega korena, bodisi da izhajata drug iz drugega. Vse možne teze so našle svoje zagovornike, obveljala pa ni nobena izmed njih. Na osnovi mojih teorij, starejše o izvajanju ktenoforov iz larv polikladnih turbelarijev in tukaj razložene o izvajanju knidarijev iz rabdocelnih turbelarijev, nastane nova situacija. Po tej izvirajo sicer i ktenofori i knidariji iz turbelarijskega tipa, vendar iz različnih podtipov, torej iz dveh različnih korenov in ta dva morata imeti v sistemu blizu stoječe pozicije, ker jih imata na rodoslovnem drevesu. Še ožje filogenetske zveze pa vežejo obe skupini s turbelariji, torej z nižjimi črvi sploh. Če ju združimo v skupno kategorijo, ne pridejo ti resnični sorodstveni odnosi do jasnega izraza.

e) Reformni predlog glede živalskega sistema
s konstrukcijo rodoslovnega drevesa.

Ne preostaja drugega, kakor lotiti se težavnega dela in določiti v sistemski obliki razmerje knidarijev in ktenofor do izredno flotantne kategorije črvov. Veliko predaleč bi me odvedlo, če bi hotel, četudi le v glavnih potezah, načrtati usodo skupine »črvov« (Vermes) v zgodovini živalskega sistema. Vse živalske tipe, ki jih ni uspelo spraviti na bolj določeno in varno mesto sistema, so dajali med črve, celo tunikate, četudi so nedvomno hordati (Hertwig). Število podtipov je ogromno. Vse, kar ni prišteto med knidarije, mehkužce, artropode, ambulakralije (ehinoderme) in hordone, se je vrglo med črve. Prepričan sem, da še najbolj ustreza sedanjemu našemu zoološkem znanju ob ohranitvi višje kategorije črvov tista osnova razporeda podskupin črvov, ki jo je menda prvi podal Bütschli (12) s tem, da

je koleno (phylum) *Vermes* razdelil na tri podkolena: I. *Amera*, II. *Polymera* in III. *Oligomera*, ker je zadel najvažnejšo in najgloblje v bistvo zgradbe segajočo razliko morfološkega razmerja metamerije. Tip črvov je matičnjak vseh ostalih tipov evmetazojev in ravno to pride pri Bütschlijevi razdelitvi najbolj do izraza: iz amernega podtipa so se razvili ne le kot stranske veje knidariji in ktenofori, temveč najbrž mehkužci in verjetno v nadaljevanju samega stebela polimerni črvi (najbrž preko nemertinskega podtipa), iz katerih so se razvili artropodi in po redukciji metamerije in ob polumesilnem načinu življenja oligomerni črvi, ki jih je smatrati zopet za matičnjak novih tipov devterostomskih (ambulakralijskega in hordonijskega). Ni izključeno, da se bo sčasoma izkazalo, da so oligomeri dvakrat nastali; prvič neposredno iz amernih s tem, da so šele iz teh primarno oligomernih črvov nastali polimerni (za to možnost govore nekatera dejstva iz ontogenetike polimernih črvov, zlasti posebni položaj prvih treh segmentov) in drugič sekundarno iz polimernih z redukcijo polimernega stanja.

Bütschlijeva razdelitev črvov je sprejeta tudi v velikem priročniku zoologije, ki ga je uredil ob soudeležbi številnih specialistov Kükenthal in nadaljeval po njegovi smrti Krumbach. Že brez ktenoforov in knidarijev je okvir tipa črvov zelo obsežen in mu je vsebina tako raznolika. Ker pa izvirajo po naši teoriji i ktenofori i knidariji iz turbelarijskega podtipa, smo prisiljeni pritegniti tudi obe te skupini k veliki kategoriji črvov oziroma k njih podskupini *Amera*. Ako še pomislimo na dokaj veliko verjetnost, da so tudi mehkužci amernega porekla, t. j. primarno amerni in ne šele po redukciji metamerije (kakor misli Naef, 90), potem bi tudi oni morali biti pritegnjeni v sorodstveni krog amernih črvov. Pri takem stanju stvari bi kazalo pojem črvov kot sistematske kategorije, saj je tako kompromitiran, sploh opustiti in z majhno spremembo obdržati Bütschlijeva tri podkolena kot kategorije, in sicer v nekoliko spremenjeni obliki, ustrezno spremenjenemu obsegu: I. *Ameria*, II. *Polymeria* in III. *Oligomeria*. S tem v zvezi bi se

dala doseči izredna poenostavitev živalskega sistema vsaj z ozirom na glavne velike kategorije.

Izraz *Ameria* je sicer že uporabil K. C. Schneider (99) v svojem učbeniku primerjalne histologije, vendar v povsem drugačnem pomenu. Pri Schneiderjevi skupini *Ameria* sploh ne gre za črve, temveč za pododdelek višje kategorije *Enterocoelia*, t. j. *Prochordata*, katerim stoje nasproti *Trimeria*; namesto pričakovanega izraza *Polymeria* pa postavlja Schneider izraz *Chordata* (*Euchordata*). Torej se ni treba bati, da bi moglo priti do zamenjave izraza *Ameria* v našem pomenu, t. j. za amerne črve in v Schneiderovem pomenu za prohordate. Temu podobno uporablja Schneider v svojem bizarnem, od nobene strani priznanem živalskem sistemu izraz *Coelenteria* za povsem drug sistemski pojem kakor sicer, t. j. kot nasprotje *Pleromatoz* (t. j. spužve, ktenofori, črvi, členonožci).

Filogenetska razmerja med podtipi tipa amerij se dajo najbolj ustrezno ponazoriti s tridimenzionalnim genealoškim drevesom ali temu podobnimi shemami, kar se da grafično ponazoriti tudi na dvodimenzionalni rizbi (shemi). To pa ni mogoče ob zapovrstni razporeditvi posameznih skupin. Knidarije lahko damo pred turbelarije ali zanje; enako pa velja tudi za ostale ne maloštevilne podskupine, ki jih izvajamo iz turbelarijev. Pravilno bi se vprašanje dalo rešiti, če bi bilo dognano, kdaj so se v geološki preteklosti odločile posamezne podskupine od praturbelarijev, oziroma če bi bila ugotovljena relativna geološka starost prvega pojava. V tem primeru bi dali na začetek serije same turbelarije in potem ostale amerije po starosti njih odcepitve. Pri takem postopku pa se prekine glavna razvojna linija, ki pelje od turbelarijev verjetno preko nemertinov k polimerijem, ker pridejo vmes povsem slepe stranske razvojne linije, kakor knidariji, ktenofori, trematodi, cestodi in vse ostale številne skupine, ki jih po navadi povezujemo kot nemathelminthska višja skupino, so pa zelo heterogene. Da pridemo vsaj do začasnega rezultata, bo treba seči po dogovoru ali konvenciji, za katero je poklican le mednarodni kongres zoologov. Če ne pride

PREGLED ŽIVALSKEGA SISTEMA

Regnum: Animalia

Subregnum: **Protozoa — Metazoa**

Phylum:	Subphylum:	Classis:*
I. Spongiaria	1. <i>Spongiae</i>	
II. Ameria	2. <i>Plathelminthes</i>	Planuloidea Turbellaria Ctenophora Trematodes Cestodes
	3. <i>Cnidaria</i>	Anthozoa Scyphozoa Hydrozoa
	4. <i>Aschelminthes</i>	Gastrotricha Rotatoria Kinorhyncha (Priapulioidea) Nematodes Nematomorpha Acanthocephala Kamptozoa Nemertinea
	5. <i>Mollusca</i>	
III. Polymeria	6. <i>Annelida</i>	
	7. <i>Arthropoda</i>	
IV. Oligomeria	8. <i>Tentaculata</i>	Phoronoidea Brachiopoda Bryozoa Pogonofora Sagittoidea
	9. <i>Hemichordata</i>	
	10. <i>Echinodermata</i>	
V. Chordonia	11. <i>Tunicata</i>	
	12. <i>Vertebrata</i>	

* Razredi so navedeni le za gotova podkolena, predvsem iz kolena amerijev.

do take rešitve, bo tudi vnaprej imel vsak zoolog svoj lastni sistem.

Začasno si moremo pomagati še na ta način, da zaporednost podskupin določimo na osnovi presoje relativne višine organizacije, imajoč na umu, da je nižja stopnja splošne organizacije (gradbenega načrta) lahko sekundaren rezultat regresivnega razvoja, zlasti pri parazitskih in sesilnih tipih, ali da je dosežen z neotenijo. Tako n. pr. uvrščamo moruloide med mezozoje, torej takoj za protozoi, četudi ni izključeno, da izvirajo prvotno iz turbelarijskega tipa (M. Hartmann v Kükenthalovem priročniku zoologije).

V zvezi s predlagano reformo živalskega sistema na osnovi turbelarijske teorije knidarijev bi še opozoril, da bi se dala doseči poenostavitev že preveč kompliciranega sistema živali s tem, da se opuste priljubljene, na komparativno anatomskih dejstvih (vključno ontogenetike) sloneče skupinske kategorije (divizije, kladusi in podobno), mogoče z izjemo nasprotja: Protozoa — Metazoa. Torej bi odpadlo razlikovanje (vsaj v samem sistemu!) Mesozoa, Parazoa, Eumetazoa, potem Coelenterata — Coelomata, nadalje Protostomia (ali Ectero-coelia) in Deuterostomia (ali Entero-coelia) in bi rezultat bil ta, da bi se vrstila le maloštevilna kolena (phyla) kot poglobitni gradbeni tipi, seveda brez ozira na njih obseg v sedanjosti. V tem primeru bi nam kot minimum za metazoa zadoščalo samo pet kolen, medtem ko bi število subfila ali podkolen bilo dokaj večje (dvanajst), kakor kaže pričujoči tabelarni pregled sistema metazojev. V vsakem izmed petih kolen ali velikih tipov je razvoj dosegel svoj višek, in sicer ga tvorijo med ameriji mehkužci (z glavonožci), med polimeriji členonožci (z žuželkami), med oligomeriji iglokožci (z morskimi zvezdami), med hordoniji vretenčarji (s sesalci).

V zvezi s predlagano odpravo grupacij nadrejenih kolenom bi omenili mnenje Kükenthalovo, izraženo v splošnem uvodu k metazojem v velikem priročniku zoologije, ki ga je on organiziral (II, str. 296.): »Die Versuche, die zu den Eumetazoen gehörigen Stämme nach dem Grade ihrer Verwandtschaft zu grösseren Einheiten zusammenzufassen, sind bis heute noch zu keinem befriedigenden Abschluss ge-

diehen. Nur die schon erwähnte Gegenüberstellung der Coelenteraten mit radiärem Bauplan ihres Körpers mit den bilateralen Bilaterien oder Coelomaten, die alle anderen Eumetazoenstämme umfassen, begegnet keinem Widerspruch.« Zdaj pa se je pokazala potreba, da se tudi ta razdelitev evmetazojev odpravi.

Poleg razlikovanja dveh podskupin Coelenterata (Radiata) in Coelomata (Bilateria) je še najbolj razširjena tista, ki loči celomate v protostomije (ekterocoelije, hiponeurije ali zigoneure) in devterostomije (enterocelije ali notoneurije). Začetek takšne ločitve sega nazaj tja do Huxleya in se je začela z zasnovo teorije o trohofori, ki jo je dokončno izdelal in formuliral Hatschek in takoj po njem Grobben (1908). Posledica takšne razdelitve evmetazojev je prvič razpad velikega kolena črvov, kar je manj važno, in pa zgodnja bifurkacija glavnega stebila genealoškega drevesa. V skrajnem primeru predpostavljajo zoologi to bifurkacijo že na organizacijski stopnji celenteratov. Tako n. pr. postavlja K. C. Schneider (99) v svojem posebnem sistemu, ki sloni na nekoliko drugačni zasnovi kakor sicer, na razhajališče obeh vej (Plerocoelia in Coelenteria) na eni strani spužve in ktenofore (kot Diskineta), na drugi knidarije. Heider (57) je skušal rešiti problem na ta način, da je skonstruiral larvoidno, seveda v planktonu živečo, praobliko, naslanjajoč se na Hatschekovo idejo o protrohuli, ki jo je imenoval sfenula (zaradi klinaste oblike praforme) in je v njej sintetiziral morfološke elemente radiatov (migetalčasta rebra), zygoneurov (trohofore) in tornarije, ličinke enterocelnega tipa, medtem ko predpostavlja Hatschek (55) dve taki konstrukciji: pleromulo, ktenoforom blizu stoječo kot začetnico ekterocelij, in sacconulo, ki naj bi stala blizu skifozojem in že imela »entogene« parne celomne vrečice ter bila začetnica enterocelij. Zgodnja bifurkacija glavnega debla evmetazojev pride zlasti do izraza v grafični ponazoritvi genealoškega drevesa živalstva, ki sta ju zadnjič objavila V. Franz in G. Heberer (56, str. 291, sl. 43.). Tukaj vidimo, da je izhodišče cepitve preneseno tja nazaj do stopnje gastrule.

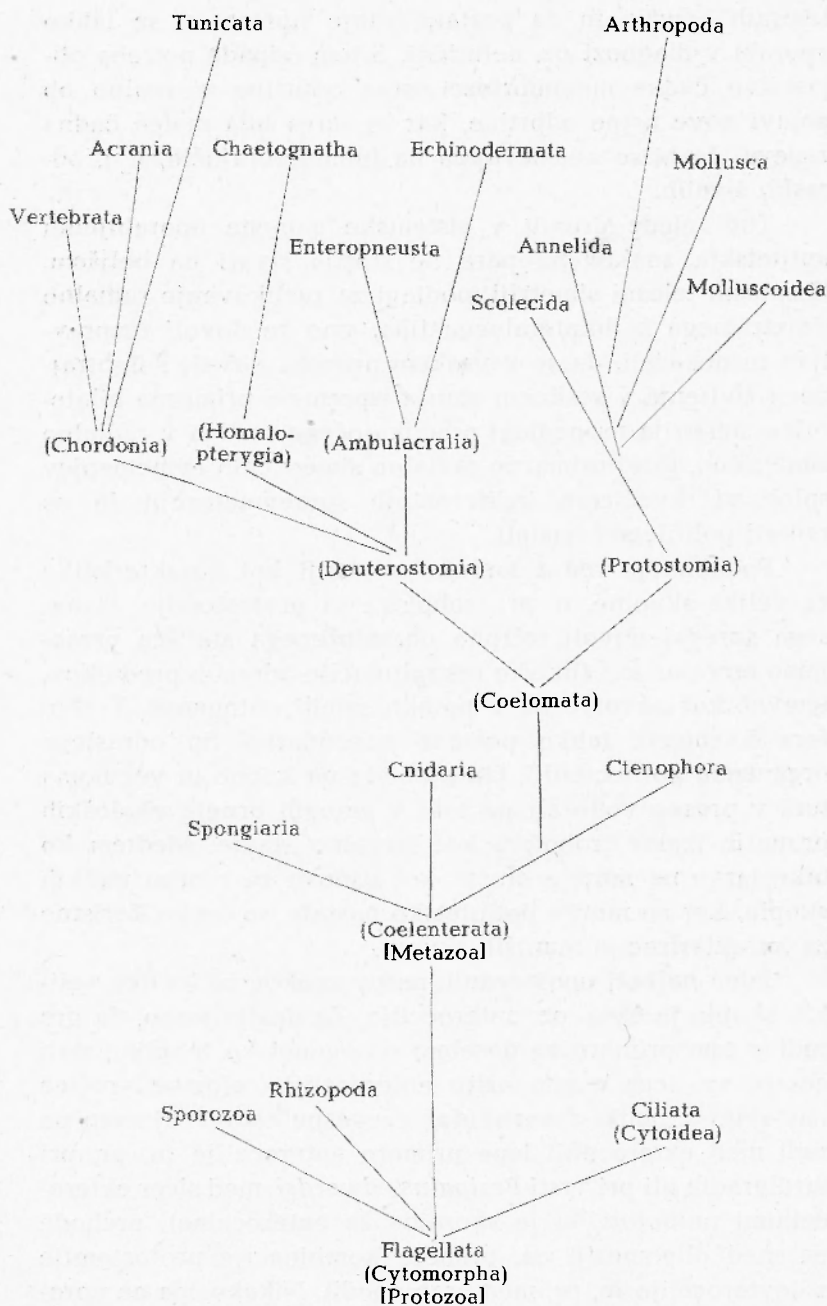
Kot glavna opora razlikovanja teh dveh glavnih razvojnih vej pa služijo vedno dejstva ontogenetske morfogeneze in od tod se izvajajo po večini nazivi za obe po parih nasprotni skupini. Razložili smo spredaj naše gledanje na uporabnost ontogenetskih dejstev za presojo filogenetskih odnosov, od katerih je odvisen naravni sistem. Ako se na tem mestu zaenkrat omejimo le na razmere telesnih odprtin (prausta ali blastoporus, definitivna usta in analna odprtina), ki so dale povod za razlikovanje med protostomiji in devterostomiji, in pri tem upoštevamo v prvi vrsti dejstva ontogeneze pri turbelarijih, ne pa pri knidarijih, potem bomo kmalu spoznali, da se je do sedaj polagala vse prevelika važnost na usodo odprtine gastrocoela, t. j. blastopora. Blastoporus ni nikaka primarna ustna odprtina in nikoli ni nujno moral to biti. Vse govori v prid naziranju, da je blastoporus zgolj prehodna embrionalna tvorba, tako rekoč tehnični pripomoček v morfogenetskem procesu ustvarjanja črevesa. Saj ga ravno pri primitivnih tipih sploh ni ali pa nastopa le prehodno in kmalu izgine. Enkrat je irealen, drugič v prerezu krožen in tretjič izoblikovan v obliki podolgovatega režka. Ker leži po navadi na vegetativni strani zarodka, kjer po večini nastajajo pozneje resnična usta, saj mlademu zarodku sploh potrebna niso, se je lahko zgodilo, da nastajališča blastopora in ust sovpadajo najprej topično in da končno prehaja v poteku morfogeneze blastoporus direktno v ustno odprtino (izotopično in izohrono nastajanje). Zopet je le zadeva embrionalne tehnike, ako sovpadata kraj in čas nastanka obeh telesnih (črevesnih) odprtin z zelo podolgovatim blastoporusom (seveda to ni več nikak »porus«), in tako imate slučaj, da se iz blastoporusa izvajata i ustna i analna odprtina, torej obe definitivni črevesni odprtini. Zgolj po računu verjetnosti se je moglo končno zgoditi tudi to, da sovpada tvorba analne odprtine s tvorbo blastopora [n.pr. pri neki *Gordius*-vrsti po Švābeniku (103) sredi med protostomiji] oziroma, da se druga neposredno naveže na prvo. V tem primeru se ustna odprtina tvori na novo in evo devterostomije. Vendar taka razlaga dejstev ne izključuje možnosti, da se pri nekem živalskem tipu v njega ontogenetski morfogenezi ustali ta ali oni modus razvoja

telesnih odprtih in da postane zanje tipičen in se lahko uporabi v diagnozi oz. definiciji. S tem odpade potreba objasnitve čudne metamorfoze ustne odprtine v analno ob pojavi nove ustne odprtine, kar bi zares bila malce čudna zadeva, če bi se bila izvajala na funkcionirajočih, t. j. odraslih živalih.

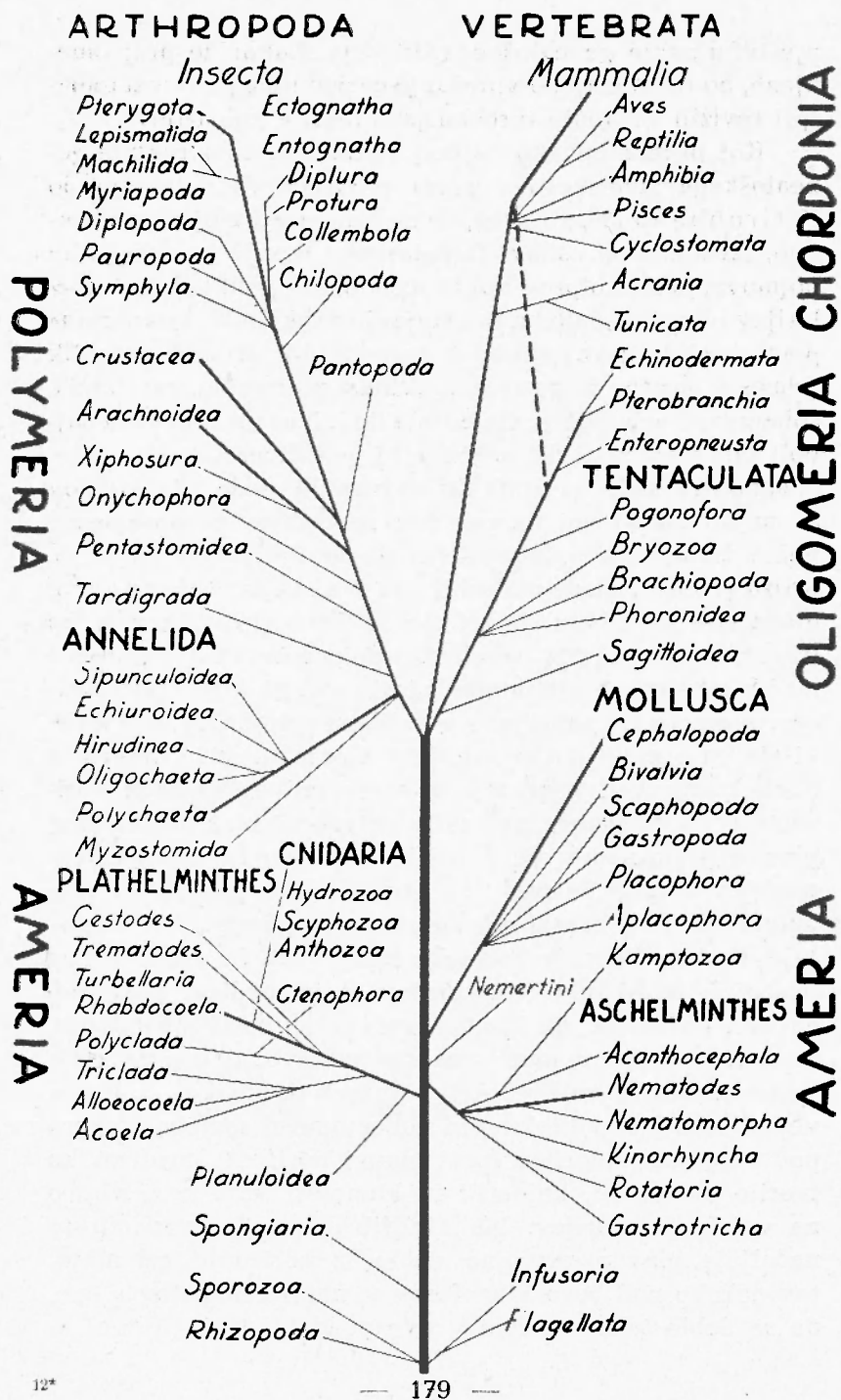
Tudi glede drugih v sistemske namene uporabljenih antitetskih znakov na pare ne stojijo stvari na boljšem. O splošni telesni simetriji, podlagi za razlikovanje radialno simetričnega in bilateralnega tipa, smo že dovolj razpravljali in dokazali, da se v vsakem primeru dovolj dolgotrajnega življenja v sesilnem stanju izpremeni primarna bilateralna simetrija na podlagi premikajočega se tipa v radialno simetrično, torej primarno radialno simetričnih evmetazojev sploh ni, kvečjemu indiferentnih (praevmetazoji) in so radiati polifiletski nastali.

Podobna je reč z larvalnimi stanji kot karakteristiko za velike skupine, n. pr. trohofora za protostomije. Iz našega spredaj dovolj izčrpno obrazloženega stališča presojamo larve ne kot filetske rekapitulacije odraslih prednikov, temveč kot novotvorbe v poteku samih ontogenez. Trohofora kvečjemu lahko postane sekundarno tip odraslega organizma po neoteniji. Ob prehodu na kopno in večinoma tudi v presno vodo ali pa tudi v mnogih drugih ekoloških primerih izgine trohofora kot larvalno stanje. Medtem ko take larve ne morejo služiti kot osnova za tvorbo velikih skupin, ker so morda polifiletsko nastale, so lahko koristne za karakterizacijo manjših skupin.

Eden najbolj upoštevanih parov znakov za ločitev velikih skupin je ekto- oz. enterocelija. Za nas je jasno, da gre tudi v tem primeru za posebno ontogenetsko tehniko. Bolj enotni so sicer v tem oziru enteroceliji (celomne vrečice nastajajo v obliki divertikulov črevesne cevi), najdemo pa tudi med ekteroceliji lepe primere enterocelije (n. pr. pri tardigradih ali pri vrsti *Peripatus edwardsi*, med sicer ekterocelnimi onihofori, ki je skorajda že enterocelna), prehode pa med oligomeriji oz. primere kombinacije protostomije z devterocelijo (n. pr. med brahiopodi). Nikakor pa ne upravičuje razlikovanje ektocelskega in entocelskega tipa zgod-



Živalsko rodoslovno drevo po Grobbenu (37, str. 508.)



nje bifurkacije genealoškega drevesa. Kakor že prej omenjeno, bo treba celotno vprašanje mezoderma podvreči temeljiti reviziji s stališča turbelarijske teorije knidarijev.

Kot primer nekako najbolj razširjene konstrukcije genealoškega živalskega drevesa prinašam reprodukcijo po K. Grobbenu (37, str. 508), da se primerja z mojo konstrukcijo, izvedeno na osnovi turbelarijske teorije knidarijev in pojmovanja ktenoforov kot descendentov polikladnih turbelarijev ob principialnem odklanjanju vsakršnih »larvoidnih« planktonskih tipov kot podob ancestralnih odraslih praoblik (blastea, gastrea in gastreadi, skifula, pleromula, sacconula, spphenula, trochophora, dipleurula itd.). Nas tukaj seveda najbolj zanima srednji del drevesa, ki je doživel največjo spremembo in temelji na naših raziskovanjih; glede ostalih delov se nujno naslanjam na različne specialiste za posamezne večje živalske skupine (n. pr. glede Polymeria na R. S. Snodgrassa, glede moluskov na Naefa in Pelseneera, glede Ameria nisem mogel slediti Remaneu, ker je po Eisenbrandtu (25) serološko dokazana ožja sorodnost med plathelmini in nemathelmini, temveč rajši obdelovalcem posameznih podskupin v velikem priročniku zoologije, ki sta ga uredila Kükenthal in Krumbach). Primerjava obeh konstrukcij kaže tele glavne razlike. Vejnega horizonta celenteratskega na naši konstrukciji ni, ker take skupine ne pripoznamo več. Grobben je pozneje obseg celenteratske skupine še razširil s tem, da ji je pridejal še planuloide, in sicer zaradi splošne stopnje njih zgradbe (Grobben-Kühn, Učbenik zoologije iz l. 1937.). Za vsako izmed teh štirih podskupin celenteratov se je medtem pokazalo, da ima drugačne, od drugih različne sorodstvene odnose, torej ne morejo v naravnem sistemu tvoriti enotne višje skupine. Na našem drevesu predstavljajo spužve izolirano vejico, izhajajočo direktno in samostojno iz samega drevesa pod vejevjem amerijev (prvi glavni horizont), medtem ko tvorijo planuloidi, knidariji in ktenofori vsak zase vejico na vejah turbelarijev. Na Grobbenovi konstrukciji se nadaljuje glavno razvojno deblo iz horizonta celenteratov nekako nad bazo ktenoforov v smeri celomatov s tem, da se deblo takoj razcepi v dve poddebli. Pri Hatsche-

ku (55, str. 18, Stammtafel des Tierreiches) tvori celenteratski horizont pet simetrično postavljenih skupin, in sicer tri med njimi brez nadaljevanja (srednja Hydrozoa, leva Spongiozoa, desna Planulozoa) in ostali dve vmesni, leva Ctenozoa, desna Scyphozoa (sc. Anthozoa + Scyphozoa); hipotetski nadaljevanji sta dve, in sicer levo z baze ktenozojev proti Ecterocoelijem in desno z baze skifozojev proti Enterocoelijem.

V naši konstrukciji zavzemajo ves prvi horizont bujno razrasli ameriji kot centralna in osnovna veleskupina, ki vsebuje veliko več kakor dosedanja skupina Vermes, Amera v smislu Bütschlija in seveda še veliko več kakor dosedanja pogostoma uporabljena skupina Scolecida v smislu Hatschekovem. Saj vsebuje skupina Ameria dovršen del dosedanjih celenteratov (knidarije in ktenofore), plathelminthe, nemathelminthe (askhelminthe ali celhelminthe), nemertine, kamptozoje in celo mehkužce, o katerih primarni amernosti, t. j. nesegmentiranosti smo prepričani (serološka preiskava je nujno potrebna!).

Šele nad tem prvim horizontom vejevja pride do razcepitve debla oz. do oddajanja treh glavnih vej na kratkem odseku debla. Za eno teh kratkih vej, ki je izrasla vsekakor nad horizontom glavne veje polimerijev, je za zdaj verjetno, da je le stranska veja podrejene važnosti; to je oligomerijska veja in je bližja soseda hordonijski, ki se končuje z vretenčarji. Računati pa moramo z možnostjo izvajanja hordonijske veje iz oligomerijske (na risbi črtkana črta). Katero pa izmed obeh glavnih vej, nižje, izhajajoče polimerijske in višje hordonijske lahko smatramo za deblo oziroma za nadaljevanje debla, ali pa imamo obe za enakovredne (po digniteti), ni važno vprašanje. Vsekakor je polimerijska veja ali poddeblo močnejše, saj vsebuje veliko več skupin, skupinic in vrst kakor vse ostale veje in vejice rodoslovnega drevesa skupaj in zlasti najmočnejšo skupino sploh, žuželke. Vertebrati z mamaliji na eni strani in artropodi z insekti tvorijo vršičke poddebel. Medtem ko na polimerijskem poddeblu ni večjih regresijskih vej, ker ni, razen pri raki, ne izrazitih sesilnih in ne endoparazitskih obsežnejših tipov, vidimo na hordonijskem poddeblu eno

tako vejo (tunikatsko); oligomerijska pa je skoraj vsa regresivna, le ehinodermijska veja izmed večjih se je rešila regresivne razvojne smeri s tem, da je sekundarno zapustila sesilni način življenja. Med ameriji vlada največja pestrost, kar je tudi umljivo ob največji plastičnosti nižjega organizacijskega tipa. Najbolj progresivni, četudi enostranski razvoj kažejo moluski z glavonožci na vrhu.

Ostra delitev v protostomsko (ekterocelijsko) in deuterostomsko (enterocelijsko) poddeblo pri naši konstrukciji odpade, ker tvorijo oligomeriji nek prehod ali imajo vmesni položaj. Bivša protostomijska, sedaj polimerijska veja je pri naši konstrukciji znatno zmanjšana po obsegu, odpadejo namreč skolecidi, moluski in »moluskoidi« (tentakulati), ki so pritegnjeni k veji oligomerijev. Kakor prej tako tudi slej ostane največja nedoločenost v pogledu izhajališča ali korena hordonijske veje. In vendar je mogoče zaznamovati nek napredek v primeri s prejšnjimi konstrukcijami. Izhodišče je zlezlo bolj v distalno smer debla, nad horizont polimerijev in oligomerijev. Znatni napredek našega znanja v tej smeri pomeni najdba novega podtipa oligomerijev: *Lamellisabella zachsi*, ki ga Johansson (66) pod imenom Pogonofora šteje med Tentakulate. Po mnenju Reisingerja (referat o publikaciji Johanssona v »Fortschritte der Zoologie«, zv. 3. za l. 1937, str. 50.) vežejo pogonofori znake foronidov, pterobranhijev in helmintomorfov. Zlasti je važno dejstvo, da ima lamellisabella neparni dorzalni vzdolžni živčni sveženj poleg para lateralnih, s čimer je prepad med zigoneuri ali hiponeuri in notoneuri, t. j. artikulati in hordoniji, glede položaja podaljšanja možganov, ki je do sedaj zijal, vsaj nekoliko zajezen.

Glede razdelitve protozoev v kolena predlagam združitev flagelatov in ciliatov v koleno Undulipoda (kot nasprotje rizopodom), in sicer na osnovi značaja njih lokomotornih organelov, ob odpravi razdelitve v Cytomorpha in Cytoidea.

Prav gotovo je, da bo kmalu tudi naša konstrukcija zastarela in zamenjana z boljšo, kakor je naša na tem, da zamenja starejšo, s katero smo našo ravnokar primerjali. To pomeni postopni napredek.

10. Slovestvo

1. Agassiz A., Proceedings of the american assoc. for the advenc. of sc. Sec. meeting. Boston. 1850.

2. Alvarado S., Contribucion al conocimiento histol. de las medusas. I. Los epitelijs y la musculatura. Trab. mus. nac. sc. nat. Ser. zool. No. 47. Madrid. 1923.

3. Beuerlen K., Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena. 1937.

4. Börner C., Die nat. Schöpfungsgeschichte als Tokontologie. Ein Entwurf. Leipzig 1925.

5. Bouček B., Conularida. Handb. d. Paläozoologie (O. H. Schindewolf), Bd. 2 A, Berlin.

6. Braem F., Über d. Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden. Biol. Centrbl. XIV. 1894.

7. Bresslau E., Turbellaria. In: Kükenthal — Krumbach, Handbuch. d. Zoologie. II.

8. Bresslau E. u. Reisinger E., Temnocephala. Ibidem.

9. Bresslau E., u. Reisinger E., Plathelminthes. Ibidem.

10. Broch H., Hydroida. In: Kükenthal — Krumbach, Handb. d. Zool. I.

11. Brown T. C., The development of the mesenteries in the zooids of Anthozoa... J. Sc. (4) 39., 1925. New Haven (Conn.).

12. Bütschli O., Vorlesungen über vergl. Anatomie. I. Berlin. 1921.

13. Carlgreen C., Kurze Mitteilungen über Anthozoen. Zool. Anz. 27. 1904.

14. Chatton E., Essai d'un schema de l'energide d'après une image objective et synthétique: le Dinoflagellé *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. Atti d. XI. congresso internazionale di zool. Padova. I. 1932.

15. Chatton E., Les cnidocystes du Peridinien *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. Structure, fonctionnement, homologues. Arch. zool. esper. et génér. 54. 1914.
16. Chester W. M., The structure of the gorgonian coral *Pseudoplexaura crassa* Wright and Studer. Proc. of the Amer. Ac., 48. 1913.
17. Chun C., Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Würmern und Colenteraten. Biol. Centrbl. II. 1883.
18. Chun C., Atlantis. Bibliotheca zool. 1896.
19. Claus C., Bemerkungen über Ctenophoren und Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. XIV. 1864.
20. Claus C., Über *Halistemma tergestinum* n. sp. nebst Bemerkungen über den feineren Bau der Physophoriden. Arb. zool. Inst. Wien u. zool. Stat. Triest. L. 1878.
21. Claus C., Über *Charybdea marsupialis*. Ibidem.
22. Cori C. J., Über die Verwandtschaft der Tierstämme in ökologischer Betrachtungsweise. Sammlung gem. Vorträge. No. 627/630. Prag. 1931.
23. Cumming R. P., A study of mutations in evolution. IV. Ontogeny of the equine foot. J. of genetics. 34. 1937 (Zool. Ber.).
24. Dawydoff C., Traité d'embryologie comparée des invertébrés. Paris. Masson. 1928.
25. Eisenbrandt I. L., On the serological relationship of some helminthes. Amer. Journ. of Hyg. 27. 1938.
26. Enriques P., Animali e piante. Atti XI. congresso internaz. di zool. Padova. I. 1932.
27. Ewald A., Über den Bau, die Entladung u. d. Entwicklung d. Nesselkapseln v. *Hydra* u. *Porpita med.* Verh. nat. hist.-med. Ver. Heidelberg. N. F. XIII. 1915.
28. Faurot L., Développement et symétrie des polypiers coralliers. IX^e Congr. internat. de Zool. Monaco. 1913. Rennes. 1914.
29. Franz V., Geschichte der Organismen. Jena. 1924.
30. Franz V., Die Geschichte der Tiere. In: G. Heberer, Die Evolution der Organismen. Jena. 1943.
31. Geitler L., Kern- u. Chromosomenbau bei Protisten. Naturwiss. 1942. H. 11.

32. Gelei v. J., Das Ratsel der Nesselzellen. Biol. Centrbl. 47. 1927.
33. Gelei v. J., Ein Vergleich der Ciliaten und der Strudelwürmer. Sbornik praci vyd. k 90. naroz. F. Vejdovského. Praha. 1939.
34. Graff v. L., Kurze Berichte über fortgesetzte Turbellarienstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXI. 1878.
35. Graff v. L., Monographie d. Turbellarien. I. Rhabdocoela. Leipzig. 182.
36. Graff v. L., Acoela und Rhabdocoela. Bronn Kl. Ord. 4., 1 c, 1. 1904—1908.
37. Grobben K., Die systematische Einteilung des Tierreiches. Verh. zool-bot. Ges. Wien. 1908.
38. Grobben K., Das zool. System. Ibidem. 1911.
39. Grobben K., Theoret. Erörterungen betreffend d. phylog. Ableitung d. Echinodermen. Sitzber. d. Akad. Wien. Abt. I. 132., 1923.
40. Haacke W., Die Schöpfung d. Tierwelt. Leipzig.—Wien. 1893.
41. Hadži J., Vorversuche zur Biol. v. Hydra. Arch. f. Entwmech. d. Org. 22. 1906.
42. Hadži J., Über d. Nesselzellwanderung b. d. Hydroidpolypen. Arb. a. d. zool. Inst. Wien—Triest. 17. 1909.
43. Hadži J., Über d. Nervensystem v. Hydra. Ibidem.
44. Hadži J., Einige Kapitel a. d. Entwicklungsgeschichte v. Chrysaora. Ibidem.
45. Hadži J., Die Entstehung d. Knospe bei Hydra. Ibidem. 18. 1909.
46. Hadži J., Rezultati biol. istraž. Jadr. mora. Porifera. Calcareia. I. *Clathrina blanca* (Mikl.-Macl.). Priir. istraž. Hrv. i Slav. 9 i 10. Zagreb. 1916/17.
47. Hadži J., Shvaćanje sifonofora. Knj. 219. Rada Jugosl. akad. zn. i umet. 1918.
48. Hadži J., O podrijetlu, srodstvenim odnosima i sistematskoj poziciji ktenofora. Knj. 228. Rada Jugosl. akad. 1923.
49. Hadži J., Einige allgemein wichtige Resultate meiner Untersuchungen über Coelenterata (s. ampl.). Verh. d. X. internat. Zool.-Kongr. Budapest 1927.

50. Hadži J., Teorija g-dje Moser o prameduzi. Spomenica S. Lozaniću. Beograd. 1922.
51. Haeckel E., Systematische Phylogenie. 1896. Berlin.
52. Hanstrom B., Vergl. Anatomie d. Nervensystems d. wirbellosen Tiere. Berlin. 1928.
53. Harms J., Individualzyklen, als Grundlage f. d. Erforschung d. biol. Geschehens. Schriften d. Königsberg. Gel.-Ges. I. H. 1. 1924.
54. Hartmann M., Allgemeine Biologie. I. Jena. 1925.
55. Hatschek B., Das neue zoolog. System. Leipzig. 1911.
56. Heberer G., Die Evolution der Organismen. Jena. 1943.
57. Heider K., Phylogenie d. Wirbellosen. In: Kultur d. Gegenwart. 3. Abt., 4. Abstammungslehre u. Systematik. Leipzig—Berlin. 1914.
58. Hertwig O. u. R., Das Nervensystem u. d. Sinnesorgane d. Medusen. Leipzig. 1878.
59. Hertwig O. u. R., Der Organismus d. Medusen. Denkschr. d. mediz.-naturwiss. Ges. Jena 1878.
60. Hertwig O. u. R., Die Aktinien... Jena. 1879.
61. Hesse R., Über d. Nervensystem u. d. Sinnesorgane v. Rhizostoma Cuvieri. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 60. 1895.
62. Hinds N. F., On algonkian jelly fish from Grand Canyon of the Colorado. Science. N. s. 88. New York. 1938.
63. v. d. Horst C. J., Planctosphaera and Tornaria. Quart. Jour. microsc. sc. 78. 1936.
64. Jourdan E., Recherches zool. et histol. sur les Zoanthaires du Golf de Marseille. Ann. sc. nat. zool. 1879/80.
65. Jezhikov J., Zur Rekapitulationslehre. Biol. gen. 13. 1937.
66. Johansson K. E., Über Lamellisabella zachsi u. ihre syst. Stellung. Zool. Anz. 117. 1937.
67. Kemna A., Morphologie des Coelentaires. Ann. soc. r. zool. et malacol. de Belgique. 43, 1908; 44, 1909.
68. Kiderlen H., Die Conularien. Über Bau u. Lebensweise d. ersten Scyphozoen. Naues Jahrb. f. Min. u. Geol. Abt. f. Paläont. 77. 1938.

69. Kieslinger A., Scyphozoa. Handb. d. Paläozool. (Schindewolf). Bd. 2A. Berlin. 1939.

70. Komai Taku, On Stephanoscyphus and Nausithoë. Mem. of the college of sc. Kyoto imp. Univ. B. X. 1935.

71. Korschelt E. und Heider K., Vergl. Entwicklungsgeschichte d. Tiere. Bearb. v. E. Korschelt. I. 1936. Jena.

72. Kowalevsky A., Zur Entwicklungsgeschichte d. Alcyoniden... Zool. Anz. II. 1879.

73. Krasinska S., Beiträge zur Histologie d. Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 109. 1914.

74. Krogh Chr., Serologische Verwandtschaft oder stammesgesch. Verwandtschaft? Zool. Anz. 123. 1938.

75. Krumbach Th., Scyphozoa. Ctenophora. Oligomera. In: Kükenthal-Krumbach, Handb. d. Zool.

76. Krüger P., Untersuch. über Trichozysten einiger Prorodon-Arten. Arch. f. Protist. K. 83. 1934.

77. Kühn A., Entwicklungsgesch. u. Verwandtschaftsbeziehungen d. Hydrozoen. I. Erg. u. Fortschr. d. Zool. 4. 1914.

78. Kuhn O., Die Stammesgeschichte d. wirbellosen Tiere im Lichte d. Paläontologie. Jena. 1939.

79. Kühn O., Hydrozoa. In: Handb. d. Paläozoologie (Schindewolf). Bd. 2A. Berlin. 1939.

80. Kükenthal W., Anthozoa. Octocoralla. In: Kükenthal—Krumbach, Handb. d. Zool. I.

81. An der Lan H., Acoela I. Ergebn. einer ... Reise ... nach Grönland. 1926. Vidensk. Medd. fra Dansk nat. hist. Forh. 99.

82. Lang A., Polyclada (od. Seeplanarien) d. Golfes v. Neapel. Fauna u. Fl. d. Golfes v. Neapel. Monogr. 11. Leipzig. 1881.

83. Lebedkin S., The recapitulation problem. Biol. gen. 13. 1937.

84. Leloup E., Hydropolypes et Scyphopolypes... Mém. Mus. d'hist. nat. de Belgique. S. II. F. 12. 1937.

85. Mačkovcev A. A., Endogener u. exogener Formwechsel d. embryon. Entw. d. Ontog. u. Phylogenese. Bull. Ac. Sc. URSS. (Biol.). 1936. Cit. po Zool. Berichte. 1937.

86. Martin C. H., A note on the occurrence of nematocysts and similar structure in the various groups of animal kingdom. Biol. Centrbl. 34, 1914.

87. Mez C., Drei Vorträge über d. Stammesgeschichte d. Pflanzenwelt. Naturwiss. u. Landwirtschaft. H. 4. Freising—München. 1925.

88. Moser F., Siphonophora. In: Kükenthal—Krumbach, Hand. d. Zoologie. I.

89. Naef A., Die individ. Entw. org. Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena. 1917.

90. Naef A., Studien zur generellen Morphologie d. Mollusken. Ergeb. d. Zoologie. 1.

91. Neumayer M., Die Stamme d. Tierreiches. 1. Wien—Prag. 1889.

92. Okulitsch Vl., Evolutionary trends of some ordovician corals. Trans. roy. soc. Canada. (4). 33. Ottawa. 1939.

93. Pax F., Hexacorallia. In: Kükenthal—Krumbach, Handb. d. Zool. I.

94. Reisinger E., Untersuch. am Nervensystem v. *Bothrioplana semperi* Braun. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere. 5. 1925.

95. Reisinger E., (u. Bresslau), Turbellaria. In: Kükenthal—Krumbach, Handb. d. Zool. II.

96. Saedeler-Jacobs E. de, Les spirocystogénèse chez *anemonia sulcata*. Ann. soc. r. zool. de Belgique. 69. 1938.

97. Schepotieff A., Über d. Bedeutung d. Wassermann'schen Reaktion f. d. biolog. Forschung. Zool. Anz. 41. 1913.

98. Schindewolf O. H., Über d. Symmetrie-Verhältnisse d. Steinkorallen. Zeitschr. f. Paläontol. 12. 1930.

99. Schneider K. C., Lehrbuch d. vergl. Histologie d. Tiere. Jena. 1902.

100. Ščelkanovcev J., Nabljudenija nad stroenijem i razvitijem Coelenterata. Izvest. imp. Mosk. obč. ljubit. jest., antrop. i etnogr. 110. Trudy zool. otd. 16. 1905.

101. Steinböck O., Zur Systematik d. Turbellaria metamerata, zugleich ein Beitrag zur Morphol. d. Turbellarien-Nervensystems. Zool. Anz. 64. 1938.

102. Steinböck O., *Nemertoderma bathycola* nov. gen., nov. spec. Ergebn. einer . . . Reise in Grönland. 1926. 2. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. For. 90. 1930/31.

103. Švábeník J., Parasitismus a metamorfosa druhu *Gordius tolosanus* Duj. Publik. fak. sc. univ. Masaryk. Brno. 1925.

104. Thiel M. E., Über eine Scyphostomalbildung durch Strobilation u. d. Phylog. u. eidonom. Bedeutung. Zool. Anz. 121. 1938.

105. Tretjakov D., Der neotenische Charakter d. Ctenophoren. Zool. J. (Moskau). 75. 2. 1936. Cit. po ref. Reisingerja v Zool. Ber. 1936.

106. Uchida T., Studies on the Stauromedusae and Cubomedusae, with special reference to their metamorphosis. Jap. journ. of zool. II. 1929.

107. Weil R., Observations sur le bourgeonnement des actinies. Bull. soc. zool. de France. 51. 1926.

108. Weil R., Les nématocystes et spirocystes des Coelentérés. Mode de fonctionnement et caractères différentiels. C. R. Ac. Paris. 180. 1925.

109. Weil R., L'interprétation des Cnidosporidies et la valeur taxonomique de leur cnidome. Leur cycle comparé à la phase larvaire des Narcomeduses cuninides. Trav. Stat. zool. de Wimereux. XIII. 1938.

110. Will L., Die Klebkapseln d. Aktinien u. d. Mechanismus ihrer Entladung. Sitzber. u. Schr. d. natfor. Ges. Rostock. N. F. I. 1909.

111. Wietrzykowski Wl., Recherches sur le développement des Lucernaires. Arch. zool. exp. génér. S. 5. T. 10. 1912.

112. Wolf M., Das Nervensystem d. polypoiden Scyphozoa u. Hydrozoa. Zeitschr. f. allg. Physiol. III. 1903.

113. Woltereck R., Grundzüge d. allg. Biologie. I. Stuttgart. 1940.

11. Zusammenfassung

Turbellarien-Theorie der Knidarien

Phylogenie der Knidarien und ihre Stellung im Tiersystem

1. Einleitung.

Nachdem ich mich vierzig Jahre lang mit der Morphologie der Coelenteraten, namentlich aber der Knidarien befasst habe, gehe ich daran, die phylogenetischen Verhältnisse dieser interessanten Tiergruppe klarzulegen. In meinen vorbereitenden Arbeiten kam ich dazu, aus der alten Leuckart'schen Gruppe der Coelenteraten zuerst die Spongien und dann die Ktenophoren zu entfernen. So blieben die Knidarien allein übrig. Nun galt es ihre wahre Natur und Stellung im natürlichen Systeme festzustellen. Nachdem die Grundlagen der bisherigen haeckelianischen Auffassung über die Ursprünglichkeit der Hydropolyphen mit Hydra an ihrer Wurzel der Kritik, die namentlich vom oekologischen Standpunkt aus geübt wurde, nicht standhielten, und nachdem die durch die Paläozoologen (namentlich Schindewolf) vertretene Lehre von der primären Bilateralsymmetrie der Anthozoen herangezogen wurde, ergab sich von selbst die Notwendigkeit, einerseits die Knidarien mit den Turbellarien in phylogenetische Beziehungen zu setzen, andererseits die phyletische Reihe der drei Knidarien-Klassen gegenüber der überlieferten Weise umzukehren: die Anthozoen seien die ursprünglichsten, die Hydrozoen die am meisten abgeleiteten Knidarien. Und so entstand meine Turbellarien-Theorie der Knidarien.

Weil durch die besagte Theorie so manches schon lange Eingebürgerte umgeändert wird, ergibt sich die Notwendigkeit, sie etwas ausführlicher zu begründen. Es müssen sogar die Arbeitsmethoden selbst besprochen werden, da die phylogenetischen Bestrebungen so oft geringeschätzt und

für blossе Spekulationen gehalten werden. Allerdings: mathematisch verbürgte Resultate sind über die in grauer geologischer Vergangenheit sich abspielenden Vorkommnisse nicht beizubringen; wir müssen uns mit einem geringen oder grösseren Grade der Wahrscheinlichkeit begnügen, mit der wir Aussagen über die Verwandtschaftsverhältnisse rezenter und ausgestorbener Tiergruppen machen können. Dazu stehen uns mehrere gediegene Methoden zur Verfügung, vor allem die vergleichend-anatomische, die ontogenetische inbegriffen, dann die oekologische mitsamt der zoogeographischen, und in besonderen Fällen sogar die experimentelle, besonders viel können wir von der biochemischen (serologischen) in der Zukunft noch erwarten. Namentlich in neuerer Zeit wurden auf diesem Gebiete der Biologie schöne Resultate, bzw. Fortschritte erzielt. Ich darf wohl hier auf meine Polykladen-Theorie der Ktenophoren hinweisen, die von seiten der Turbellariologen eine gute Aufnahme erlebte. Somit scheiden die Ktenophoren aus den Betrachtungen über die Phylogenie der Knidarier gänzlich aus, so wie bereits von früher her die Spongien.

2. Methodologische Bemerkungen.

Jetzt wie vordem bleibt uns als die hauptsächlichste Arbeitsmethode in der Phylogenie die vergleichend-morphologische, und zwar auch in dem Falle, wenn wir über überlieferte Reste direkter Zeugen der geologischen Vergangenheit verfügen, denn wir können auf die vergangenen Geschehnisse aus morphologischen Tatsachen nur schliessen. Unsere These lautet: die Knidarier sind keine ursprüngliche Tiergruppe, die im Hauptstamme des Stammbaumes läge; dies ist vielmehr der Turbellarien-Typus, als dessen Seitenzweig nach ihrer Festsetzung sich die Knidarier entwickelten. Die Entstehung des Knidarier-Seitenzweiges reicht so weit in die geologische Vergangenheit zurück, dass die Erhaltung fossiler Reste der Übergangsform gar nicht zu erwarten ist, u. zw. um so weniger, als die damaligen Formen vermutlich gar keine fossilisierbaren Teile enthielten.

Trotzdem liefert die Palaozoologie unserer Knidarium-Theorie willkommene Stützen. Erstens dadurch, dass keine der paläozoologischen Tatsachen mit dieser Theorie unvereinbar wäre, zweitens, weil sie uns wertvolles Beweismaterial bietet, und zwar auf dem Gebiete der vergleichenden Morphologie. Zum Glück sind wir bei phylogenetischen Untersuchungen durchaus nicht nur auf Zufallsfunde von Übergangsformen angewiesen.

Nicht alle Bautypen haben sich progressiv entwickelt, obwohl alle im Detail ihres Baues auch spezialisierte Züge als Folge der Adaptierung an besondere Lebenslagen aufweisen können. Wir müssen aber bei der Beurteilung des Einfachgebauten stets auch die Möglichkeit von sekundärer Vereinfachung berücksichtigen. Verhältnismässig leicht ist das Erkennen regressiver Entwicklung in allen jenen Fällen, in denen die Ontogenese zu einer höheren Stufe des Gefüges führt, als sie der Erwachsene innehat, folglich nachher dieselbe rückgängig gemacht wird. Meistens geschieht dies in Verbindung mit der parasitischen oder festsitzenden Lebensweise des späten Standes. Etwas ungünstiger gestaltet sich die Sache in Fällen von Neotanie, weil dabei die späteren Stände aus der Ontogenese gänzlich ausfallen, und die weniger den Bautypus treffenden Adaptationsmerkmale hinzukommen. Bei stark regressiver Entwicklung können wohl auch wichtige alte Organisationsmerkmale verloren gehen.

Bei den »niederen« Organisationsstufen, wie es z. B. Ktenophoren und Knidarium sind, müssen wir noch kritischer und vorsichtiger die vergleichend-morphologische Methode anwenden unter steter Berücksichtigung des oekologischen Moments, das schlechterdings für das Eintreten des Umbaus ausschlaggebend ist. Sehr nützlich können uns noch die Erkenntnisse der modernen Genetik, namentlich über die grosse Unabhängigkeit und Kombinationsfähigkeit der Merkmale, sein. So ist es erklärlich, dass wir mit gutem Erfolg auch selbst unter den rezenten Tieren auf die Suche nach Bindegliedern zwischen verschiedenen Bautypen gehen können (z. B. *Prorhynchopsis* für Turbellarien-Gastrotricha nach Reisinger).

Als die hauptsächlichste Arbeitsmethode des Phylogenetikers bleibt stets die vergleichend-morphologische, die ontogenetische inbegriffen; dies auch dann, wenn fossiles Material vorhanden ist. Das Auseinanderhalten von vermutlich phyletisch alteren, mehr zentral oder axial gelegenen und jüngeren, mehr dem Wechsel unterworfenen Merkmalen oder Bauzügen erleichtert die Aufgabe, doch gibt es keine prinzipiellen Unterschiede zwischen beiden Kategorien von Merkmalen. Auch peripher gelegene, gegenwärtig adaptive Merkmale können uns gute Dienste leisten (z. B. die Kniden).

Besondere Vorsicht ist bei der Anwendung der ontogenetischen Methode geboten namentlich dann, wenn wir daran gehen, ontogenetische Gebilde und Prozesse mit jenen der Erwachsenen anderer Typen zu vergleichen und daraus phylogenetische Schlüsse zu ziehen. Viel weniger riskant ist der Vergleich zwischen Entwicklungsstadien verschiedener Tiertypen untereinander. Wenn die Rekapitulationsthese jene Gültigkeit hätte, die ihr einst zugeschrieben wurde (»das biogenetische Grundgesetz«), dann wäre die Aufgabe des Phylogenetikers sehr leicht. Leider zeigte es sich aber immer mehr, wie wenig die ontogenetische Morphogenese vom Historischen und wie sehr sie von eigener Technik beherrscht wird. Aus einzelnen Musterfällen wurde voreilig ein allgemein geltendes Gesetz geschmiedet und die gesamte Phylogenetik somit auf schwacher Grundlage aufgebaut. In der Tat müssen wir sehr froh sein, wenn es uns gelingt, einen »palingenetischen« Zug in einer Ontogenese zu finden, denn nur unter ganz besonderen Bedingungen kann ein Organ, welches bei den Aszendenten unter ganz besonderen Lebensumständen aktiv war, erhalten bleiben, ohne gegenwärtig für den Erwachsenen von Belang zu sein. Je früher sich der Keim selbständig zu entwickeln beginnt, desto mehr müssen wir mit den Coenogenesen als Normalem und mit Palingenesen als Ausnahmen rechnen. Beim Vorherrschen der Larvalisationstendenz muss wieder gerade die jüngste, embryonale Entwicklungsphase beschleunigt, d. h. geändert werden. Dasselbe gilt für die eben durch die Larvalisation notwendig gewordene Meta-

morphose, die somit eine neue Entwicklungsphase bedeutet. Also haben selbst die Ontogenien ihre eigenen Phylogenien (beides macht die Hologenie aus) und leider gilt dies schon für die niedersten Eumetazoeotypen.

Im allgemeinen können wir mitten der sie beherrschenden Larvalisation, bzw. Embryonalisation in der Ontogenie nur dann eine Rekapitulation erwarten, wenn es sich um phylogenetisch ältere, oekologisch belanglose Merkmale handelt, oder solche, die zwar beim aktual Erwachsenen ausser Funktion kamen, jedoch eine morphogenetische Bedingung für ein jüngeres, nun aktuelles Merkmal abgeben, und endlich um Merkmale, die beim Erwachsenen nicht mehr aktual, für jüngere ontogenetische Stadien (z. B. Larven) aber noch immer nützlich sind. Am wenigsten sind Rekapitulationen bezüglich der allerersten Entwicklungsstadien, besonders der Furchung zu erwarten. Dieselben sind die ältesten und daher am meisten nachträglich beeinflusst durch die Ernährungsweise (Eidotter). Daher kommt es, dass wir ganz besonders bei den niedersten Bautypen, nur scheinbar paradox, so grosse Verschiedenheiten in der Furchungsweise und Gastrulation vorfinden. Kurz gesagt, die Ontogenie hat ihre eigene morphogenetische Technik ausgearbeitet, ohne viel Sorge um die Rekapitulationen zu tragen.

So gelangen wir zum Standpunkte, dass das wennauch häufige Vorkommen, einer Blastula oder einer Invaginationsgastrula uns gar nicht berechtigt, auf eine Blastea und eine Gastrea als wirkliche Ahnenform der Eumetazoen zu schliessen. Dies war einer der grössten Fehler früherer Phylogenetiker, von welchem wir uns losmachen müssen, um eine bessere Einsicht in die phylogenetischen Vorkommnisse zu gewinnen. Der ontogenetische Bildungsprozess wiederholt sich wohl in jeder Generation, aber durchaus nicht stereotyp etwa unter progressiver Zusetzung immer neuer Stadien. Wie die erwachsene Form, ebenso ist jedes Entwicklungsstadium der Ontogenie Änderungen adäquat den Lebensverhältnissen unterworfen. Die durch die moderne Genetik erworbenen Erkenntnisse erhärten

nur diesen unseren Standpunkt und machen uns noch vorsichtiger in der Anwendung des »biogenetischen Grundgesetzes«.

Bei phylogenetischen Untersuchungen müssen wir stets das oekologische Moment stark berücksichtigen; darin stehen die Palaozoologen vor den Zoologen. Es sind dabei hauptsächlich drei Punkte zu beachten: der Grosslebensraum, die Bewegungsweise und die Ernährungsart, wobei stets das Primare vom Sekundären auseinander zu halten ist. Ob wir uns die Beeinflussung der Organismen durch die Aussenwelt im direkten oder indirekten Wege vorstellen, ist belanglos, weil der Effekt in beiden Fällen derselbe ist, doch dürfte der indirekte Weg nach dem heutigen Stande unseres Wissens der wahrscheinlichere sein. Der Einfachheit zuliebe werden wir immer nur von einer Beeinflussung des Gefüges durch die Lebensweise schlechthin sprechen.

Innerhalb des ganz allgemein als primären Grosslebensraums gehaltenen Meeres geben wir der seichten Litoralzone, also ihrem Benthos den Primat. Sowohl die freien Wassermassen (Planktonraum) als der Boden der Tiefen sind sekundär von der Litoralzone aus besiedelt worden. Wir erachten es für einen der grössten und folgenschwersten Fehler der älteren Phylogenetiker, dass sie mit Vorliebe in den planktonischen Formen die Ahnen aller Eumetazoen suchten. Ebenso war es verfehlt, in der durch die allgemeine Ziliatur ausgeführten freischwimmenden Lebensweise die ursprünglichste Bewegungsart der Eumetazoen zu sehen. Viel wahrscheinlicher erscheint uns als die ursprüngliche Bewegungsart die mittels der Undulipodien ausgeführte, u. zw. unter mehr oder weniger innigem Kontakte mit der soliden Unterlage. Die mesophage Ernährungsweise unter Aufnahme einzelner Ernährungsobjekte mit den Mundlippen dürfte den Primat gehabt haben. Neben der allgemeinen Gastreatheorie gibt es noch eine Anzahl von speziellen phylogenetischen Theorien, die zur Grundlage die These vom Primat der planktonischen Knidarienformen haben. Deshalb sollen noch einige Argumente gegen alle solche Theorien angeführt werden.

Die Pflanzen waren vor den Tieren da und folglich konnten die Tiere nur dort erscheinen, wo es bereits Pflanzen gab, von welchen sie sich ernähren. Die pflanzlichen Planktonten zeigen keine Züge der Ursprünglichkeit. Darunter sind nur wenig zahlreiche Typen von Protophyten vertreten, und zwar solche mit Merkmalen sekundärer Anpassung an ein spezielles Biotop, welches gar nicht geeignet ist für ein uppiges Pflanzenleben (beachte vor allem die Armut der Hochsee an lebenswichtigen Stickstoff- und Phosphor-Salzen). Die Zusammensetzung der tierischen Planktonfauna sowie das Vorhandensein von allen Planktontypen gemeinsamen, speziellen Adaptationsmerkmalen, weisen ebenso auf die sekundäre Natur des planktonischen Biotops hin. Wir kennen keine bedeutendere Tiergruppe (die Chaetognathen scheinen die grösste zu sein, wobei *Spadella* doch nicht planktisch ist), welche ausschliesslich im Plankton vorkam. Alle Planktontypen stehen im genetischen Verhältnis zu Benthostypen, meistens sind es geradezu nur Larvalformen der Bodentypen. Merkwürdigerweise hat gerade diese Tatsache den Anlass dazu gegeben, diese Larven als Ahnenformen hinzunehmen, jedenfalls unter dem Einflusse des falsch angewandten Rekapitulationsprinzips.

Viel mehr hat die Ansicht für sich, dass der vorerst biotisch leere immense Meeresraum des offenen Wassers zuerst durch die Protophyten bevölkert wurde; dann eroberten die frei sich entwickelnden Keime der Bodentiere den neuen Lebensraum, der ihnen neben der Fülle von Nahrung auch die Verbreitungsmöglichkeit bot, und erst zuletzt unterliessen die Larven einzelner Bodentypen die Rückkehr in den ursprünglichen Lebensraum und verwandelten sich zu reinen Planktontypen. Bei vielen Tiergruppen waren es nur vereinzelte Arten, welche dies taten, bei anderen aber ganze Untergruppen. Das gilt sowohl für die Protozoen als für die Eumetazoen (planktonische Schwämme kennen wir nicht). Auch noch deshalb scheint das Plankton nicht die Wiege des Tierreiches gewesen zu sein, da das Leben im Plankton bereits spezielle Adaptationsmerkmale zur Voraussetzung hat.

Endlich soll betont werden, dass die radiäre Symmetrie, welche doch die ursprüngliche gewesen sein soll, gar kein Charakteristikum für die planktonischen Organismen darstellt. Im Gegenteil: so manche Tiertypen, die im erwachsenen Zustand als Bodentiere radiärsymmetrisch gebaut sind, besitzen im Plankton lebende, aber bilateralsymmetrische Larven. Der im allgemeinen radiärsymmetrische Bau der Knidarien gibt uns kein Anrecht dazu, dieselben aus planktonischen Tieren abzuleiten.

3. Die bisher formulierten Ansichten über die Phylogenie der Knidarien.

Die meisten Zoologen schlossen sich ohne weiteres der Haeckelschen Ansicht an, welche im Anschluss an seine Gastrea-Theorie gebildet wurde. Gemäss den einzelnen rein paläogenetischen Ontogenesen soll sich aus der Morea eine planktonische Blastea und aus dieser vermittelt einer Invagination die ebenfalls planktonische Gastrea entwickelt haben. Dann ging die Gastrea zum Boden des Meeres (warum?) über und die Entwicklung setzte sich des weiteren in drei Richtungen fort. Zwei davon führten zur sessilen Lebensweise. Einmal setzte sich die Gastrea mit der Mundöffnung fest und so entstanden die Schwämme unter Bildung neuer Körperöffnungen. Das zweite mal setzte sich die Gastrea mit ihrem Aboralpole am Grunde fest und um ihre Mundöffnung wuchsen die Tentakel hervor — dies war die Archhydra. In der dritten Richtung und dies ist die Hauptrichtung, die alle höheren Tiertypen hervorbrachte, ging die benthonisch gewordene Gastrea zur vagilen Lebensweise über und wurde folglich zur bilateralsymmetrischen Archhelminis.

Diese Grundlehre Haeckels wurde nachträglich verschiedentlich modifiziert, sehr oft in dem Sinne, dass die planktonische Phase der Knidarien-Phylogenie verlängert wurde; so z. B. meint Broch, dass sich die Gastrea zunächst in eine Actinula entwickelte, aus der man leichter

die trachylinen Medusen ableiten könnte. Wohl am weitesten in dieser Richtung, aber völlig abwegig, ging Moser mit ihrer Urmeduse-Theorie. So manche Zoologen halten die typische Hydromeduse als die Ausgangsform der Knidarien. Eine beachtenswerte Modifikation der Lehre Haeckels im entgegengesetzten Sinne finden wir bei Haacke; danach soll die Urform der Zoophyten zuerst bilateralsymmetrisch gebaut gewesen und erst nachtraglich durch das Festsetzen radialsymmetrisch geworden sein.

Die meisten Zoologen sehen auch heute noch in der Hydra die den Urknidariern am nächsten stehende Form (s. z. B. Franz), dabei lassen sie sich nicht beirren durch die Tatsache, dass weder bei Hydra noch bei anderen Hydrozoen in ihren Ontogenien eine Rekapitulation der typischen Blastaea, Gastrea samt Invagination zu sehen ist. Von anderen wurden verschiedene Modifikationen der Gastrula konstruiert (Planula, Placula, Parenchymella). Alles geht auf die Rechnung der Coenogenesen. Die sich bietenden Schwierigkeiten einer solchen Ableitung in oekologischer Hinsicht versuchte Kemna aus der Welt zu schaffen, indem er als Ursache für den Übergang zum Benthos die Makrophagie annahm.

Ohne unter dem Einflusse der falsch gedeuteten Ontogenetik zu stehen, haben sich die Paläozoologen früher als die Zoologen von den Übertreibungen emanzipiert und sich hauptsächlich auf die vergleichende Morphologie unter steter Berücksichtigung der oekologischen Umstände verlassen. Schliesslich stellten sie sich auf den richtigen Standpunkt, dass die Knidarien bilateralsymmetrische Tiere waren. Nicht die Knidariologen unter den Zoologen, sondern die Turbellarienforscher waren es, die sich der richtigen Spur näherten (Reisinger) und die Lösung der Bilaterienabstammungsfrage von der richtigen Aufklärung der Knidariophylogenie erwarteten. Solange man Hydra als der Urform der Knidarien am nächsten stehende Knidarienform ansah und die Gastrea-Theorie vertrat, gab es keine Möglichkeit für eine rationelle Lösung der Probleme.

3. Stammesgeschichte der Knidarien.

Vorerst sollen gewisse Tatsachen und leitende Prinzipien aufgezählt werden.

1. Nicht die Ontogenetik, sondern die vergleichende Morphologie unter intensiver Berücksichtigung der Ökologie soll als Grundlage der Phylogenetik dienen.

2. Weder die planktonische noch die festsitzende Lebensweise stellen das Primäre dar, vielmehr die vagil benthonische.

3. Damit im Zusammenhange konnte nicht die Rotationsform die Korperform der Eumetazoen-Ahnen gewesen sein, sondern eine heteraxon bilateralsymmetrische Form.

4. Es ist nicht zwingend anzunehmen, dass die Metazoen monophyletisch aus den Protozoen entstanden. Hier interessiert uns nur die Eumetazoenlinie.

5. Wie bereits in meinen früheren Arbeiten dargelegt, haben die Knidarien mit den übrigen »Coelenteraten« keine engeren verwandtschaftlichen Beziehungen. Spongien stellen einen isolierten Seitenzweig der Metazoen dar; die Ktenophoren sind zwar Eumetazoen, stammen aber von den polykladen Turbellarien ab und sind im Wege der Neotanie aus ihren planktonischen Larven entstanden zu denken. Ihre Medusenähnlichkeit ist auf eine Konvergenz zurückzuführen.

6. Unsere Aufgabe beschränkt sich daher auf die Erforschung der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Knidariern und den Turbellarien.

7. Unter Berücksichtigung der rezenten Tiere sehen wir ein, dass die primitivst organisierten Eumetazoen nicht unter den Knidariern, sondern unter den Turbellarien zu finden sind, sogar trotz der Tatsache, dass die festsitzende Lebensweise zur Vereinfachung des Gefüges führt. Da wir kein fossiles Material aus den Zeiten der Knidarienwerdung zur Verfügung haben und auch für die Zukunft kein solches zu erwarten ist, dürfen wir voraussetzen, dass auch in der geologischen Vergangenheit die Knidarien anatomisch höher standen, sogar die primitivsten unter ihnen, als es der primitive Typus der Turbellarien war.

8. Die Knidarien stellen einen spezialistischen, fest-sitzenden und daher radiärsymmetrischen Typus dar. Wir müssen daher die Knidarien für einen blinden Seitenzweig am Eumetazoenstamme halten. Also ging die fortschrittliche Stammesentwicklung nicht über die Knidarien.

9. Entgegen der sozusagen axiomatischen Ansicht, dass die Hydrozoen unter den Knidariern die primitivsten wären, vertrete ich nun den Standpunkt, dass es tatsächlich die Anthozoen seien. Infolge der festsitzenden Lebensweise entwickelten sich die Knidarien, was den allgemeinen Bauplan anbelangt, regressiv oder rückschreitend. Der Hydropolyp bedeutet nicht den Ausgangspunkt der phylogenetischen Reihe, sondern vielmehr ihren Abschluss.

10. Mit sehr bezeichnender Ausnahme der Anthozoen kommen die Knidarien in zwei Erscheinungsformen vor: als sessile Polypen und als planktonische Medusen. In Übereinstimmung mit der Mehrheit der Knidarienforscher sehen wir in der Polypenform das Ursprüngliche. Ganz unabhängig voneinander entwickelte sich einmal aus dem Skyphopolypen die Skyphomeduse und das zweitemal aus dem Hydropolypen die Hydromeduse, u. zw. infolge einer Anpassung an den planktonischen Lebensraum unter Übernahme der geschlechtlichen Fortpflanzungsfunktion.

Bei einer Betrachtung der phyletischen Verhältnisse zwischen den Turbellarien und Knidariern bieten sich uns drei Denkmöglichkeiten. Erstens könnten sich die beiden Tiertypen aus einer gemeinsamen, einfach organisierten planuloiden Urform entwickelt haben. Dies wäre die am meisten indifferente Hypothese, a priori sehr wahrscheinlich, namentlich, wenn wir die Haeckelsche Lehre insofern modifizieren, dass wir die Stammform als benthonisch lebend mit planktonischem Jugendstadium hinnehmen. Was die Turbellarien anbelangt, so haben sich auch die modernen Turbellariologen ganz der Ansicht v. Graffs angeschlossen; also wären die Acoelen unter den Turbellarien die primitivsten. Doch kann uns Knidariologen diese Hypothese gar nicht befriedigen. Die Bilateralsymmetrie der Axialorgane der Anthopolypen neben vielen anderen Vorkommnissen bliebe dabei unaufgeklärt.

Gemäss der zweiten Möglichkeit hatten sich die Turbellarien aus den Knidarien entwickelt, etwa unter Vermittlung der Ktenophoren (Semper-Lang). Diese Hypothese wurde inzwischen von den Turbellariologen ganz aufgelassen und zwar mit Recht, namentlich seitdem die Verwandtschaftsverhältnisse der Ktenophoren aufgeklärt sind. Auch die Goettesche Skyphula-Hypothese ist abzulehnen.

Als dritte Hauptmöglichkeit bleibt uns die Ableitung der Knidarien von den Turbellarien. Auf den ersten Blick, namentlich wenn wir versuchen, die »niedersten« Hydropolypen mit den höheren Turbellarien zu vergleichen, erscheint das Unternehmen wenig aussichtsvoll. Anders liegt die Sache, wenn wir den Anthopolypen mit einem rhabdocoelen Turbellar zum Vergleiche heranziehen. Durch diese These erklärt sich vieles, was bisher unverständlich war, ohne sonst auf unüberwindliche Schwierigkeiten zu stossen. Wie überall sonst im Tierreiche, so war es auch bei den Knidariern eben die festsitzende Lebensweise, welche zur progressiven Vereinfachung des allgemeinen Körperbaues führte, u. zw. in der Richtung: — Rhabdocoelien — Anthozoen — Scyphozoen — Hydrozoen. Dessenungeachtet konnte sich die Entwicklung in gewissen Hinsichten (das Knidom!) auch progressiv gestalten.

Unsere neue These unterscheidet sich von der nächsten alten dadurch, dass wir nicht von einer niederen planuloiden Ausgangsform ausgehen, sondern von einer richtigen Turbellariienstufe, und an diese den Anthozoentyp anknüpfen. Jetzt gehen wir daran, die Belege zur Stütze unserer Theorie zu geben, sowie die problematischen Tatsachen im Lichte unserer Theorie zu beleuchten.

4. Die Paläontologie und die Turbellarientheorie.

O. Kuhn geht wohl zu weit, wenn er die Ansicht vertritt, dass der Paläontologe allein für die Organismengeschichte zuständig wäre. In unserem Falle z. B. kann die Paläozoologie gar nichts direktes aussagen und wird es auch in Zukunft nicht tun können. Und trotzdem kann uns die

Paläozoologie gute Dienste leisten. Erschwert wird die Aufgabe dadurch, dass unter den Paläontologen die Meinung stark vertreten ist, dass die Hauptbautypen (Archaetypen) selbständig und voneinander unableitbar seien. Sogar unter den Zoologen gibt es Vertreter eines solchen Standpunktes (z. B. Woltereck gerade auch hinsichtlich der Hohltiere). Einen sehr guten Dienst leisteten die Paläontologen und Zoologen dadurch, dass sie trotz der Aussage »die Wurzel der Coelenteraten ist unbekannt« (O. Kuhn), zum Standpunkte sich durchgerungen haben, dass wir uns die Stammform der Nesseltiere als bilateral gebaute, kriechende oder freischwimmende Organismen vorzustellen haben. Hier greift die vergleichende Anatomie erfolgreich ein.

Wichtig ist ferner die Tatsache, dass die verfügbaren Fossilien nicht gegen unsere Theorie sprechen; in Gegenteil, wenn auch keine Zwischenformen darunter vorhanden sind, so bieten sie uns doch sehr wertvolle Stützen, sogar für die These vom Primat der Anthozoen.

Es scheint, dass sich bereits in Zeiten, aus welchen uns keine erkennbaren Fossilien erhalten sein konnten, nicht nur die Entwicklung der Urknidarien aus den Turbellarien vollzog, sondern sogar schon die Weiterdifferenzierung der Knidarien in die drei Haupttypen; erst verhältnismässig genug später erlangten einzelne Knidariengruppen fossilisierbare Skeletteile, zu welchen wir auch die Scheibengallerte der Medusen zählen müssen. Unbestreitbare Reste von Anthozoen, u. zw. waren es die Tetracorallia, in grösseren Mengen fanden sich erst im Untersilur (Ordovizium) vor. Nur scheinbar paradox muss es erscheinen, dass unter den ältesten Fossilien der Abdruck einer Meduse, wahrscheinlich einer Skyphomeduse, gefunden wurde (Hinds).

Aus Silur und Devon sind ebenfalls Fossilfunde von Medusen bekannt geworden. Wenn wir bedenken, dass bereits im Vorpalaäozoikum hoch differenzierte Medusen lebten, so wird es klar, dass sich die Ausdifferenzierung der drei Haupttypen der Knidarien bedeutend früher hat vollziehen müssen.

Nach dem, was wir über die Skelettbildung bei rezenten Knidariern wissen, können wir schliessen, dass die erste

Skelettbildung diejenige in Form von zartem chitinoiden Periderm gewesen sein muss, die vor später eingetretener Mineralisation kaum fossilisierbar war. Und auch als sie es geworden war, waren die kegelförmigen Theken noch wenig charakteristisch, um sie als zu einzelnen Haupttypen der Knidarien gehörend erkennen zu können. So konnte es geschehen, dass bevor erhaltungsfähige und erkennbare Polypenreste vorhanden waren, sich bereits fossilisierbare Medusen entwickelten.

Die Stromatoporidae sind eher eine sehr spezialisierte Gruppe, fraglich, ob überhaupt zu den Knidarien gehörend, als Hydrozoen. Jedenfalls haben ihre Astorhizen gar nichts mit der Medusenbildung gemeinsames. Unter Berücksichtigung der *Stephanoscyphus*-Arten mit kegelmantelähnlichen Theken kann man wohl der Auffassung Kiderlen's und Bouček's zustimmen, dass die Konularien, oder wenigstens ein Teil zu dieser Gruppe heute gerechneter Arten, wirklich den Scyphozoen nahe standen. Wahrscheinlich handelte es sich um einen blinden, ausgestorbenen Seitenzweig; denn die wirklichen Skyphomedusen bilden sich auf andere Art und Weise als z. B. von Kiderlen die Bildung der freischwimmenden Konularien dargestellt wird. Übrigens hat es, wie es scheint, bereits im Algonkium echte Skyphomedusen gegeben. Für unsere Lehre erscheint es wichtig, dass gerade die ältesten Konulariden (z. B. *Serpulites*) disymmetrisch gebaut waren. Für die vergleichende Morphologie sind jedenfalls auch die erhalten gebliebenen Reste der sonst ausgestorbenen Seitenzweige von Interesse, da sie uns über damals herrschende Entwicklungstendenzen (= Mutationsrichtungen) informieren.

Die Konstruktionen des Vl. Okulitsch über die vermutliche Anthozoenwerdung können wir nicht nur vom Standpunkte der Turbellarientheorie der Knidarien, sondern schon auf Grund unserer allgemeinen Kenntnisse über die Knidarien nicht gutheissen. Wir finden keinen Grund für die Ansicht, dass die Anthozoen primär kormische Formen wären. Überall im Tierreiche sehen wir, dass der Kormenzustand sich sekundär infolge der festsitzenden Lebensweise aus dem solitären entwickelte. Die Hauptstütze, welche wir

für unsere Theorie in der Paläozoologie finden, ist die sehr wichtige Tatsache, dass gerade die Anthozoen vom Haus aus bilateralsymmetrisch veranlagt sind, u. zw. gerade was ihre innere Organisation anbelangt. Um diese Tatsache kann kein Paläozoologe und ebensowenig kein Zoologe herum. Nur die Frage kann gestellt werden, ob dieser Zustand als primär oder als sekundär erworben aufzufassen ist. Während die Zoologen, teilweise in bizarren Thesen der Tatsache der Bilateralsymmetrie bei Anthozoen gerecht zu werden suchten, waren es die Paläozoologen, welche den richtigen Weg fanden (vor allen war es Schindewolf), ohne jedoch die notwendigen Konsequenzen betreffs der Phylogenie der Knidarien daraus zu ziehen. Schindewolf gelang der strikte Beweis, dass die Tetrakorallen und somit alle Anthozoen primär bilateralsymmetrisch sind, und sehr richtig folgerte er, dass die Coelenteraten, rechte Knidarien, eine Seitenlinie darstellen. Im Anschluss an Schindewolf betonte O. Kuhn sehr richtig, dass nun »alle Theorien zu revidieren und abzulehnen sind, welche von den Radialia (Colenteraten) die Bilaterien ableiten und in der Ontogenie von Larven den Übergang von der Radialität zur Bilateralität suchen«. Damit erhielt die Zoologie eine reiche Gabe von Seiten der Paläozoologie. Der Zoologie war es vorbehalten, die notwendigen letzten Konsequenzen zu ziehen. Es ist geradeaus verwunderlich, für uns Zoologen aber sehr willkommen, dass sich in der Hauptlinie der Knidarien, bei den Anthozoen, trotz so lang andauernder festsitzender Lebensweise klare Spuren der einstigen Bilateralsymmetrie erhalten haben; in den beiden Seitenlinien, welche keine primär solitären Arten mehr enthalten, aber spurlos von der sekundär erworbenen Radialsymmetrie verdrängt wurde.

5. Der Einfluss der festsitzenden Lebensweise.

Wann immer es im Tierreiche während der geologischen Zeiten zu lang andauerndem Festsitzen an der Unterlage kam, und dies geschah sehr oft und bei sehr verschiedenen Bautypen der Tiere, entsteht ein nicht verkennbarer charakteristischer Habitus, dessen Hauptzug eben der Hang

zur zunächst nur ausseren Radialsymmetrie ist. Daher bildet den Ausgangspunkt aller Betrachtungen über die Phylogenetik der Knidarien die Auseinandersetzung über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise.

Was die Knidarien vor allen anderen sessilen Tieren auszeichnet und was die Bedingung zur Ausbildung eines so reinen radialsymmetrischen Zustandes bildete, wie bei keinem anderen sessilen Metazoeotypus, ist ihr primär aprokter Zustand, d. h. das primäre Fehlen eines Afters. Andere Hauptzüge der Form, wie der walzenförmige Körper, der Tentakelkranz um die terminal gelegene Mundöffnung, die Ausscheidung eines Schutz- bzw. Stützskelettes, die Reduktion des Nervensystems, der Sinnesorgane, der Muskulatur (welche sonst der freien Beweglichkeit dient), des Exkretionsorgans mit Vereinfachung der Genitalorgane, alles das haben die Knidarien gemeinsam mit so zahlreichen anderen Tiertypen mit festsitzender Lebensweise. Nur zwei von bedeutenderen allgemeinen Merkmalen sind unter allen festsitzenden Typen den Knidarien eigentümlich: das progressiv entwickelte Knidom und die entodermale, ursprünglich röhrenförmige Achse der Tentakel. Für beide dieser Besonderheiten lässt sich ihr turbellarischer Ursprung unschwer nachweisen. Dazu kommt noch der Hang zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung, für welchen dasselbe gilt.

Die zur Homomorphie führenden Folgen der festsitzenden Lebensweise verleiteten die älteren Systematiker zur Vereinigung ganz heterogener Tiertypen in eine höhere Einheit. Jedoch lässt sich bei genügender Berücksichtigung aller Details der Morphologie und Entwicklung stets die verschiedene Herkunft der ähnlich, d. h. polypoid aussehenden Ökotypen feststellen; sogar in Fällen, in denen aus ein und demselben Grosstypus zum wiederholtenmale der Übergang zur festsitzenden Lebensweise bewerkstelligt wurde (z. B. unter den ameren und oligomeren Würmern) unter den ersteren sind es eben die Knidarien, die Kamptozoen und die Temnocephalen als grössere Gruppen, und noch einige kleinere (z. B. einige Rotatorien). Was die Knidarien vor anderen festsitzenden Tiertypen in ökologischer Hin-

sicht noch auszeichnet, ist ihr primär makrophages Regime, welches wohl ein Erbe von ihren turbellarischen Ahnen darstellt.

Da die Knidarien wohl die ältesten Festsitzenden unter den Eumetazoen sind und daneben die einfachste Organisation von Haus aus besaßen, so kam es bei ihnen zur Bildung von polymorphen und einheitlichen Kormen mit völlig apersonalen Kormenteilen; namentlich unter den Hydrozoen. Die reinste Radialität errangen die Hydrozoen und behielten sie auch nach teilweiser Rückkehr zur freien Lebensweise, nämlich in der Form der planktonischen Medusen. Einen Parallellfall dazu sehen wir in den Echinodermen, deren Larven aber treu die Bilateralität der Ahnen bewahrten und damit den Beweis liefern, dass die planktonische Lebensweise nicht zur Radialität zwingt. Wir stimmen aber nicht mit Grobber's Ansicht überein, dass in der Ahnreihe der Echinodermen vor der Cephalodiskoidstufe eine freischwimmende bestanden haben muss. Mir scheint es viel wahrscheinlicher zu sein, dass es die Stufe eines an der Unterlage kriechenden oder gleitenden Wurmes war.

Während die Oligomeren mehr oder weniger allgemein unter dem Einflusse der halb- oder ganz sessilen Lebensweise entstanden (Tentakulaten!), sind es unter den Chordoniern die Tunikaten allein, in deren Rahmen der isolierte *Octacnemus* den höchsten Grad der Radialität erreichte.

Wohl als die charakteristischste Bildung, welche als ein Produkt der Sessilität anzusehen ist, sind die Tentakel. Sie erscheinen schon bei halbwegs sessiler Lebensweise in Form von Körperauswüchsen in grösserer Anzahl um die Mundöffnung, gelegentlich auch um die Afteröffnung herum. Ihre Funktion ist sehr wichtig und vielfach, jedoch ist jedenfalls die hauptsächliche darunter die Ernährung. Bei verschiedener anatomischer Herkunft spüren sie bei den Makrophagen einmal individuell als Fangfäden funktionierend der sich wehrenden Beute nach ein andermal sammeln sie mässig ausgestreckt und unter Zilienschlag die Kleinobjekte und führen dieselben der Mundöffnung zu.

Die Tentakel der Knidarien sind ursprünglich Fangfäden; beim sekundären Übergang zur Mikrophagie oder Epizoisismus neigen sie zur Reduktion und können schliesslich ganz verschwinden. Wir leiten die Knidariertentakel, wie weiter unten gezeigt werden soll, von der paarigen Tentakelbildung der Turbellarien ab.

6. Die ökologischen Vorbedingungen beim Übergang zur festsitzenden Lebensweise.

Die von uns vorausgesetzte Entstehung eines Radialtypus aus einem Bilateraltypus kann nur dann annehmbar werden, wenn es uns gelingt, die dazu führenden ökologischen Vorbedingungen klarzumachen. Gemäss unserer Turbellarientheorie leiten wir die Knidarien nicht etwa aus irgend einer neutralen planuloiden Urform ab, sondern aus guten Gründen, die weiter unten angegeben werden, aus bereits vollauf ausgebildeten rhabdocoeloiden Turbellarien, mit ausgesprochener Neigung zur Bildung von Darmdivertikeln, also mit einem Pharynx und Gastrovaskularsystem versehen, das kleine Divertikel in das bereits vorhandene Tentakelpaar entsendet.

Zur Ablenkung in Richtung des Abweges, der zur Sessilität führte, war von entscheidender Wichtigkeit die Eigenschaft der Ausgangsform, so verschiedene Drüsenzellen in ihrer Haut zu differenzieren. Darunter sind besonders die Klebdrüsen, sowie jene mit teilweise geformtem Sekrete hervorzuheben. Die ersteren, am Schwanzende gehäuft, boten die Möglichkeit zur vorerst vorübergehenden Fixation an der Unterlage, wobei die gut ausgebildete Körpermuskulatur das Hervorheben des Vorderkörpers und somit das Beherrschen des Wasserraumes oberhalb des Bodens zum Zwecke des Beutefanges ermöglichte. Dies bedeutete nichts weniger als den Beginn der Eroberung eines neuen, wohl ausgiebigen Lebensraumes mit freischwimmendem, massig grossem Getier. Sogar unter den rezenten Turbellarien findet man Arten mit nicht abgeplattetem Körper und ähnlichen Eigenschaften vor (terminale Mundöffnung, Neigung zum

Hervorheben des Vorderkörpers usw.). Selbst Arten mit mehr oder weniger viereckigem Querschnitte sind darunter, welche einen leichten Start zur tetrameren Radialität gestatten würden. Auch sonst ist eine gewisse, unter bestimmten Umständen sich kundgebende Neigung zur Radialität bei den Turbellarien nicht zu verkennen (schöne Beispiele findet man unter den Polykladen).

Ein Teil der alten rhabdocoeloiden Turbellarien, anstatt langs der Bodenfläche der Beute nachzulaufen, zog es vor, gelegentlich unter Festklebung stehen zu bleiben und sich über den Boden zu heben, um die vorbeischwimmenden Beutetierchen mit Hilfe der spezialisierten Drüsenzellen zu fangen, welche sich besonders an den bereits vorhandenen und weiter sich mehrenden Körperauswüchsen häuften. So konnte sich ganz allmächtig, ohne Intervention von ausserordentlichen Faktoren (etwa einer Proterogenese, von Grossmutationen oder von Sprüngen) aus einem Bilateraltyp ein Radialtyp entwickelt haben. Der Selektion blieb es vorbehalten, schrittweise die nicht mehr notwendigen oder nicht mehr nützlichen Einrichtungen zum Schwinden zu bringen und die schon in der Anlage vorhandenen, jetzt willkommeneren Eigenschaften grosszuzüchten. Ganz von selbst ergibt sich die Notwendigkeit, die Anthozoen, die am meisten die überlieferte Bilateralität bewahrten, für die ursprünglichsten Knidarien zu halten und die einfachst gebauten und rein radialen Hydrozoen an das Ende der Reihe zu stellen, u. zw. mit Rücksicht auf die Tatsache, dass die langandauernde Sessilität zur Vereinfachung der Organisation führt. Die Entwicklung verlief zwar im Grossen in regressiver Richtung, im Kleinen jedoch auch progressiv, namentlich was die Adaptivmerkmale anbelangt. Stark progressiv zeigte sich die Entwicklung in allen Fällen des sekundären Überganges zur Freibeweglichkeit, sei es, dass es sich um Personen (Individuen), d. h. Medusen, sei es, dass es sich um Kormen (Siphonophoren) handelt. Die inneren Organe zeigten sich als konservativer gegenüber den ausseren, die die allgemeine Form bedingen.

7. Die Tatsachen, auf welche sich die Turbellarien-Theorie stützt und ihre Beleuchtung durch dieselbe.

Die wichtigsten dieser Tatsachen sind die folgenden: 1. Einen acolen Typus gibt es unter erwachsenen Knidariern überhaupt nicht; 2. Das Gastrovaskularsystem der Knidarien, namentlich jenes der Anthozoen mit ektodermalem Schlunde, kann leicht von jenem der höher stehenden Turbellarien abgeleitet werden; dasselbe gilt hinsichtlich des Muskelsystems und der Drüsenzellen, welche bereits in sehr differenziertem Zustande überliefert werden; 3. Tentakel mit eingewachsenen Darmdivertikeln, obwohl nur in einem Paare vorhanden, sind ausser bei Knidariern nur noch bei Turbellarien entwickelt. In oekologischer Hinsicht ist unsere Hauptvoraussetzung, dass der Planula als planktonischem Wesen gar keine phyletische Bedeutung beizumessen ist. Auch die Ausgangsform für die Turbellarien war wohl eine benthonische Form. Ferner scheint uns von Bedeutung zu sein die Tatsache, dass die älteren Larven der Knidarien die Fähigkeit bewahrten, nach absolvierter Planktonphase nach Art der Turbellarien am Boden des Meeres zu kriechen, um sich einen entsprechenden zusagenden Festsetzungsplatz aufzusuchen. Auch die allein primär solitären Formen unter den Anthozoen bewegen sich auf der Unterlage in ursprünglicher Art. Nur die Anthozoen blieben primär medusenlos.

Was die allgemeine Körperform der Knidarien anbelangt, so unterliegt wohl keinem Zweifel die auch bisher allgemein geteilte Ansicht, dass die Polypenform die ursprünglichere ist; diese leiten wir direkt von jener der Turbellarien ab, wobei zu berücksichtigen ist, dass diese nur in speziellen Fällen die einseitig abgeplattete ist, und dass manche Arten unter ihnen Fixationsvorrichtungen am Schwanzende ausgebildet haben. Unter Körpervergrosserung und Verstärkung des Muskelschlauches infolge der Bewegungsart bei Auflösen der allgemeinen Ziliatur ging die Entwicklung der Körperform bei den Turbellarien weiter in der Wurmrichtung vor sich. Die Knidarien aber die sich mit dem aboralen Ende fixierten, blieben diesbezüglich sehr

konservativ. Die Walzenform wurde allgemein beibehalten; höchstens wird dieselbe zur Becherform modifiziert, indem sich um die terminal gestellte Mundöffnung ein kräftiger Tentakelkranz entwickelte und der zentrale Teil des Darmes als Zentralmagen verbreitete; dieser Teil blieb meistens skelettlos und aus diesem Körperabschnitte bildete sich ursprünglich durch Querteilung zweimal die sekundär zur planktonischen Lebensweise übergegangene Medusenform unter physiologischer Umkehr der Körperachse.

Es ist ein Leichtes, die wichtige Tentakelfrage vom Standpunkte der Turbellarientheorie aus zu lösen. Auf Grund der bei so manchen Organen der Turbellarien zu beobachtenden Neigung zur Vermehrung leiten wir den Tentakelkranz der Knidarien vom Tentakelpaar der Turbellarien ab, in welches die Darmdivertikel sich erstreckten. Aus Tragern der Sinnesorgane wurden zusätzlich unter Heranziehung bereits vorhandener Drüsenzellen mit geformtem, explosionsfähigem und giftigem Sekret sehr leistungsfähige Fangarme. Die Temnocephalen unter den Turbellarien bieten uns eine Parallelreihe zur Illustration einer Tentakelkranzwerdung; allerdings besitzen diese Tentakel keine entodermale Achse, da die Temnocephalen von Formen abgeleitet werden, deren Darm überhaupt nicht zur Divertikelbildung neigt; ihre Verwendung ist aber jener der Knidariertentakel gleich.

Jetzt wissen wir, warum gerade die hohlen Tentakel die primären, die soliden die abgeleiteten sind, und warum gerade die Anthopolypen fast nur hohle Tentakel ausbilden. Je kleiner die Polypen werden, desto weniger ist die Höhlung in der Tentakelachse notwendig. Die Ableitung des Tentakelkranzes von einem Tentakelpaar findet ihre Stütze in so manchen während der Ontogenien beobachteten Tatsachen, sogar bei sonst schon völlig radiärsymmetrischen Formen (z. B. das Erscheinen der ersten Tentakel nur in einem Paare bei den Scyphopolypen und Narkomedusen); damit ist zugleich die Ableitung der Radiärsymmetrie von der bilateralen angedeutet (z. B. dissymmetrische junge Skifistomen).

Was den allgemeinen inneren Bau anbelangt, so wollen wir vorerst betonen, dass weder die Turbellarien noch die Knidarien euepithelial gebaute Typen sind. Die

letzteren sind es nur scheinbar, u. zw. hauptsächlich die Hydrozoen unter ihnen. Ansonsten finden wir in der Literatur sehr verschiedene Ansichten betreffend die Auffassung der Körperschichten und ihrer Verhältnisse zu den Keimblättern. Daher kommt die so verschiedentliche Bezeichnungsweise der Schichten, besonders der mittleren. Unserer Ansicht nach trägt die Hauptschuld daran die Gastrea-theorie mit ihren Folgen, besonders hinsichtlich des Primats der Hydrozoen. Die Turbellarientheorie der Knidarien bringt auch in diese Wirrnis Klarheit und Übersichtlichkeit. Danach erben die Knidarien von den turbellarischen Ahnen den parenchymatösen Körperbau, wobei das Parenchym den Mutterboden auch für die beiden Epithelien, für das ektodermale oder Haut-Epithel, und für das entodermale oder Darm-Epithel abgibt; daher rührt das vielfach beobachtete enge Verhältnis zwischen Haut und Parenchym. Wieder finden wir die ursprünglichsten Verhältnisse bei den Anthopolypen (vergl. die acht verschiedenen Schichten im Querschnitt eines Aktiniententakels). Infolge des Festsitzens und damit zusammengangenden Kormenzustands kommt es zur immer umfangreicheren Rückbildung des Parenchyms und immer deutlicherer Epithelisation, die bei den Hydrozoen ihren Höhepunkt erreicht hat. Neben den Euepithelien blieben nur die Subepithelien als Reste des Parenchyms übrig und dazwischen die Interzellularsubstanz, nun in Form einer zellenlosen interstitiellen Lamelle, die meistens als die scharf gezogene Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm, besser zwischen Haut und Darm, angesehen wird, was sie aber tatsächlich gar nicht ist. Die Epithelien, hier in breiterem Sinne gedacht, übernehmen schliesslich fast alle Körperfunktionen; sie liefern sogar oft die Geschlechtsprodukte selbst. Bei den spezialistischen Plathelminthen wird das gegensätzliche Extrem erreicht, indem es schliesslich bei den endoparasitischen Cestoden keine Epithelien mehr gibt: der Darm verschwindet spurlos und das Hautepithelium geht in dem Parenchym unter. Sowohl in der Ontogenie als im Funktionszustande besteht eine innige Verbindung namentlich zwischen der Haut und dem Parenchym (ev. zum Subepithelium reduziert). Sogar das Muskelsystem kann als

selbständige Schichte verschwinden und bloss aus Anhängseln der Haut sich aufbauen, ein Zustand, den nicht die Knidarien, wie wir sehen werden, ersonnen haben, sondern die Turbellarien. Damit im Zusammenhange steht auch die Tatsache, dass die Grenze zwischen der Haut und dem Darne durch Versenkung bzw. Ausstülpung so leicht verschiebbar ist, oder des öfteren ein Durchbruch des Darmlumens nach aussen stattfindet unter Poren- und Anastomosenbildung.

Das Gastrovaskular-System. Die bisherige Auffassung dieses Systems basiert auf der Lehre Leuckart's, dass es sich dabei um eine Kombination von Enteron und Coelom handelt. Auf Grund dieser an sich falschen Auffassung vereinigte man ganz heterogene Tiergruppen, wie Schwämme, Knidarien und Ktenophoren in eine systematische Einheit, die der Coelenteraten. Indessen hat das Kanalsystem der Spongien gar nichts mit dem Gastrovaskularsystem der Knidarien zu tun. Jenes der Ktenophoren hatte man ursprünglich mit diesem der Knidarien gleichgestellt, indem man die Ktenophoren von Hydromedusen ableitete. Von den Ktenophoren hatten dann die Turbellarien ihr Gastrovaskularsystem erhalten. Darauf gründete sich der Versuch, auch die Plathelminthen zu den Coelenteraten zu ziehen. Die lange Entwicklungsreihe hätte bei einer Archhydra mit glattem Darm begonnen und über die Sackbildungen der Scyphopolypen zu den Mesenterien der Anthopolypen und endlich zu den Darmdivertikeln der Ktenophoren und Platyhelminthen geführt haben sollen. Wir hätten also eine progressiv sich entwickelnde Gradation der Komplikation vor uns. Aus den Anthopolypen wollte man sogar direkt die enterocoelen Coelomaten ableiten (Sedgwick).

Die neue Auffassung stellte die überlieferte auf den Kopf. Gerade die Untersuchung des Gastrovaskularsystems liefert gute Stützen für unsere Theorie. Nachdem die Schwämme endgültig aus dem Kreise der Coelenteraten entfernt wurden, die Ktenophoren aus der unmittelbaren Verwandtschaft mit den Knidarien entrückt sind und die modernen Turbellariologen die Abstammungsfrage der Turbellarien bis auf die Zeit der Lösung der Knidarienfrage aufschoben, ist die Situation sehr vereinfacht und übersichtli-

cher geworden. Es genüge als die Grundlage für weitere vergleichend anatomische Arbeit zu den Verhältnissen der Turbellarien jene der Anthopolypen und nicht die der Hydropolypen hinzuzunehmen, um eine befriedigende Lösung zu bekommen. Weil die Knidarien von altersher sessile Tiere sind, ist es viel natürlicher a priori vorauszusetzen, dass die anatomisch höher stehenden Anthozoen primäre Verhältnisse aufweisen, da wir mit regressiver Entwicklung zu rechnen haben. Das Gastrovaskularsystem als solches entwickelte sich also unter den Turbellarien als freibeweglichen bilateralsymmetrisch gebauten Tieren. Von ihnen übernahmen es die sessil gewordenen Anthozoen und modifizierten es in der Richtung einer Radialsymmetrie, um es in den beiden Seitenzweigen immer mehr abzubauen, bis es bei den Hydropolypen, was die Person anbelangt, wieder zum Zustande eines einfachen Darmrohres (im Falle solider Tentakel) kam. Die freilebend gewordenen Medusen gewannen wieder ein reich entwickeltes peripheres Kanalsystem, wie ein ähnliches unter den polykladen Turbellarien zustandekam. So fasst die Turbellarien-Theorie das Gastrovaskularsystem der Knidarien auf.

Den Ausgangspunkt unserer Untersuchung selbst bildet das Problem, was eigentlich die Mesenterien (»Septen«) des Anthopolypen sind; sind sie Vorstülpungen der »Mesogloea«, welche die Magenwand sozusagen passiv gegen das Zentrum des Magens vortreibt, oder stellen sie aktiv gegen die Körperwand vorwachsene Darmfalten dar? Betrachtet man den statischen, fertigen Zustand, so wird man wohl, wie es bisher ganz allgemein geschah (vergleiche die Zitate im Texte!) zum Schlusse kommen, die Mesenterien seien wirklich von der Peripherie gegen den Magen reichende Längsscheidewände. Die Ontogenetik belehrt uns aber eines Besseren: es handelt sich in der Tat um die mit der Zeit etwas modifiziert durchgeführte Längsfaltung der Darmwand, wobei, namentlich in fortgeschrittenerem Stadium der Mesenterienentwicklung, auch die Mesogloea, d. h. das Parenchym mitwirkt.

Zur alten Auffassung der Mesenterienbildung trug zweifellos viel die Entstehungsweise der Sklerosepten bei, die

aber etwas wesentlich verschiedenes gegenüber der Mesenterienbildung darstellt, weshalb auch beide Bildungen terminologisch unterschieden werden sollen.

Sind wir einmal darin einig, dass das Darmrohr der Anthropolypen langgefaltet ist, dann fragt es sich, ob diese Langsfalten den Darmdivertikeln der Turbellarien homolog seien? Ein näherer Vergleich beider Bildungen gestattet uns die Frage zu bejahen. Unter den Plathelminthen, insofern sie nicht zu volligen Endoparasiten wurden, gibt es eine allgemeine Neigung zur Bildung der Darmdivertikel, oder mit anderen Worten und statt morphologisch lieber mehr physiologisch ausgedrückt, zur Vaskularisierung der Körperperipherie. Bei nachträglich eingetretener Abplattung des Körpers nahm die Vaskularisierung bei den Turbellarien die Richtung einer gegen die beiden Körperseiten orientierten Divertikelbildung an mit eventueller Verästelung und Anastomosenbildung. Es sind indessen bekannt auch Fälle von Divertikelbildung rings herum in allen Querrichtungen auf die Längsachse, aber in verschiedenen Horizonten. Man wird sich unschwer entschliessen zuzulassen, dass nach erfolgter Festsetzung und Aufrichtung des Körpers diese Neigung zur Querdivertikelbildung eine Längsrichtung einnahm und aus den kürzer gewordenen Divertikeln allmählich und zum Teil wenigstens Langsfalten wurden. Ich bin überzeugt, dass man bei speziell darauf gerichteter nachtraglicher Untersuchung wenigstens unter rhabdocoelen Turbellarien Fälle mit Langsfalten des Darmrohres finden wird. Echte Divertikelbildung oder diesen ähnliche Bildungen kommen auch bei den Knidariern vor. Vor allem erhielten sich solche im Tentakelapparat, dann bei den Medusen gelegentlich der Bildung des Kanalsystems, bei der Anlage der ersten Magensäcke des Scyphistoma usw.

Der Übergang von Divertikel- zur Faltenbildung wurde auch durch die Reduktion des Parenchyms und der Muskulatur bedingt. Die Turbellariologen schreiben der Aktivität der Körpermuskulatur bei der Darmdivertikelbildung eine, wie mir scheint, gar zu grosse Rolle zu. Die aktivste Rolle spielt wohl die Darmwand selbst. Bei der speziellen Formgebung der Mesenterialfalten trug zweifellos die Entwick-

lung der Mesenterialmuskulatur viel bei, wobei die allgemeine Betonung der Längsrichtung bei der Polypwerdung zum besonderen Ausdrucke kam. Die Mesenterien wurden, sich zunächst progressiv entwickelnd, zu wichtigen inneren Organen; sogar die Gonaden mit den sich allmählich rückbildenden Hilfsorganen wurden in die Faltentäler versetzt.

Bei der später eingetretenen Verkleinerung der Personen und Kormenbildung wurde die Vaskularisierung der ohnehin schwindenden Peripherie immer mehr entbehrlich, dies umsomehr, als parallel dazu die Oberfläche des Darmrohres sich relativ vergrösserte. Aus den zahlreichen weit gegen das Zentrum und tief gegen das Fussende reichenden Mesenterien wurden bei den Scyphopolyphen die wenig zahlreichen und nur seicht reichenden Taeniolen, um endlich bei den Hydropolyphen ganz zu verstreichen, höchstens finden sich in der Oralregion unstete und unechte Längsfalten als letzte Reste des einst reich entwickelten Mesenterialapparates. Bei kormenbildenden Anthopolyphen verstreichen die Mesenterien sogar vollkommen am Übergang vom Anthokodium in die apersonelle Solenia. Selbst bei den kleingewordenen Polyphen kann sich die Zahl der Mesenterien bis auf 6 reduzieren (kormische Antipatharien).

Bei der Reduktion des Septalapparates wirkte zweifellos auch das Schwinden des Pharynx mit, was wohl mit dem Übergang zur Mikrophagie im ursächlichen Zusammenhang stehen mag. Im gleichen Sinne mochte an dieser Reduktion des weiteren, dies gilt namentlich für die Madreporarien, auch die Ausbildung eines reichen Kalkskelettes mitgewirkt haben, was mit bedeutender Vergrösserung der Darmoberfläche verbunden war. Parallel zur Reduktion der Mesenterien, wobei zweifellos die Kormenbildung stark beteiligt war, ging auch die Reduktion der mesenterialen Muskulatur und so entstanden die für die Scyphozoen charakteristischen Taeniolen. Während sie bei kormischen Arten (z. B. *Stephanoscyphus racemosus*) noch in grösserer Anzahl vorhanden sind und Gonaden enthalten, blieben bei dem sekundär solitären Scyphistoma nur vier davon übrig unter völligem Schwund der entodermalen Muskulatur, ohne Gonaden zu enthalten und mit je einem ektodermalen

Muskelbündel, das vielleicht auf die Langmuskelfaser des freien Mesenterialendes bei Aktinien zurückgeführt werden kann. Der Hang zur Tetramerie wurde von den turbellari-schen Ahnen übernommen und diente als Ausgangspunkt zur vielfachen Radialsymmetrie. Die tetramere Radialsymmetrie begegnet uns sehr oft auch bei den Hydrozoen.

Während die Vereinfachung des Gastrovaskularsystems axial progressiv sich entwickelte, trat nachträglich bei Änderung der Lebensweise, d. h. beim Übergange zum planktonischen Leben, an den Scyphomedusen peripher eine reiche progressive Entwicklung auf, während zentral sogar die Taeniolen verschwunden sind. Die Neigung zur Vaskularisation am Rande des Darmes d. h. das gelegentliche Auftreten entsprechender Gene, verlosch selbst bei den Hydrozoen nicht völlig, obwohl ihre Polypenform kaum Spuren eines personellen Gastrovaskularsystems aufweisen und selbst die Tentakeldivertikel meistens solid wurden. Die Hydromedusen entwickelten ein reich verzweigtes peripheres Gastrovaskularsystem.

Heute ist es gewiss, dass unter den Knidariern bloss die Anthozoen einen ektodermalen Schlund ausbilden. Ist diese Tatsache nicht merkwürdig? Erst vom Standpunkte der Turbellarientheorie aus wird sie verständlich. Der Schlund ist eben ein Erbgut, das die Anthopolypen von ihren turbellarischen Ahnen erhielten. Für die räuberischen, also makrophagen und der Beute nachjagenden Turbellarien war der muskulöse und vorstülpbare Schlund ausserordentlich wichtig. Bei den festsitzenden, teilweise sogar zur Mikrophagie übergegangenen und einen neuen Fangapparat in Form eines mit Kniden bewaffneten Tentakelkranzes besitzenden Knidariern wurde der Schlund entbehrlich. Eine Korrelation, die wohl zwischen Schlund und Mesenterialapparat bestand, beschleunigte die Reduktion des Schlundes. Die einst zur Schlundpforte versenkte Mundöffnung wurde sogar unter Ausstülpung des Peristoms emporgehoben, und so kam der Mundkegel, die Proboscis, bei Scyphopolypen viereckig im Grundrisse, bei Hydropolypen rund, zustande. Bei gewissen Aktinienlarven ist der Schlund, wie bei den Turbellarien, vorstülubar, bei einigen spezialisierten Antho-

zoen hingegen schon fast bis zum Schwunde reduziert, was bei gewissen ökologischen Spezialisten unter den Turbellarien auch geschah. Auch ganz primitive Formen unter den Turbellarien haben primär noch keinen Schlund. Bei den Knidariern, namentlich bei den Medusen, übernimmt die vorgestülpte muskulöse Proboscis, bzw. die Mundzipfel und das Manubrium die Rolle des Greiforgans, wie sie der vorstülpbare Pharynx bei den Turbellarien hat.

Es darf uns nicht wundern, dass das Schlundstadium weder bei den Scyphozoen noch bei den Hydrozoen in ihren Ontogenien rekapituliert wird. Die Rekapitulation war eben entwicklungsmechanisch nicht notwendig, da sie keine Vorbedingung zur Entwicklung irgend eines aktuellen Organs bildet.

Eine scheinbare Schwierigkeit für die Turbellarientheorie bedeutet das gänzliche Fehlen eines Emunktoriums bei den Knidariern, während es die Turbellarien meistens in Form der Protonephriden besitzen. Die eigentliche Exkretionsfunktion tangiert dies wenig, da sie anderwärtig zur Genüge ausgeübt wird. Tatsächlich ist das Fehlen eines Emunktoriums bei Knidariern leicht erklärlich. Erstens muss berücksichtigt werden, dass es unter den Turbellarien genug Arten, namentlich unter primitiveren, kleinen und im Meere lebenden, gibt, die primär keine Emunktorien haben. Zweitens sehen wir, dass überall im Tierreiche bei länger andauerndem Festsitzen die Nephridialorgane meistens bis zum völligen Schwunde rückgebildet werden (z. B. Kamptozoen, Bryozoen). So sind wir berechtigt, angesichts des Umstandes, dass die Knidarien die ältesten sessilen Eumetazoen sind zu behaupten, dass sie die Emunktorien erst sekundär verloren haben.

Ein bedeutender Unterschied zwischen den Turbellarien und Knidariern besteht ferner hinsichtlich der Genitalorgane. Die ersterwähnten erreichten darin eine ausserordentlich hohe Stufe, die kaum überflügelt werden konnte, besonders was die Kopulationsorgane anbelangt. Diesbezüglich gilt das soeben für die Emunktorien gesagte, mit dem bedeutenden Unterschiede, dass namentlich bei den Anthozoen die Reste eines früheren höheren Standes der

Hilfsorgane erhalten blieben, was eben den Erwartungen vom Standpunkte der Turbellarientheorie entspricht. Die Kopulationsorgane selbst verloren bei der andauernden Sessilität jede Bedeutung und gingen spurlos verloren; die Institution der Vitellarien blieb teilweise erhalten und ebenso der Hang zum Hermaphroditismus, namentlich unter den Anthozoen.

Einen ganz bedeutenden Einfluss übten auf die Umformung und Vereinfachung des Genitalsystems bei den Knidariern erstens die stattgefundene Reduktion des Parenchyms und zweitens der Schwund des Mesenterialapparates. Dadurch kamen die, letzten Endes kaum noch als Gonaden anzusprechenden Ansammlungen von Geschlechtsprodukten in innige Beziehungen zu den Korperepithelien, hier der Haut, dort des Darmes. Früher schrieb man diesem Umstände eine gar zu übertriebene Bedeutung zu. Vor allem wurden besondere Ausführungskanäle ganz entbehrlich. Jetzt wie einst gehören die Keimzellen als *corpus separatum* dem Parenchym zu, nur dass bei derartig plastischen Tieren die Keimbahn nicht zur Differenziation kam, wodurch die Lokalisation der Gonaden so verschiedentlich ausfällt. Sehr interessant und aufschlussreich gestaltet sich ein Vergleich der Muskulaturverhältnisse zwischen den Turbellarien und Knidariern.

Auch der Vergleich des Muskelsystems der beiden Gruppen bietet feste Stützen zu Gunsten unserer Theorie. Bei den Turbellarien ist eine deutliche progressive Entwicklung des Muskelsystems in der Richtung Acoela — Triclada (namentlich Landplanarien), bei Knidariern dagegen eine regressive in der Richtung Anthozoen — Hydrozoen zu beobachten. Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, dass die Institution von Muskelepithelzellen nicht die Knidarien ersonnen haben, wie man bisher glaubte, sondern die Turbellarien. Parallel zur allgemeinen Vereinfachung des Muskelsystems der Knidarien, was angesichts der sitzenden Lebensweise nur verständlich ist, verläuft demnach in geringerem Ausmaße eine progressive Entwicklung u. zw. bei den Polypen lokal infolge von speziellen Anpassungen (z. B. Mesenterialmuskulatur, Taeniolenmuskeln, Sphinkter),

bei den Medusen infolge des sekundären Überganges ins Plankton (Schwimmuskulatur und jene der Tentakel).

Ursprünglich waren wohl alle oder fast alle Körperzellen befähigt, Muskelfibrillen zu differenzieren. Infolge einer weitergehenden allgemeinen Differenziation ging diese Fähigkeit zuerst den Nerven- und Drüsenzellen verloren, u. zw. definitiv, dann den Epithelien der Haut und des Darmes, unter langer andauernder latenter Befähigung die kontraktile Fibrillen von neuem auszubilden; am langsten erhalten diese Eigenschaft die Parenchymzellen, aus welchen echte Muskelzellen wurden. Bei den Knidariern konnte vielfach der Übergang von Epithelmuskelzellen zu parenchymalen Muskelzellen beobachtet werden.

Auf dem Boden der Turbellarientheorie stehend müssen wir in erster Linie die Verhältnisse der Anthozoen mit jenen der Turbellarien vergleichen; dann zeigt es sich, dass die primär einfachsten Zustände betreffs der Muskeln bei den primitiveren Turbellarien zu finden sind. Da sehen wir Hautepithelzellen, die mitten im Zellkörper längs und quer verlaufende kontraktile Fibrillen ausbilden. Wir vermissen nur positive Angaben über die Existenz von Muskelepithelzellen des Darmrohres unter den Turbellarien; vielleicht haben die Forscher bisher zu wenig darnach gesucht. Wo solches zu bestehen scheint, deuten es die Turbellariologen stets als eine schwach ausgebildete, aber zum Parenchym gehörende Muscularis. Es ist gar nicht ausgeschlossen, dass es sich um sekundär selbständig gewordene entodermale Muskulatur handelt. In jedem Falle jedoch ging die Entwicklung der Darmmuskulatur bei Turbellarien und Knidariern in verschiedenen Richtungen, was wohl mit verschiedener Lebensweise beider Gruppen zusammenhängt. Bei den Turbellarien ist die Darmmuskulatur von geringer Bedeutung, da ihre Funktion infolge allgemeiner Beweglichkeit von der Körpermuskulatur übernommen wurde; insofern sie aber entwickelt ist, nämlich als Muscularis, dient sie ausschliesslich der Peristaltik. Bei den Knidariern dient auch die mit den Darmepithelzellen verbundene Muskulatur als Körpermuskulatur, was besonders die Zustände bei den

Medusen bezeugen, wo sich die Darmmuskulatur nur am Manubrium erhielt.

Der bei den Turbellarien so gut entwickelte parenchymale Hautmuskelschlauch aus mehreren Systemen verschiedener verlaufender Muskelfibrillen wurde bei den Knidariern immer starker rückgebildet und zeigt die Tendenz, sich der Haut anzuschliessen. Nur bei den fleischigen Anthopolypen, namentlich den primär skelettlosen und etwas beweglichen Formen unter denselben, finden wir eine spezielle wohl entwickelte Mesenterialmuskulatur, welche parenchymatischen Ursprungs sein dürfte. Eigentümlich ist den Knidariern die Art und Weise, wie sekundär eine Verstärkung der Muskellagen erreicht wird, nämlich die Faltenbildung in der Fibrillenschichte, die in extremen Fällen zur Abtrennung einzelner Falten führt, wodurch Muskelemente höherer Ordnung und selbst individuelle Muskeln (z. B. Sphinkter) gebildet werden (sekundär parenchymale Muskeln). Infolge der Kormenbildung und Verkleinerung der Personen wird die parenchymale Muskulatur immer mehr reduziert, parallel der allgemeinen Epithelisation verliert die Muskulatur jede Selbständigkeit (bei den Scyphopolypen blieben nur noch die vier »ektodermalen« Taeniolenmuskeln übrig) und am Ende der Entwicklungsreihe der Polypenform bleiben schliesslich nur die beiden Lagen von kontraktile Muskelfibrillen als Anhängsel des Haut- und Darmepithels, lokal sogar nur des Hautepithels, bei den Scyphozoen allgemein nur des Hautepithels (auch die Taeniolenmuskeln dürften Hautmuskeln sein, die sekundär in die Mesenterienreste versetzt wurden (vergl. die Verhältnisse bei *Stephanoscyphus racemosus* Komai); somit sind die Taeniolen-Muskeln den echten Mesenterialmuskeln der Anthozoen nicht homolog.

Die Ausbildung der Muskulatur am Stammstücke der Siphonophoren beweist uns, dass sich Muskelfibrillen als Fortsätze der Hautepithelzellen oder sogar im Zellkörper selbst (K. C. Schneider) auch dort von neuem bilden können, wo sie einst verloren gingen (d. h. in apersonalen Teilen der Kormen). Im Gegensatz zu den Scyphopolypen haben die Hydropolypen die am Darmepithel ausgebildete Musku-

latur bewahrt. Dafür ist aber die primäre Parenchymmuskulatur, die für die Turbellarien und Ktenophoren charakteristisch ist, hier gänzlich verloren gegangen. Die Längsrichtung der Hautschichte, die Querrichtung der Darmschichte haben die Knidarien von den Turbellarien übernommen, bei welchen anfanglich, wenigstens was die Hautschichte anbelangt, auch die Muskelfibrillen nur Fortsätze der Epithelzellen waren.

Bei beiden Medusenformen entwickelten sich die Muskulaturverhältnisse sekundär progressiv. Als Grundlage dienten aber die vereinfachten Verhältnisse der entsprechenden Polypenformen. Lokal, wo es die Umstände verlangten, entstand aus der Epithelmuskulatur wieder die sekundäre Parenchymmuskulatur, wobei diese Bildungsweise in der Ontogenie rekapituliert wird. Zytologisch wird der Höhepunkt der Differenziation in der Bildung der Querstreifung erreicht.

Das Nervensystem bietet im Verlaufe der Vergleichung sehr interessante und allgemein wichtige Aufschlüsse. Unter dem Einflusse der Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Bau des Nervensystems primitiver Turbellarien und Nemertinen, sowie unserer Turbellarientheorie der Knidarien, müssen unsere bisherigen Anschauungen über die Entstehung des Nervensystems einer gründlichen Revision unterzogen werden. Den Ausgangspunkt der Betrachtungen darf nicht mehr das Nervensystem der Hydra bilden. Dem Gesamtbau nach haben wohl die Hydropolypen das einfachste Nervensystem, dies aber als Endergebnis einer rückläufigen Entwicklung infolge der sessilen Lebensweise. Histologisch-zytologisch zeigt selbst das Nervensystem von Hydra eine höhere Entwicklungsstufe; nur die komplexen Sinnesorgane gingen verloren, um bei den sekundär freibeweglichen Hydromedusen wieder zum Vorschein zu kommen. Ich wage es zu behaupten, dass die Anthozoen in gewisser Hinsicht ein höher entwickeltes Nervensystem besitzen als es die primitiven Turbellarien haben.

Die festsitzende Lebensweise bewirkte, wie übrigens bei allen seit langer Zeit derart lebenden Tiertypen bis zu den

Chordoniern (Tunicata) hinauf, das Zurückgehen der Zentralisation des Nervensystems, während sich der periphere Teil progressiv entwickeln konnte, ausgenommen die komplexen Sinnesorgane. Einen guten Teil der Rückbildung muss man auf Rechnung des Zurückgehens der parenchymalen Muskulatur setzen. Dass das Sinken der Organisationsstufe nicht irreversibel war, bezeugen die Verhältnisse des Nervensystems bei den Medusen.

Das primitive Nervenetz, u. zw. in der Haut selbst gelegen, ersannen bereits die primitiven Turbellarien, von welchen es sowohl die Nemertinen, wie die Urmollusken und Knidarien vom Typus des Anthopolypen, primär solitären und langsam an der Unterlage beweglichen, vererbten. Eine Kommassation der Nervelemente ging der wirklichen Zentralisation voraus; sie spielte sich im Körperparenchym ab. Die unmittelbaren Ahnen der Anthozoen, also der Knidarien, hatten sehr wahrscheinlich bereits eine ziemliche Zentralisation des Nervensystems erreicht gehabt und nur diese ging bei den Knidariern sekundär verloren zusammen mit den komplexen Sinnesorganen, während die Kommassationsstufe vorerst erhalten blieb. Parallel dem Zusammenschrumpfen des Parenchyms samt Muskulatur wurde das Nervensystem immer mehr gegen die Haut- und Darmwand geschoben und liegt nun meistens subepithelial. Bei den Medusen tritt sekundär wieder die Verlegung ins Parenchym in Kraft und die Kommassation erreicht fast die Stufe einer Zentralisation; eigentliche Zentren, die Nervenknotten (Ganglien), geschweige ein Gehirn, finden wir aber nirgends. Es dürfte erlaubt sein, von Kommassationszentren zu sprechen (z. B. das Grošeljische im Schlunde der Aktinien). Es ist ohne weiteres klar, dass die Neigung zur radialsymmetrischen Organisation unter Festsitzen der Bildung eines Gehirnes sowie seiner Erhaltung nicht günstig ist.

Wo immer es aber zur sekundären Freibeweglichkeit kam, sehen wir das Nervensystem sich wieder progressiv entwickeln. Man vergleiche z. B. diesbezüglich eine Hydra mit einem Thekaten-Hydranthen oder den Hydrokaulus mit dem Siphonophorenstamme und gleiches gilt betreffs des

Muskelsystems. Merkwürdigerweise bleibt aber die Exumbrella der Medusen beider Typen, trotzdem sie beim Schwimmen vorangeht, stets nicht nur bloss von einer Zentralisation, sondern vollkommen leer von Nervelementen. Einzig und allein die sich nicht vom Kormus abtrennenden Schwimglocken der Siphonophoren können an dieser Stelle neben Muskulatur auch Teile des Nervensystems zur Entwicklung bringen. Sonst übernimmt immer die führende Rolle der Umbrellarrand, wo sich, offensichtlich *de novo*, sehr komplexe Sinnesorgane mit dazugehörenden Fast-Zentren bilden, u. zw. unabhängig voneinander bei den Hydro- und den Skyphomedusen; daher kommt ihr so verschiedener Bau sowie Lokalisation. Hier kommt wieder das stark kommassierte Nervensystem ins Parenchym zu liegen.

Die Haut samt den Kniden. Die Nesselkapseln gehören zu den charakteristischsten Gebilden der Knidarien. Hier erreichten sie den Höhepunkt ihrer Differenziation und wir kennen keine Knidarienart, welche keine Kniden besässe. Doch sind die Kniden durchaus nicht auf die Knidarien beschränkt. Immerhin sind die arteigenen Kniden und ihnen nahe stehende geformte Sekrete auf den engeren Verwandtschaftskreis der Knidarien beschränkt. Keinesfalls haben die Knidarien die Kniden ersonnen, das taten bereits die Protisten, von welchen sie die Turbellarien, von diesen weiter die Knidarien und Nemertinen geerbt haben.

Dasselbe gilt für die Flimmerhaut. Unter besonderen Lebensumständen, wie z. B. bei Ektoparasitismus sehen wir schon bei den Turbellarien lokal oder sogar auf der gesamten Körperoberfläche die Ziliatur durch Kutikularbildung verdrängt (Temnocephalen). Fast allgemein ist die Zilienbildung unter den jugendlichen Entwicklungsstadien der Knidarien verbreitet. Bei den erwachsenen sehen wir, dass entsprechend den Erwartungen der Turbellarientheorie die Ziliatur am besten bei den primär solitären Anthopolypen entwickelt erscheint. Wie bei anderen sedentären Tierarten beschränkt sich die Ziliatur der übrigen Knidarien, namentlich in Kormenform entwickelter, auf den Tentakelapparat und die Mundgegend, sich ev. längs der Mesenterialränder bzw. Taeniolen in die Magenöhle fortsetzend.

Grösstenteils durch die kutikulare Exoskelettbildung verdrängt, schwindet schliesslich bei den Hydroiden, u. zw. in Verbindung mit der Makrophagie, die Ziliatur auch von den sonst peridermlosen Stellen des Körpers. Am Darmepithel wird die, noch bei *Cerianthus* vorhandene Ziliatur durch Begeisselung ersetzt, die hier bessere Dienste leistet, u. zw. als Strömungsunterhalter und erleichtert zugleich die Pseudopodienbildung.

Auch das Vermögen, ein Periderm zu bilden, erbten die Knidarien von ihren turbellarischen Ahnen und nicht weniger die Eigenschaft, das organische Skelettgerüst durch mineralische Imprägnation zu verstärken. Beides entwickelte sich reichlich bei der restsitzenden Lebensweise der Knidarien, namentlich in Verbindung mit Kormenbildung. Zu vermerken ist des weiteren, dass einerseits die niederen Turbellarien, anderseits die Anthopolypen, namentlich die Oktaktiniarien stark zur Synzytienbildung neigen.

Auffallend ist der Reichtum der Turbellarienhaut an sehr verschiedenen Drüsen, bzw. Drüsenzellen; dieselben dringen auch tief ins Parenchym ein. Darin stehen wieder die Anthozoen den Turbellarien am nächsten. Bei den am meisten weit weg stehenden Hydropolypen finden wir, namentlich bei kormischen Formen, fast nur die am extremsten differenzierten Drüsenzellen, die Nesselzellen. Die oekologisch auch wichtigen Klebedrüsenzellen, die eigentlich das erste Festsetzen der Urknidarien vermittelten, spielen namentlich bei den sich festsetzenden Jugendstadien eine lebenswichtige Rolle.

Während wir bei den Knidariern nur völlig differenzierte Kniden vorfinden, und es gewiss kein Zufall ist, dass die primitivste Form der Kniden (die s. g. Spirozysten) nur bei den Anthopolypen vorkommen, sehen wir bei den Turbellarien alle erdenklichen Stufen von beginnender Formierung des Sekretes (in Form kleiner Körner oder Kügelchen) über Rhabditen und Sagittozysten bis zu echten Kniden (Bresslau verneint allerdings das letztere, aber das ist nicht von entscheidender Wichtigkeit). Ähnliches sehen wir auch bei den Protozoen, namentlich bei Infusorien unter ihnen (Krüger). Gleich Drüsenzellen mit formiertem Sekret

wandern auch die Knidozyten vom tiefer gelegenen und entlegenen Bildungsorte zur Verwendungsstelle im Euepithelium. Vom Standpunkte der Turbellarientheorie ist es nur selbstverständlich, dass die kompliziertesten Knidomverhältnisse eben unter den Hydrozoen zu treffen sind; dies schliesst aber nicht das Bestehen eines Monoknidoms (z. B. bei trachylinen Medusen) aus, also bedeutet dies Vorkommen nicht den primitivsten Zustand. Daher scheint die Spekulation Weil's, die sich darauf gründet, abwegig. Nur der Gedanke, die Knidosporidien könnten von parasitischen Narkomedusenlarven abstammen, ist diskutabel.

Sehr wahrscheinlich haben sich Knidengebilde schon unter den Protozoen in mehreren Linien entwickelt und spezialisiert (Dinoflagellaten, Cnidosporidien, Infusorien) und ähnliche divergente Linien sind unter den Amerien und speziell unter den Knidariern anzunehmen (z. B. volvente Kniden kommen nur bei Hydrozoen vor, eigener Knidentyp der Nemertinen). Der Knideneinteilungsgrund von Martin ist nicht annehmbar; bloss die Kategorie der Kleptokniden ist praktisch nützlich.

Die Ontogenetik (= die Lehre von der persönlichen Entwicklungsgeschichte). Nachdem bereits im methodologischen Teile unsere Stellung zur ontogenetischen Methode in der Phylogenetik bezeichnet wurde, so wird es genügen, wenn wir hier darauf aufmerksam machen, dass entgegen den Erwartungen der alten Schule gerade bei den Hydrozoen nirgends die als typisch erachtete Furchungs- bzw. Gastrulationsweise zu finden ist. Alles verläuft hier bunt und undeterminiert, dagegen bei den Turbellarien, selbst den Acoelen zwar sehr atypisch und spezialistisch, aber doch streng determiniert. Wie schon Kühn feststellte, stehen die frühen Entwicklungsstadien bei Hydrozoen unter dem Einflusse der oekologischen Faktoren und sind in grossem Grade von der Menge der Dottersubstanz abhängig. Im Lichte der Turbellarientheorie sieht man leicht ein, dass die ontogenetische Morphogenese in der Richtung Anthozoa — Hydrozoa eine Regression erlitt. Namentlich betrifft diese Rückbildung die Bildungsweise und den Bildungszeitpunkt der Mittelschichte (die Parenchymanlage), welche

stark verspätet und undeterminiert sozusagen an Ort und Stelle anscheinend aus Ekto- oder Entoderm ohne zeitige Erscheinung der sonst üblichen 4d Blastomere gebildet wird.

Eine progressive Entwicklungstendenz, offensichtlich infolge Anpassung an die festsitzende Lebensweise der Erwachsenen, zeigt sich in der Richtung der Entwicklung einer planktonischen Larve vom Typus der Planula. Dieselbe darf deshalb keineswegs im rekapitulationistischen Sinne gedeutet werden, besonders nicht als ein im Plankton lebendes Wesen. Einige Merkmale, wie z. B. der acoele Zustand, allgemeine Form, Ziliatur, Mundlosigkeit dürften jedoch »palingenetisch« sein. Die Turbellarien haben im allgemeinen keine Planula, nur die Polykladen entwickelten eine eigene jedoch organisatorisch viel höher stehende Larvalform, die den Ausgangspunkt für die Entstehung der planktonischen Ktenophoren abgab. Einzelne Spezialgruppen unter den Knidarien erreichten Larvenstadien einer höheren Stufe, wie z. B. Actinula der Tubulariden, die Siphonula der Siphonophoren usw. Die Skyphozoen haben nichts ähnliches aufzuweisen; die Lucernaridenplanula steht im Gegenteil womöglich auf einer noch niedrigeren Entwicklungsstufe (Zilienlosigkeit, Entoderm in Form einer Reihe von Zellen), als die typische Planula, was mit der Rückkehr zum Benthos wohl im Zusammenhange stehen mag. Bei hypogenetischen Skyphomedusen übernahm die Ephyra die Rolle der Larve, da die Polypengeneration aufgelassen wurde.

Sehr primitive Verhältnisse finden sich bei den Oktaktariariern vor (solide Morula, Schichtenbildung an Ort und Stelle, Neigung zum Synzytium). Bei Hexakorallen herrscht die Neigung zur Verlängerung der planktonischen larvalen Phase vor, unter zeitlichem Erscheinen der Organe des Erwachsenen (Mund, Pharynx, Gastrovaskularsystem, Tentakel) und bei ev. Ausbilden von speziellen Ziliarorganen (Sempersche Larven). Doch sind am meisten modifiziert die späteren Entwicklungsstadien bei den Siphonophoren, wo es gilt möglichst bald einen ganzen Kormus und nicht ein einfaches Individuum anzulegen. Nirgends kam es zur primären Medusenentwicklung direkt aus einer planktoni-

schen Planula. Sogar planktonisch lebende Anthopolypen behielten vollauf ihren Polypencharakter.

Gleich übrigen seit langem sedentaren Tiertypen pflanzen sich auch die Knidarien (mit Ausnahme der Skyphomedusen) ungeschlechtlich fort; als Folge davon trat die Kormenbildung auf; oft mit Polymorphie verknüpft. Mit guten Gründen können wir annehmen, dass die Querteilung die ursprüngliche Vermehrungsweise ist, und gerade diese finden wir einerseits bei den rabdocoelen Turbellarien, anderseits bei den Anthozoen, hier schon neben der Knospung, die bei den Scyphopolypen (durch modifizierte Paratomie, die Strobilation entstehen nur die Medusen) und Hydrozoen vorherrscht. Bei *Gonactinia prolifera* konnte sogar eine Paratomie beobachtet werden, sehr ähnlich jener bei den Microstomiden; bei *Actinoloba dianthus* finden wir einen Übergang zwischen Teilung und seitlicher Knospung (Lazeration).

Durch die Querteilung und dann zum zweitenmale durch die Knospung kam es zur Medusenbildung, welche für die Knidarien so bezeichnend ist. Dabei brachten es die ältesten unter den Knidariern nicht über den ersten Versuch einer Medusenbildung (Strobilation bei den Fungiden). Bei den Scyphozoen verdrängte die neugeschaffene planktonische Form beinahe vollständig die ursprüngliche sedentäre Polypenform (Polypenkormen blieben erhalten nur bei einigen Stephanoscyphusarten). Im Gegensatz dazu absorbierte bei den Lucernariiden sozusagen die Polypenform als monodiske Strobila die Medusenform und so entstand eine merkwürdige Kombination: proximal Polyp, distal Meduse, also ein Doppelwesen.

Auch bei den Hydrozoen kam es, auf eigene Faust, zur sekundären Abtrennung der durch seitliche Knospung entstandenen Hydranthen (Polypenpersonen), wodurch wieder Medusen entstanden, die sich unter Übernahme der Geschlechtszellen dem Plankton anschlossen. Dem folgten endlich ganze Kormen zusammengesetzt von Polypen und Medusen, und so entstanden die Siphonophoren. Durch sekundäre Querteilung nach erfolgter Knospung entstanden sekundär solitäre Polypen, gleicherweise bei Scypho- und

Hydrozoen. Vom Standpunkte der Turbellarientheorie ist es erklärlich, warum die durch Strobilation entstandenen Scyphomedusen sich im Gegensatze zu den durch Knospung entstandenen Hydromedusen nie ungeschlechtlich fortpflanzen. Bei den Polypen können wir mit einer sekundären aus der Knospung entstandenen ev. Langsteilung rechnen.

Da wir die Knospung von einer Querteilung ableiten, so ist es verständlich, dass bei der Knospenbildung alle Körperschichten beteiligt sind. Nur bei den Hydrozoen kam es zu einer Spezialisierung derart, dass die Knospe aus einer beschränkten Anzahl von Zellen gleichen Ursprungs geliefert wird (atypische Knospung); dies hat mit einer Blastogenie (Braem) nichts zu schaffen.

Angesichts des unbestreitbaren Primats der Polypenform sind alle Versuche, die Knidarien von planktonischen medusoiden Formen abzuleiten, abzulehnen. Die wohl sekundäre Einfachheit des Knidoms bei den Narkomedusen berechtigt uns keinesfalls, die Narkomedusen als primitiv anzusehen (gegen Weil).

Auch die Tatsache des Vorkommens und namentlich die Art und Weise desselben, von symbiontischen einzelligen Algen einerseits bei den rhabdocoelen Turbellarien (Zooxanthellen nur bei Meeresformen!), andererseits bei den Knidarien, kann füglich als zu Gunsten der Turbellarientheorie angeführt werden. Die Knidarien erreichten darin eine höhere Stufe, namentlich durch die Institution der direkten Übertragung der Symbionten vermittelt der Eizellen, ähnlich wie es bei vielen Insekten mit Bezug auf Bakterien und Pilze geschieht.

Die wichtigsten Folgen der Turbellarientheorie.

Mit dem Fallenlassen der These von der Ursprünglichkeit der Knidarien (Gastrea-Theorie Haeckels) und der Anschauung von phyletischer Bedeutung der Blastula und Gastrula erscheint die Frage nach der Ableitung der Metazoen aus dem Protistenreiche offen. Nicht zu bestreiten ist die Feststellung der Turbellariologen, dass die Acoelen die primitivsten Turbellarien seien. Sie bilden somit nicht nur

den Ausgangspunkt für die Entwicklung aller anderen Turbellariantypen, sondern auch aller Eumetazoen überhaupt. Hinsichtlich der Ableitung der Acoelen selbst wollten die Turbellariologen vorerst die Klärung der Abstammungsfrage der Knidarien abwarten. Nun sind die Voraussetzungen dafür gegeben. Durch die Turbellariantheorie ist die Wichtigkeit der Turbellarien noch gesteigert worden. Sie erscheinen nun als der Ausgangspunkt für die Entwicklung sowohl der Ktenophoren und Knidarien, als auch der Mollusken neben verschiedenen Typen von amerem Gewürm und, wahrscheinlich, unter Vermittlung von Nemertinen, auch für die polymeren Würmer.

Woher stammen die Turbellarien selbst? Wir könnten die Beantwortung dieser Frage wohl den Turbellariologen überlassen, da sie aber gleicherweise auch den Knidariologen interessiert, so wollen wir den Versuch wagen, sie zu beantworten, wohl bewusst des Hypothetischen.

Bei der Ableitung der Urmetazoen von den Protozoen stehen uns zwei Denkmöglichkeiten zur Verfügung. Entweder bildeten den Ausgangspunkt Kormen (Kolonien, Zoobien) von Protisten oder aber ihre polyenergiden Formen. Im Anschluss an die Blastea-, Gastreatheorie hat die erste Variante die wir als Zellkormen-Theorie der Metazoenableitung bezeichnen können die meisten Anhänger für sich, die sich dabei in erster Linie auf die Tatsachen der Ontogenetik, sowie der hauptsächlichen Zusammensetzung des Metazoenkörpers aus distinkten Einzelzellen berufen. Auch der Volvox wird gewöhnlich hierbei herangezogen. Also scheint schon auf den ersten Blick die Zellkormentheorie sehr gut fundiert zu sein.

Trotzdem haben wir uns für die Polyenergidentheorie entschieden, weil sie uns bei tiefer Analyse als die wahrscheinlichere und vielen sonst unverständlich bleibenden Tatsachen besser gerecht werdende zu sein scheint. Vor allem entfallen für uns die bisher gültigen ontogenetischen »Beweise« der Zellkormentheorie. Die gesamte Furchung und die sich an dieselbe anschliessenden morphogenetischen Prozesse gehören zur neuerworbenen Technik der Ontogenese. Der Zellulationsprozess wurde auf die jüngsten

Stadien der Ontogenese erst nachtraglich übertragen. Selbst die reifen Genitalzellen stellen keinesfalls einfache und primitive Bildungen dar. Schliesslich ist der zelluläre Zustand der Erwachsenen nicht durchgängig allgemein. Es gibt nicht wenig Fälle, besonders betreffend die Mittelschichte, wo das Gewebe seinen vermutlich ursprünglichen »synzytialen« vielleicht besser polyenergidem Charakter bewahrt hat, u. zw. bis zu den höchst stehenden Typen hinauf.

Neben volvoxähnlichen Gebilden unter den Protisten finden wir ebenso häufig auch polyenergide, z. B. unter polymastiginen Flagellaten, dann die Opalinen, Knidosporidien und schliesslich müssen wir auch alle Infusorien hierherrechnen, da sie nicht einfach einzellige Tiere sind (Geitler). Überhaupt gelten die Protozoen viel mehr als isoliert lebende Zellen; sie stellen wirkliche Individualitäten (Ganzheiten) dar. Von diesem Standpunkte aus können wir für die Protozoen folgende Stufen unterscheiden: 1. Monoenergide Stufe mit einfachem Einzelkern; 2. Dieselbe, jedoch mit polyploidem Kern; 3. Polyenergide Stufe mit einer grosseren Zahl von einfachen und zum Teil noch polyploiden Kernen; 4. Polyenergide Stufe, jedoch mit der Tendenz einer Separierung einzelner Energiden; das bedeutet bereits den Beginn des Zellulationsprozesses und damit den Übergang zur metazoischen Stufe.

Wir lassen die Möglichkeit zu, dass die Metazoenwerdung auch daneben durch die Kormenbildung versucht wurde. Vielleicht sind die Schwämme auf diese Weise entstanden, daher käme ihr wenig ausgebildetes Einheitsgefüge. Die zur Individualität einer höheren Ordnung gebrachten Hydrozoenkormen (Siphonophoren) beweisen die Möglichkeit einer vollkommenen Integration ursprünglich als selbständiger Individuen veranlagter Einheiten. Möglicherweise sind die Metaphyten auf ähnliche Weise entstanden.

Die Polyenergidentheorie bietet uns folgende gewichtige Vorteile: 1. macht das Grösserwerden des Körpers schon auf der Protistenstufe erklärlich; 2. ermöglicht die Bewahrung der Kontinuität der Einheit oder der Individualität, die nicht erst von neuem erreicht werden muss; 3. erklärt

die direkte Übertragung der Protistenorganellen als Teilen der Ganzheit und nicht erst als Zusammenfügung von sozialisierten Einzelzellen, was auch für nur in der Einzahl vorkommende Organellen (z. B. das Emunktorium) gilt, und schliesslich 4. macht die direkte Übertragung der sexuellen Phase leichter erklärlich (sexuelle Energiden werden zu Genitalzellen).

Zu bemerken ist, dass letzthin der Gegensatz zwischen den beiden Theorien gar nicht so gross ist, wie er auf den ersten Blick erscheint. Auch bei der Kormenbildung, bleibt der organische Zusammenhang zwischen den Produkten der Teilung (bzw. Knospung) meistens bewahrt. Sehr oft ist es überhaupt nicht möglich, am fertig dastehenden Gebilde festzustellen, ob wir es mit primär polyenergiden oder nachtraglich synzytialen Gebilde zu tun haben. Unter besonderen Umständen verläuft wenigstens zum Teil auch die Frühentwicklung in Energidenform (z. B. im Falle von Überschuss von Dotter).

Den Turbellariologen ist das häufige Vorkommen von »Synzytien«, besonders bei primitiven Formen aufgefallen; selbst in den Ontogenesen ist es nicht selten und wenn es nicht die Regel ist, so wird uns dies verständlich im Lichte der Lehre von der Übertragung des Zellulationsprozesses auf immer jüngere ontogenetische Stadien.

Vom Standpunkte der Turbellarientheorie ist es erklärlich, dass unter den Knidarien gerade die Anthozoen am meisten zur »Synzytiumbildung« neigen, sowohl im erwachsenen Zustande als auch während der Ontogenese. Ganz besonders betrifft dies die Bildungsweise des Parenchyms und es drängt sich damit im Zusammenhange die Notwendigkeit einer Revision der gesamten Mesodermfrage der Metazoen von selbst auf.

Für die Ableitung der Urturbellarien kommen nur Protozoen mit Undulipodien (Undulipoda) in Betracht, doch nicht die Infusorien, wegen ihrer merkwürdigen Nuklearverhältnisse, die als abgeleitet, spezialisiert betrachtet werden müssen. Wir sollen uns an primitivere Flagellaten wenden, unter welchen wir selbst in der Gegenwart Formen mit sekundär vermehrten Geisselapparaten (s. g. Akaryomasti-

gonten der Kinetiden) und auch polyenergische vorfinden (polymastigine Kalonymphiden, Polykrikos unter den Dinoflagellaten). Aus tatsächlich vorgefundenen Elementen können wir mit Leichtigkeit eine Ausgangsform für die Wurmwendung konstruieren, u. zw. als drehrund, ziemlich gross, mit vielen Kernen, die teilweise im Ektoplasma verteilt liegen, teilweise im Inneren; aus diesen werden teilweise die Geschlechtskerne, bzw. Energiden, die sich zu Gameten differenzieren; die Oberfläche ist dicht begeißelt, in der Hautschicht stecken Trichozysten oder knidenähnliche Gebilde (Knidoide), an der Ekto-Endoplasma-Grenze sind verschiedene teils ganze Netze bildende Fibrillen (kontraktile, elastische, reizleitende) entwickelt, etwas tiefer liegt das aus kontraktile Vakuolen gebildete Emunktorium; im Zentrum das verdauende Zytoplasma, hinten die Mundstelle.

Vorläufig als Arbeitshypothese dienend kann uns diese Konstruktion helfen beim Versuche, einige schwierige und offene Fragen auf plausible Weise zu lösen. So vor allem die Entstehungsweise des Protonephridiums, da die Vorstellung Krumbachs (Versenkung der Ktenophorenrippen) für uns gar nicht in Betracht kommen kann; sind doch die Ktenophoren mit ihren Wimperplatten abgeleitete Formen. Hier sei noch erwähnt, dass die primitivsten Protonephridien bei Turbellarien noch keine Terminalorgane besitzen, sondern gleichmässig bewimperte Kanäle darstellen, die leicht je nach Gebrauch reduziert (z. B. bei kleinen Meeresformen) oder stärker entwickelt werden. An der Mündung wurde Ektoplasma samt Ziliatur invaginiert.

Sonach stellen wir uns die vermutliche Entstehung der Knidarier wie folgt vor: In der ersten Phase war es ein polyenergider Flagellat, wie bereits beschrieben, birnenförmig, frei dicht an der soliden Unterlage unter Rotation des Körpers schwimmend, lebende mittelgrosse Beutetiere verschlingend, mit Querteilungsvermögen. Diese Phase käme an die Stelle der Graffschen Planula. In der zweiten Entwicklungsphase geschah unter Vergrösserung des Körpers die Umwandlung des polyenergiden Wesens in ein metazoisches im Wege eines Zellulationsprozesses, der zunächst die äussere Schichte der Energiden betraf; so entstand das

Hautepithelium, wobei die stark vermehrten Geisseln zu Wimpern wurden, möglicherweise noch früher wurden die Geschlechtsenergiden zu frei werdenden Gametozyten. Um die Mündung des Emunktoriums und der verdauenden Zentralmasse stülpte sich die bewimperte Haut ein. Zwischen dem bereits zytologisch gut differenzierten Hautepithelium, ohne scharfe Grenze nach innen zu, und dem verdauenden »Synzytium« entwickelt sich das Parenchym, unter teilweiser Bewahrung des ursprünglichen polyenergiden Zustandes, entsprechend verschiedenen ihm zufallenden Funktionen; auch der Sitz der Genitalzellen befindet sich hier. Diese Konstruktion entspricht schon von ungefähr der Stufe eines primitiven acoelen Turbellars, auf welcher viele Turbellarien mit nur geringer teilweiser Weiterentwicklung stehen blieben. Durch den Übergang zu einer teilweise parasitischen Lebensweise sind möglicherweise aus solchen Acoelen die Moruloiden entstanden, wobei die Organisation teilweise rückgebildet wurde.

Die Zellulation des Verdauungsorgans mit der Bildung einer dauernden Hohlung und eines Teils des Parenchyms spielte sich erst viel später ab (rhabdocoeloide Stufe) ebenso die Ausbildung einer ausgesprochenen Bilateralsymmetrie unter Darm-Divertikelbildung, Abplattung des Körpers, Ausbildung von Hilfsorganen des Genitalsystems usw. Dieser rhabdocoele Typus war der Ausgangspunkt für die Entstehung vieler neuer Bautypen, unter anderem auch der Knidarien. Was uns besonders wichtig erscheint, ist der Umstand, dass wir bei diesen Ableitungen ohne Annahme schroffer Sprünge, also ohne Zuhilfenahme etwa von Proterogenesen, Makromutationen, Neomorphosen und ähnlichem auskommen.

Nach Aufstellung der Turbellarien-Theorie kann das Knidariensystem natürlich nicht unverändert bleiben, nur seine Einteilung in die drei Klassen bleibt unberührt, aber ihre Reihenfolge muss geradezu umgekehrt werden. An die erste Stelle gelangen die Anthozoen, an die letzte die Hydrozoen. Wir sind überzeugt, dass primär solitäre Polypen bloss unter den Anthozoen zu finden sind. Auch innerhalb einer jeden Klasse müssen grössere Umgruppie-

rungen als Folgen der Turbellarientheorie durchgeführt werden. Eine Erwähnung sollen hier nur die Hauptpunkte finden.

Bei den Anthozoen kommen an die erste Stelle die Hexaktiniariien als die ursprünglicheren, obzwar sie auch abgeleitete Untertypen umfassen. Innerhalb dieser ersten Unterklasse beanspruchen die erste Stelle die solitären, fleischigen und beweglichen Seerosen. Grössere Änderungen werden in der zweiten Klasse, der der Skyphozoen, durchgeführt werden müssen. Die erste Stelle gebührt nicht den Lucernariiden, sondern den Formen mit kormischer Polypengeneration (*Stephanoscyphus-Nausithoe*). Diesen werden die metagenetischen Formen mit sekundär solitären Polypen folgen müssen, dann die hypogenetischen Polypomedusen nach der Art der Lucernariiden, und schliesslich die hypogenetischen Formen ohne Polypengeneration. Verhältnismässig wenig Veränderungen erheischt das System der Hydrozoen. Die Hydroiden bleiben wohl an erster Stelle, unter diesen aber sollen künftighin die Thekaten den Vorrang haben, da sie von Skyphopolypen abzuleiten sind, welche peridermale Skyphotheken bildeten. Die Athekaten entstanden wohl durch sekundäre Reduktion des Hydranthenperiderms (vergl. Halecium-Formen mit ganz winzigen Hydrotheken und verwandte Formen ohne solche aber noch mit Bindekörperchen [Tonofibrillen]).

Die Stellung der Knidarien im Tier-system. Gemäss der Turbellarientheorie ist die Stelle der Knidarien, die also eine Seitenlinie der Turbellarien darstellen, klar bestimmt, was sich am Stammbaume leicht veranschaulichen lässt. Nicht ohne weiteres kann man die für praktische Zwecke notwendige Reihenfolge der grossen Gruppen feststellen, da die geologische Altersklasse jeder einzelnen Gruppe, welche dafür entscheidend sein sollte, nicht widerspruchsflos festgestellt werden kann. Wenn wir den jetzigen Zustand des Systems ins Auge fassen, so sehen wir, dass im Gegensatze zur Verschiedenheit der Ansichten über die Verwandtschaftsverhältnisse der Knidarien alle Zoologen, mit nur seltenen Ausnahmen, die Knidarien, meistens als Coelenteraten, an die erste

Stelle der Eumetazoen stellen, in dieselbe Gruppe fast immer die Ktenophoren, sehr oft noch die Schwämme, und noch seltener mit Echinodermen, dann aber unter der Bezeichnung Radiata, zusammenstellen. Nun ist es an der Zeit, solche Verbände ganz aufzulösen. Weder das Gruppenpaar Coelenterata — Coelomata, noch jenes Radiata — Bilateria findet seine Berechtigung am wenigsten als Bezeichnung für systematische Kategorien. Der so verschiedentlich gebrauchte Begriff der Coelenteraten ist leer geworden und verliert jede Existenzberechtigung, da die Schwämme schon früher ausgeschieden sind, für die Ktenophoren aber früher und für die Knidarien jetzt wahrscheinlich gemacht wurde, dass sie von zwei verschiedenen Turbellarien-Typen abstammen. Die schon früher unscharf gewesene Grenze zwischen Coelenteraten und Würmern ist jetzt vollkommen verschwunden.

Damit im Zusammenhange wird hier die notwendig erscheinende Reform des gesamten tierischen Systems vorgeschlagen, mit einer im Texte befindlichen tabellarischen Übersicht belegt und durch eine entsprechende Stammbaum-Konstruktion verdeutlicht.

Nach Abschaffung der obsolet gewordenen Grosskategorien der Eumetazoa, Coelenterata (Radiata) und Coelomata (Bilateria) stossen wir auf Schwierigkeiten betreffs der grossen Kategorie (Phylum) und des dazugehörenden Begriffes der Würmer (Vermes, Vermalia). Die bisherige Buntheit dieser Gruppe würde der Zusatz der Knidarien und Ktenophoren nur noch vermehren. Dazu kame noch die sich ergebende Notwendigkeit, den Umfang der Gruppe auch gegen oben hin zu vergrössern, indem an die Oligomeren auch noch die Stachelhäuter angeschlossen werden sollen und auch sonst durch das Anknüpfen der Mollusken an die Ameren und der Arthropoden an Polymeren. Deshalb entschliessen wir uns, die Vermes als systematische Kategorie fallen zu lassen. Die nächst niedrigeren drei Kategorien des bisherigen Phylum Würmer, welche Bütschli (1910) Amera, Polymera und Oligomera nannte, sollen nun unter passend erscheinender kleiner Abänderung dieser Bezeichnungen selbständig

werden und Ameria, Polymeria und Oligomeria heissen. Es dürfte nicht storend wirken, dass die Bezeichnung Ameria bereits von K. C. Schneider in anderem Sinne, als Gruppenbezeichnung, bereits gebraucht worden ist.

Das Aneinanderreihen der den Phyla direkt subordinierten Gruppen (zuerst Subphyla und dann diesen unterordneter Klassen) bleibt leider trotz aller Berücksichtigung der Abstammungsverhältnisse eine Sache der Abschätzung, die allerdings nicht ganz dem Einzelnen überlassen werden soll, sondern zweckmassig der zuständigen Instanz (etwa dem Internationalen Kongresse der Zoologen) überwiesen werden soll, damit wenigstens eine gewisse Stabilität des Systems erreicht werden könnte, was so sehr zu wünschen wäre, nicht zum wenigsten schon aus didaktischen Gründen.

Um eine Vereinfachung des Systems zu erlangen, unter Berücksichtigung auch sachlicher guter Gründe, wäre es angezeigt, auch die jetzt übliche Grossaufteilung der bisherigen Coelomaten in Protostomia (Zygoneura, Ectocoelia, Hyponeuria etc.) und Deuterostomia (Enterocoelia, Epineuria, Notoneuria etc.) aufzulassen. Taxonomisch bedeutet diese Einteilung nur eine Belastung, und auch die Grundlagen derselben scheinen nicht mehr so fest zu sein. Nach den weiter oben dargelegten Anschauungen ist das Verhältniss Blastoporus — Mund — After anders zu beurteilen als es bisher geschah was wohl auch für die Coelomverhältnisse zutrifft. Unter den Ameria (und nicht ausschliesslich unter diesen) begegnen wir sowohl Ekterocoeliern als auch Enterocoeliern, Zygoneuren und Noto-neuren. Ausserdem gibt es im Bereiche der übrigen zwei Phyla der bisherigen Würmer Typen, die weder rein den Protostomiern noch den Deuterostomiern entsprechen. Die Symmetrieverhältnisse als Einteilungsgrund sind vollends unbrauchbar. Indem wir schliesslich auch die sachlich besser begründete Einteilung der Metazoa in Parazoa (sc. Spongiaria) und Eumetazoa (die dritte der üblichen Oberkategorien: Mesozoen ist leicht entbehrlich) auch unterdrücken im Bewusstsein der separaten Abstammung der Schwammlinie, bliebe also nur die einmalige Zweiteilung

des Tierreichs vor der Aufteilung in einzelne Phyla nämlich in Protozoa und Metazoa übrig. Im Kreise der Metazoen kämen wir dann mit nur fünf Phyla aus. Auch die Anzahl der Subphyla wäre nicht allzugross (12). Das Weiterteilen der Protozoa überlassen wir Berufenen, doch erlauben wir uns zu bemerken, dass es wohl nicht mehr lange bei der jetzt üblichen, von Hatschek eingeführten Einteilung in Cytomorpha und Cytoidea bleiben wird, da die Kluft zwischen Flagellaten und Ciliaten immer kleiner wird (Undulipoda).

Zu unserer Stammbaum-Konstruktion, zu deren Vergleiche jene von Grobben herangezogen wurde, wäre zu bemerken, dass in unserer Konstruktion der Coelenteraten-Zweig-Horizont wegfällt. Die Spongiaria stellen ein kleines selbständiges Ästchen des Stammes unterhalb des hier zwar einheitlichen, aber zweigreichen Amerien-Horizonts, der neben Planuloiden auch den Molluskenzweig enthält. Erst oberhalb dieses Stammteiles kommt es zur Abgabe dreier mächtiger Stammäste, die dicht beieinander liegen. Der schwachste, der Oligomerier-Zweig, oberhalb des viel stärkeren bzw. überhaupt stärksten Polymerier-Zweiges (auch den Arthropoden-Zweig abgebend!) entspriessend, steht knapp neben dem Chordonierzweige, der eine regressive Abzweigung, die der Tunikaten trägt, während die Oligomerien fast nur regressive, weil sessile und subsessile oder höchstens sekundär freilebende (der grösste Teil der Echinodermen) Typen enthalten. Die grösste Buntheit der Bautypen herrscht freilich unter den Ameriern. Der bisher am meisten problematische Abzweigungspunkt der Chordonier hat nun nach Entdeckung der Pogonophorentyps und der Planctosphaera etwas an Gewissheit gewonnen, deshalb wurde am Stammbaume auch die Variante einer direkten Anknüpfung des Chordonier-Zweigs am Oligomerien-Zweig angezeigt.

Unter den Amerien haben die höchste Stufe der Entwicklung die Mollusken mit den Cephalopoden an der Spitze erreicht; unter der Polymerien gilt dasselbe für die Insekten, unter den Oligomerien für die Echinodermen und

unter der Chordoniern für die Vertebraten, mit den Säugern an der Spitze.

Stammbaum-Konstruktionen, wie sie dieser unser Versuch darstellt, haben selbstverständlich nur einen bedingten, vergänglichsten, relativen Wert und müssen entsprechend den gemachten Fortschritten bald durch Besseres ersetzt werden. Einstweilen bieten sie einen kürzest gefassten Überblick über den gegenwärtigen Stand unseres Wissens vom Tierreich.

Vsebina

	Stran
1. Uvod	5
2. Metodološke pripombe	11
a) Komparativno anatomska in paleontološka metoda	11
b) Ontogenetska metoda	18
c) Ekološka metoda	25
3. Dosedaj formulirana mnenje o filogeniji knidarijev	32
4. Filogenija knidarijev	40
a) Osnovne teze	40
b) Filogenetsko razmerje med knidariji in turbelariji	42
5. Paleontologija in turbelarijska teorija	45
6. Vpliv sesilnega načina življenja	59
7. Ekološki pogoji ob prehodu k sesilnemu načinu življenja	68
8. Dejstva v prid turbelarijske teorije in v njeni luči	72
a) Splošna oblika	73
b) Telesne plasti	79
c) Gastrovaskularni sistem	85
č) Žrelo (pharynx)	98
d) Ekskrecijski organ (emunktorij)	101
e) Spolni sistem	103
f) Mišičje	107
g) Živčni sistem	120
h) Koža z ožigalkami	130
i) Ontogenetika	139
k) Nespolno razmnoževanje	145
l) Simbioza z autotrofnimi protisti	150
9. Najvažnejše posledice turbelarijske teorije	152
a) Poreklo evmetazojev (polienergidna hipoteza)	152
b) Rekonstrukcija filogeneze knidarijev	162
c) Sistem knidarijev	164
d) Položaj knidarijev v živalskem sistemu	167
e) Reformni predlog glede živalskega sistema in konstrukcija rodoslovnega drevesa	170
10. Slovtvo	183
11. Zusammenfassung	190

PUBLIKACIJE AKADEMIJE

Splošne

<i>Letopis</i> . Prva knjiga. 1938—1942. Ljubljana 1943	L. 100'—
<i>Jerneja Kopitarja spisov</i> II. del, 1. knjiga. Priredil R. Nahtigal. Ljubljana 1944	L. 160'—

V filozofsko-filološko-historičnem razredu

<i>Korespondence pomembnih Slovencev I.</i> : Zoisova korespondenca 1808—1809. Ljubljana 1939	L. 30'40
II.: Zoisova korespondenca 1809—1810. Ljubljana 1941	L. 35'—
<i>Viri za zgodovino Slovencev</i> . Knjiga prva: Srednjeveški urbarji za Slovenijo. Zvezek prvi: Urbarji salzburške nadškofije. Objavil Kos Milko. Ljubljana 1939	L. 30'40
<i>Euchologium Sinaiticum</i> . Starocerkvenoslovanski glagolski spomenik. Izdajo priredil Nahtigal Rajko. I. del: Fotografski posnetek. Ljubljana 1941	L. 53'20
za inozemstvo	L. 76'—
<i>Euchologium Sinaiticum</i> . Starocerkvenoslovanski glagolski spomenik. Izdajo priredil Nahtigal Rajko. II. del: Tekst s komentarjem. Ljubljana 1942	L. 166'—
Turk Josip, <i>Prvotna Charta caritatis</i> . Ljubljana 1942	L. 27'—
Veber France, <i>Vprašanje stvarnosti</i> . Dejstva in analize. Ljubljana 1939	L. 47'50
Grafenauer Ivan, » <i>Lepa Vida</i> « — Študija, Ljubljana 1943	L. 100'—
<i>Razprave</i> . Prva knjiga. Ljubljana 1943	L. 100'—

V pravnem razredu

<i>Pravni spomeniki slovenskega naroda</i> . Knjiga prva: Dolenc Metod, » <i>Gorske bukke</i> « v izvorniku, prevodih in priredbah. Ljubljana 1940	L. 30'40
<i>Razprave</i> . Zvezek prvi. Ljubljana 1941	L. 30'40
<i>Razprave</i> . Zvezek drugi. Ljubljana 1943	L. 60'—

V matematično-prirodoslovnem razredu

<i>Razprave</i> . Knjiga prva. Ljubljana 1940	L. 19'—
<i>Razprave</i> . Knjiga druga. Ljubljana 1942	L. 150'—
<i>Prirodoslovne razprave</i> . Knjiga IV. Tome IV. Ljubljana 1940 (v svetovnih jezikih)	L. 19'—
Dela 1.: Vidav Ivan, <i>Kleinovi teoremi v teoriji linearnih diferencialnih enačb</i> . Ljubljana 1941	L. 20'—
Dela 2: Vidmar Milan, <i>Veletransformatorski problemi</i> . Ljubljana 1943	L. 80'—

Cena je znižana

- a) za naročnike publikacij vseh razredov za 33'3 %,
- b) za naročnike publikacij posameznega razreda za 25 %,
- c) za slušatelje univerze za 20 %.

