© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ueber die Ontogenie von Cyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken.

Von

Dr. **Hermann von Ihering.**

Im Frühjahr 1874 stellte ich Untersuchungen an über die Entwicklungsgeschichte von Cyclas cornea. Von einer Veröffentlichung meiner Resultate glaubte ich absehen zu müssen, weil dieselben im Wesentlichen die älteren Angaben von Leydig [1]) und Stepanoff [2]) bestätigten. Da indessen von anderer Seite die Darstellungen der genannten beiden Beobachter nicht die gebührende Berücksichtigung gefunden haben, im Gegentheil besonderer Werth auf die Mittheilungen Ganin's [3]) gelegt wird, welcher zu ganz entgegengesetzten Resultaten gelangte, so entschloss ich mich zur Publication der von mir gewonnenen Ergebnisse um so lieber, als, wie wir unten sehen werden, für die vergleichende Embryologie sich eine wichtige Schlussfolgerung daraus ableiten lässt.

Der Gang der Entwicklungsgeschichte von Cyclas cornea, wie er sich nach meinen Untersuchungen ergeben, ist folgender. Die Furchung ist eine inäquale, sie verläuft ganz in der Weise, wie wir sie durch die schönen Untersuchungen Flemming's [4]) von den Najaden kennen. Freilich gelang mir es nicht so zahlreiche Stadien der Furchung aufzufinden, wie das Flemming an dem ungleich günstigeren Untersuchungsmateriale

1) F. Leydig, Ueber Cyclas cornea. Archiv f. Anat. u. Phys. Jahrg. 1855. p. 47—66. Taf. VI.

2) Paul Stepanoff, Ueber die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von Cyclas. Arch. f. Nat. Jahrg. 31, I. 1865. p. 1—32. Taf. I u. II.

3) M. Ganin, Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warschauer Universitätsberichte 1873. Nr. 1. p. 115—171, nach dem Referat von Hoyer im Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie von Hofmann u. Schwalbe. Bd. I. 1873. p. 355—360.

4) W. Flemming, Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. X. 1874. p. 257—292, und Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden in Sitzungsber. d. K. Acad. d. Wissensch. in Wien. Bd. 71, III. Jahrg. 1875. p. 1—132.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

möglich war, da man bei der relativ so sehr geringen Anzahl von Embryonen, die in jeder einzelnen Cyclas zur Entwicklung kommen, und dem Mangel einer besonderen Periode der Fortpflanzung, auf den Zufall angewiesen ist. Das Ei zerfällt dabei also in zwei ungleiche Furchungskugeln, eine grössere, durch Dotterkörperchen-Einlagerung etwas trüber aussehende, und eine kleinere helle und rascher sich theilende. Die grosse Furchungskugel theilt sich, wie bemerkt, langsamer, sie zerfällt in zwei Zellen, wenn schon drei oder vier der kleineren hellen Zellen vorhanden sind. Indem die Theilung in gleichem Verhältnisse weiter schreitet, bilden bald die grossen Zellen einen soliden kugeligen Haufen, der von den kleinen Zellen umwachsen wird. Von den verschiedenen hierhin führenden Stadien habe ich mehrere gesehen, leider jedoch gerade dasjenige nicht, welches für die Deutung der so entstandenen Embryonalform theoretisch von besonderem Interesse gewesen wäre, nämlich den Uebergang der Amphimorula Haeck. in die Amphigastrula Haeck.

Immerhin genügen die von mir beobachteten Stadien, um mit grösster Bestimmtheit sagen zu können, dass es dabei zur Bildung einer Gastrula nicht kommen kann. Denn in dem centralen Haufen der grossen Zellen kommt es zur Bildung einer Höhle erst, nachdem derselbe von den kleinen Zellen umwachsen ist. Bald sieht man dann einen stumpfen Fortsatz der centralen Entodermblase nach aussen wachsen gegen das Ectoderm hin, mit dem er bei der Berührung so verschmilzt, dass es zum Durchbruch nach aussen kommt, und nun also das Lumen jenes Entodermfortsatzes frei nach aussen mündet. Jetzt erst existirt eine Embryonalform, die man morphologisch als eine Gastrula bezeichnen muss, gleichviel, ob vom Standpuncte der Vergleichung aus etwa schon ein früheres Stadium als das Homologon der Gastrula der Würmer angesehen werden muss. Das Entoderm bildet eine Blase, deren Wandung aus grossen, mehr oder minder cylindrischen, mit grossem Kern versehenen Zellen besteht, welche auf ihrer dem Lumen zugekehrten Fläche lange Cilien tragen. Letztere erscheinen schon, bevor der Durchbruch des zum Oesophagus werdenden Entodermfortsatzes nach aussen erfolgt ist. Das Ectoderm zeigt eine Differenzirung in zwei Theile, eine obere Partie, welche die Entodermblase umgiebt und aus kleinen eine einfache Schicht bildenden Zellen besteht, die auf der äusseren Fläche kurze Cilien tragen, und eine untere Partie, die zum Fusse wird und aus einer geringen Zahl sehr grosser Zellen besteht, die einen grossen Kern enthalten und noch keine Cilien tragen. Diese Differenzirung ist dadurch zu Stande gekommen, dass, während die Umwachsung der Entodermzellen vor sich geht, ein Theil der Ectodermzellen sich rascher

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

theilt und so in kleinere Zellen zerfällt, indess ein anderer Theil sich bedeutend langsamer theilt. Erst später, nachdem sich das Entoderm nach aussen geöffnet hat, gleicht sich dieser Unterschied mehr und mehr aus, die Zellen des Fusses sind dann nur um Weniges mehr grösser wie die übrigen Ectodermzellen und bedecken sich gleichfalls mit einem Cilienkleide. Zur Bildung einer einschichtigen Blasenwandung, wie im oberen Theile des Ectoderms, kommt es hier nie, indem ein Hohlraum im Innern des Fusses zu keiner Zeit existirt, vielmehr der ganze Zellenhaufen in der Weise in den Fuss sich umbildet, dass die zu äusserst gelegenen Zellen zum Epithel werden, die im Innern befindlichen dagegen die sämmtlichen übrigen Theile des Fusses bilden. Hier existirt zu keiner Zeit ein Gegensatz zwischen Ectoderm und Mesoderm. Anders steht es im oberen Theile des Ectoderms, wo sich von diesem durch Zelltheilung diejenigen Zellen abspalten, die zum Mesoderm werden. Dies beginnt, sobald die Umwachsung des Entoderms beendet und im Innern desselben die Höhlung erscheint. Die Abspaltung des Mesoderms vom Ectoderm geschieht successive in ziemlich unregelmässiger Weise. Es kommt daher nicht zur Bildung eines zusammenhängenden Blattes, sondern es entstehen mehrere grössere Zellhaufen, die zwischen Ectoderm und Entoderm liegen und zuerst wenigstens an denjenigen Stellen fehlen, an welchen die Entodermblase direct dem Ectoderm anliegt. Erst später, wenn schon die Anlagen der Lebern ausgebildet sind, tritt im Innern des Mesoderms eine Spaltung auf, durch welche ein inneres und ein äusseres Blatt desselben geliefert wird. Ersteres legt sich um das Entoderm und ist ein Darmfaserblatt, letzteres liefert die bindegewebigen und musculösen Theile des Körpers, sowie die Niere und das Gefässsystem. Ueber die Anlage des Geschlechtsapparates besitze ich keine sicheren Beobachtungen. Was die Anlage des Nervensystems betrifft, so habe ich an der Stelle, wo das Cerebralganglion auftritt, eine grosse Ectodermzelle durch Spaltung eine nach innen von ihm liegende Zelle liefern sehen, welche ich für die erste Anlage des Cerebralganglion halten musste, ohne indessen durch genügende Zwischenstadien Sicherheit zu erhalten. Würde sich diese Annahme bestätigen, so entstünde also hier das Cerebralganglion nicht durch Einstülpung, sondern durch Abspaltung vom Ectoderm. Das Pedalganglion entsteht sicher nicht vom Epithel her, sondern im Mesoderm. Ueber das erst später erscheinende Visceralganglion habe ich keine Beobachtungen.

Die erste Organanlage des Körpers, sobald die Umwachsung des Entoderms beendet, ist das Auftreten des Mantels oder der »Schalendrüse«. Eine Anzahl von Ectodermzellen, meist etwa zehn, auf dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oberen, dem Fusse entgegengesetzten Pole gewinnen durch stärkeres Wachsthum ein besonderes von den umgebenden Zellen sie unterscheidendes Aussehen. Sie bilden eine Verdickung des Ectoderms von ovaler Gestalt, welche in der Mitte eine [1]) grubenförmige Vertiefung besitzt. Diese Zellen haben kleine Kerne und entbehren der Cilien. Sehr rasch wächst nun diese Scheibe nach allen Seiten hin aus, wobei die centrale Grube immer seichter wird und schliesslich verschwindet. Die Lage der Grube entspricht der Stelle, an welcher sich später das Ligament befindet, indessen die beiden Seitenhälften den Mantel darstellen. Die Grube der Mantelanlage oder Schalendrüse kann sehr leicht für die Mundöffnung gehalten werden, ein Versehen, das in der That auch älteren Beobachtern passirt ist. Die Mantelanlage geschieht also hier genau in derselben Weise, wie bei den Gastropoden, bei denen wir sie neuerdings durch die schönen Untersuchungen Fol's [2]) an Pteropoden genauer kennen gelernt haben. Auch bei Helix fand ich die Mantelanlage als eine Verdickung des Ectoderms von ovaler Form an dem dem Fusse entgegengesetzten Pole auftreten, jedoch beschrieb ich da nicht die centrale Grube [3]).

Ich habe damals die in Taf. 17 Fig. 7 u. 8 *mt* abgebildete Mantelanlage nicht ganz richtig gedeutet, doch kann man sich leicht an den genannten Abbildungen davon überzeugen, dass die centrale Depression vorhanden ist. Ich bezeichnete die Mantelanlage als eine schildförmige Verdickung mit einem umgebenden Ringwalle, jetzt würde ich es als eine schildförmige Ectodermverdickung mit centraler Grube bezeichnen, wodurch sich leichter die Uebereinstimmung mit der Schalendrüse der übrigen Gastropoden ergiebt. Bei Helix ist diese Grube der Mantelanlage [4]) minder tief als bei Limnaeus, wo sie eine tiefe Einstülpung

1) Nach Ganin sollen zwei symmetrisch gelegene Schalendrüsen auftreten. Ich selbst finde allerdings in meinen Zeichnungen Einiges, was vielleicht dafür sprechen würde. Dann sind aber beide Schalendrüsen von ungleicher Grösse, was wohl auf ein Auftreten zu verschiedenen Zeitpuncten deuten würde. Dann würde damit der Umstand wohl doch stimmen, dass gerade an dem frühesten Stadium der Mantelanlage, das ich gesehen, nur eine Schalendrüse existirte. Jedenfalls bedarf der Punct weiterer Untersuchung. Sollte Ganin's Angabe sich bestätigen, so wäre darin ein fundamentaler Unterschied von den Gastropoden gegeben, bei welchen die Mantelanlage überall eine einfache ist.

2) H. Fol, Études sur le développement des Mollusques. I. Ptéropodes. Archives de Zool. exp. et gén. p. p. H. de Lacaze-Duthiers. Tome IV. Pars 1875.

3) H. v. Ihering, Ueber die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. IX. 1875. p. 299—338. Taf. 17 u. 18.

4) Es scheint mir nicht unmöglich, dass ich durch den Umstand, dass ich die Schalendrüse zwar richtig gesehen, aber nicht richtig verstanden habe, über die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

darstellt. Gerade bei Limnaeus ist sie so auffallend, dass sie schon lange bekannt, aber auch besonders leicht misszuverstehen ist. So hielt sie denn Lereboullet für die Anlage des Rectum (»Rectalkegel«), ein Versehen, das neuerdings von Rabl [1]) wiederholt worden ist. Hinsichtlich der übrigen vom primären Ectoderm abgeleiteten Organe, wie Schale, Byssusdrüse u. s. w., habe ich den Angaben von Leydig und Stepanoff nichts hinzuzufügen. Nur das sei noch bemerkt, dass mir es durchaus unzulässig und willkürlich erscheint, irgend einen Theil an den Cyclasembryonen als Rudiment des velum anzusprechen, eine Ansicht, die ich, wie beiläufig bemerkt sei, auch auf die Najadenembryonen ausdehnen möchte.

Wenden wir uns nun zum Entoderm. Wir verliessen es auf dem von mir als Gastrula in Anspruch genommenen Stadium, wo es eine einfache hohle Blase darstellt, die aus wimpernden Cylinderzellen besteht und durch eine Röhre, die zukünftige Speiseröhre, nach aussen mündet. Die nächste Veränderung besteht darin, dass die Wand der Blase, die zum Magen wird, jederseits eine Ausstülpung bildet, ein sehr weites Divertikel, dessen Zellen sich dadurch auffallend von denjenigen des Magens unterscheiden, dass sie keine Flimmerhaare tragen. Erst wenn diese Anlagen der Lebern, deren weitere Ausbildung schon von Leydig und Stepanoff richtig erkannt wurden, angelegt sind, bildet sich am hinteren Umfange des Magens eine Ausstülpung, die zum Darme auswächst. Der gesammte Darmtractus mit seinen Annexen geht mithin aus dem primären Entoderm hervor.

Es erübrigt mir nun noch auf einen Punct einzugehen, in welchem ich zu meinem lebhaften Bedauern Leydig entgegentreten muss. Es betrifft das von Leydig [2]) von Cyclas cornea beschriebene sogenannte »Wassergefässsystem«, dessen Existenz ich auf das Bestimmteste in Abrede stellen muss. Das, was Leydig für ins Innere führende Canäle gehalten, sind nur Furchen, äusserlich gelegene Rinnen auf dem Epithel des Fusses. Freilich sind dieselben so tief, dass auch ich lange Zeit im Unklaren war, und es in der That begreiflich genug ist, wie ein so ausgezeichneter Beobachter wie Leydig sich täuschen lassen konnte. Ich darf es daher nur auf Rechnung der seit jener Zeit so sehr verbesserten Untersuchungsmethoden setzen, wenn ich mit dem Objecte weiter kam wie Leydig. Denn ich

erste Anlage der Schale mich getäuscht habe und dieselbe doch von Anfang an eine äussere wäre.

1) C. Rabl, Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. IX, 1875. p. 195—240. Taf. 7—9.

2) l. c. p. 55.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

brauche es wohl kaum noch hervorzuheben, dass nur Querschnitte den Entscheid hier geben können. Diese zeigten denn, dass jene vermeinten Gänge nur Furchen sind, das so gefaltete Epithel aber nirgends Lücken besitzt. Dieser Befund wurde nun noch durch eine Reihe weiterer Beobachtungen bestätigt. Niemals gelang es bei Injectionen, auch wenn die getödteten Muschelthiere gänzlich erschlafft waren, auch nur einen Tropfen der Injectionsflüssigkeit aus dem Fusse hervorzutreiben, obwohl der erschlaffte Fuss sich dabei prall erfüllte. Ich bemerke hier noch hinsichtlich der Untersuchungsmethode, dass ich mit Indigo versetzten Leim durch Einstich der feinen Canüle in den Fuss injicirte und zuvor eine Injection mit dünner Osmiumlösung vorausschickte, wodurch die histologische Untersuchung in günstigster Weise erleichtert wird. Konnte so durch Injection keine Flüssigkeit nach aussen getrieben werden, so gelang es andererseits ebensowenig feine Indigopartikelchen mit dem Wasser in den Körper einzuführen. Setzte ich dem Wasser, in dem ein nahezu reifer Embryo unter dem Deckgläschen zur Beobachtung lag, Farbstoff zu, so füllten sich die Furchen, in denen die Flimmerung eine besonders lebhafte ist, mit Farbstoff voll, aber nichts drang aus ihnen in den Körper ein. Weiss man einmal, dass jene vermeinten Canäle Rinnen sind, so kann man sich dann auch an dem etwas comprimirten Fusse davon überzeugen, wenn man den Rand sorgfältig einstellt. Auf diese Thatsachen hin wird es wohl kaum gewagt erscheinen, wenn ich behaupte, dass das Leydig'sche Wassergefässsystem nicht existirt. Mehr zu sagen scheint mir zu gewagt, wenn ich auch persönlich die Ueberzeugung habe, dass man im Fuss von Cyclas keinerlei Oeffnungen für den Wassereintritt finden werde, denn die gleiche Ansicht hatte ich auch bezüglich des Fusses von Anodonta, wo doch Kollmann[1]) solche Oeffnungen entdeckt hat. Freilich habe ich mich auch nicht eingehend mit dem Fusse von Anodonta beschäftigt, da mir es nur darauf ankam, zu constatiren, dass Canäle, wie sie Leydig von Cyclas beschrieben, auch da nicht vorkommen, indem die von Kollmann entdeckten Poren etwas ganz anderes sind. Ich gehe hier auf diesen weiterer Untersuchung sehr bedürftigen Punct nicht ein, indem ich hoffe, bald Gelegenheit zu haben, ihn an geeignetem Materiale selbst aufnehmen zu können. Bis jetzt habe ich nur das Wassergefässsystem von Tritonium nodiferum untersuchen können, aber nicht an frischen Thieren, sondern an, übrigens gut erhaltenen, Alkoholexemplaren. Ich kann daher über den histologischen Bau der von delle Chiaje entdeckten

1) Kollmann, Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiern, den Aplysien und den Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1875. p. 97.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Canäle noch keine ausreichenden Angaben machen. Immerhin ist das Resultat schon ein bemerkenswerthes. Jene Gefässe bestehen aus einem innern nicht flimmernden Epithel und einer dasselbe umgebenden sehr mächtigen Ringmuskelschicht, welche die Wasserzufuhr reguliren kann. Dieser Bau der Gefässe erlaubt nicht sie mit Milne-Edwards[1]) einfach als Theile des venösen Gefässsystems zu bezeichnen, wenn auch erst eingehendere Untersuchungen die Modificationen kennen lehren werden, durch welche jene Venen in »Wassergefässe« umgewandelt wurden. Indem aber letztere aus Venen abzuleiten sind, wird die Auffassung von Milne-Edwards entschieden eher bestätigt, als diejenige von delle Chiaje, der ein besonderes selbstständiges Gefässsystem in ihnen sah.

Wenden wir uns nach dieser kurzen Darlegung meiner Beobachtungen zu den in der Literatur vorhandenen Angaben, soweit sie die uns hier interessirenden Fragen behandeln. Schon oben wurde bemerkt, dass meine Ergebnisse im Wesentlichen übereinstimmen mit den Angaben von Leydig und besonders von Stepanoff. Aus diesem Grunde bin ich auf zahlreiche Puncte aus der Ontogenie von Cyclas hier nicht eingegangen, habe dagegen gerade diejenigen Puncte, in denen ich weiter gekommen, ausführlicher dargestellt. Denn gerade die Furchung und die Anlage der Keimblätter ist von Stepanoff nicht genau genug erkannt, so zwar, dass nichts von seinen Angaben mit den meinen im Widerspruch steht, dieselben aber zu unvollständig und daher der Ergänzung bedürftig sind. Ich hob hier diese Uebereinstimmung besonders hervor, weil die neuerdings von Ganin mitgetheilten Untersuchungen so ganz abweichend lauten. Die Arbeit von Ganin macht leider, da sie nur in russischer Sprache erschienen ist, nicht den Anspruch auf eingehende Berücksichtigung, ich muss mich daher auf das Referat von Hoyer beziehen. Danach schildert Ganin die Keimblätterbildung bei Cyclas folgendermassen: »Bei Cyclas theilt sich der Dotter während des Furchungsprocesses in fast völlig gleichartige Elemente. Dieselben weichen weiterhin auseinander, es bildet sich im Centrum ein mit klarer Flüssigkeit erfüllter Hohlraum, der allmälig an Grösse zunimmt, während die »zelligen Elemente« an seiner Peripherie in einfacher Schicht sich anordnen. Erst nach Bildung dieses rundlich ovalen, blasenförmigen Embryo beginnen die Zellen an der Peripherie sich zu differenziren, indem die eine Hälfte der Oberfläche sich aus kleineren platteren Zellen zusammensetzt, während die andere aus grösseren mit dunkeln Dotterkörnchen erfüllten Zellen besteht. Diese letzteren bleiben

1) H. Milne-Edwards, Leçons sur la Physiologie. Tom. III. Paris 1858. p. 158.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lange Zeit hindurch an der dem Rücken entsprechenden Oberfläche des Embryo unbedeckt, und erst nachdem die Anfänge sämmtlicher Organe sich bereits gebildet haben, werden sie von den Elementen der anderen Oberflächenhälfte (des »Hautblattes«) überwachsen und gelangen so in die Körperhöhle, wo sie allmälig durch Resorption verschwinden. In der Schicht der anfangs platten, polygonalen, epithelförmigen kleineren Zellen werden die Elemente durch fortschreitende Vermehrung noch kleiner, rundlich, mit deutlichen Contouren, während die vorher noch vorhandenen Körnchen schwinden. Die Schicht dieser Elemente bildet das Blastoderm. Aus ihr gehen wahrscheinlich die weiterhin auftretenden drei embryonalen Anlagen hervor.« Die nun folgende Darstellung des Verhaltens von Ecto-, Meso- und Entoderm kann leicht mit meinen Angaben in Einklang gebracht werden. Die Differenz liegt vor allem in der Darstellung des Furchungsprocesses und der Entstehung des Darmtractus. Ich muss nun entschieden behaupten, dass Ganin's Untersuchungen in diesem Puncte unrichtig sind, dass er gerade für die ersten Vorgänge nicht genügend frühe Stadien getroffen haben muss und daher jene Darstellung aus unzureichendem Material combinirt, aber nicht beobachtet ist. Dass in diesen Puncten Ganin's Beobachtungen nicht richtig sind, geht schon aus der ganz verkehrten Darstellung des Furchungsprocesses hervor, eines Punctes, hinsichtlich dessen keinerlei verschiedene Auffassungsweisen in Frage kommen können, und ich so viele entscheidende Bilder gesehen habe, dass ich Ganin's Darstellung bestimmt für falsch erklären darf. Es scheint mir überhaupt, als ob ich gerade im Auffinden von besonders frühen Entwicklungsstadien mehr Glück gehabt habe als meine Vorgänger. Dadurch bin ich denn auch in den Stand gesetzt worden zu verfolgen, wie aus den grossen Furchungskugeln das Entoderm hervorgeht, ohne dass eine Resorption von Zellen Statt hätte. Das was Ganin für das primäre späterhin der Resorption anheimfallen sollende Entoderm gehalten, sind die grossen Zellen der unteren zum Fusse werdenden Abtheilung des Ectoderms.

Standen meine Ergebnisse im Wesentlichen in Einklang mit den Angaben von Leydig und Stepanoff, und liessen sich auch die abweichenden Angaben von Ganin durch die Annahme mit den meinen in Uebereinstimmung bringen, dass Ganin über die ersten Entwicklungsvorgänge nur ungenügende Beobachtungen besessen, so steht es anders mit der von Ray Lankester[1]) gegebenen Darstellung, die so sehr allem

1) Ray Lankester, Contributions to the developmental history of the Mollusca. Philos. Trans. Vol. 165. P. 1. 1875. p. 1—12. Pl. I—IV.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von früheren Beobachtern Gesehenen widerspricht, dass nur die Alternative bleibt, dass entweder Ray Lankester sehr ungenau beobachtet hat, oder wir andern. Ich werde im Folgenden die Gründe darlegen, welche mir für erstere Annahme zu sprechen scheinen. Zuvor muss ich jedoch die naheliegende Vermuthung als unbegründet zurückweisen, dass die Ontogenie des von Ray Lankester untersuchten Pisidium pusillum auffallend von derjenigen von Cyclas verschieden sein könne. Denn einmal widerspricht Ray Lankester selbst einer solchen Annahme und dann habe auch ich, als ich die Ontogenie von Cyclas untersuchte, diejenige von Pisidium nebenher wenigstens soweit kennen gelernt, dass ich die grosse Uebereinstimmung constatiren konnte, wie das schon die so äusserordentlich nahe Verwandtschaft beider Gattungen, deren Berechtigung als besonderer Genera leicht bestritten werden kann[1], erwarten liess. Ray Lankester giebt nun folgende Darstellung. Es soll das Ei zuerst durch meridionale Furchen in vier gleiche, dann aber durch eine äquatoriale Furche in vier grosse und vier kleine Theile zerfallen. Dieser Unterschied soll sich dann aber wieder ausgleichen, indem die Zellen des Polyblast von ungefähr gleicher Grösse sind. Diese Blastosphaera soll sich nun einstülpen, wodurch es zur Bildung einer echten Invaginationsgastrula komme, deren Oeffnung oder Blastopore (Urmund Haeck.) sich dann aber wieder schliesse. Aus dem so ins Innere gelangten Entoderm werde der Magen, an dem sich zunächst durch Ausstülpung die Anlage des Rectum (Rectal peduncle, or pedicle of invagination olim) bilde. Eine Deutung dieser Angaben von Ray Lankester ist bei dem skizzenhaften Character seiner Abbildungen und dem Umstande, dass er die wichtige Arbeit von Stepanoff nicht kennt, um so schwieriger, als Ray Lankester nach seinem eigenen Bekenntniss eine Anzahl der am frühesten auftretenden und für die Deutung der einzelnen Theile besonders wichtigen Organanlagen ganz übersehen hat, wie die Byssusdrüse, die Ganglien und die Otocysten. Unter solchen Umständen muss die Deutung der einzelnen Theile der Figuren eine missliche und unsichere bleiben. Soll ich dennoch eine solche versuchen, so möchte ich zunächst vermuthen, dass Ray Lankester über den Furchungsprocess nur ungenügende Beobachtungen besessen, denn dass es dabei zur Bildung meridionaler und äquatorialer Furchen komme, dass je ein Stadium existire, wie es Taf. I, Fig. 17 darstellt, muss ich entschieden bestreiten. Die folgenden Bilder kann ich mit den meinen und denen Stepanoff's nur durch die Annahme zur Deckung

1) Ich muss in diesem Puncte die Ansicht des trefflichen Woodward billigen, der Pisidium Pfr. nur als Subgenus von Cyclas gelten lässt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bringen, dass Ray Lankester in einer Reihe von Fällen (Fig. 18, 22 u. a.) das primäre Entoderm übersehen und die Schalendrüse für den Hypoblast (Entoderm) gehalten habe. Ebenso kann ich auch jetzt noch mich der Vermuthung nicht entschlagen, dass der Verfasser die so früh auftretende Byssusdrüse nicht immer übersehen, sondern sie in manchen Fällen für die Schalendrüse gehalten habe. Was er als Rectalanlage deutet, muss ich für den Oesophagus erklären. Auf eine Besprechung der gleichfalls zum Theil ziemlich abweichenden Angaben über die Entwicklung von Limax, Aplysia u. a. mich hier einzulassen, würde zu weit führen. Bei der Raschheit, mit der heutigen Tages verkehrte Angaben über die Ontogenie leicht zu untersuchender Thiere widerlegt werden, steht ja wohl zu erwarten, dass sich schon bald das Urtheil darüber klären wird, ob die Ontogenie der Lamellibranchien in der von mir geschilderten oder in der von Ray Lankester und Ganin beschriebenen Weise verläuft.

Mir scheint es, dass man zur Zeit Cyclas als diejenige Muschel ansehen darf, deren Ontogenie vom Ei bis zum reifen Thiere von allen bis jetzt untersuchten am besten bekannt ist. Als eine Stütze für die Richtigkeit dieser Behauptung möchte ich noch die Thatsache in Anspruch nehmen, dass bis jetzt keine Angabe in der Literatur vorliegt, welche bezüglich der Keimblätteranlage für irgend ein Muschelthier einen anderen Entwicklungsmodus constatirte als den von mir bei Cyclas gefundenen. Dieser Umstand ist von ganz besonderem Interesse, namentlich wenn man dagegen die bei den Gastropoden bestehenden Verhältnisse sich vorführt. Auch dort findet sich derselbe Modus der Furchung sehr weit verbreitet. Sie ist bei den Nudibranchien, Pteropoden, Tectibranchien und Pulmonaten u. a. eine inäquale, und die grossen dotterhaltigen Furchungskugeln werden auch bei ihnen von den kleinen Ectodermzellen umwachsen. Aber niemals, so scheint es, liefert das so entstandene primäre Entoderm den ganzen Darmtractus, wie das bei den Lamellibranchien der Fall ist. Ganz und gar resorbirt werden diese grossen Furchungskugeln u. a. bei Aplysia, Acera und den Cephalopoden, einen Theil des Darmtractus bilden sie bei anderen, wie den Pteropoden, sei es nun, dass sie den grössten Theil des Magens und Mitteldarmes bilden, oder in die Bildung der Leber eingehen, oder andere Divertikel darstellen. Der Oesophagus aber und wahrscheinlich auch der Enddarm entsteht vom Ectoderm her durch centripetale Zellwucherungen vom Mund und After aus. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass dieser Bildungsmodus des Darmrohres sich als der allgemein verbreitete bei allen den Gastropoden herausstellen wird, welche phylogenetisch auf Plattwürmer zurückzuführen sind (Nudibranchien, Pulmo-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

naten, Tectibranchien, Pteropoden, Cephalopoden) und daher von mir als Platycochliden bezeichnet werden. Darauf, dass die in der Literatur vorhandenen Angaben dem vielfach widersprechen, wird man nicht allzuviel Werth legen dürfen. Handelt es sich doch um einen der schwierigsten Puncte, bei welchem Täuschungen nur zu leicht vorkommen können. So glaubte ich selbst bei Helix[1]) den ganzen Darm aus dem Entoderm ableiten zu müssen, indem ich die ältere Ansicht, dass es sich um einen Dottersack handle, für unrichtig hielt, doch konnte ich gerade über diesen Punct keine genauen Mittheilungen machen. Es ist mir nun jetzt sehr wahrscheinlich, dass diese Angabe nur zum Theil richtig ist. Ich habe nämlich an Embryonen von Limax marginatus Bilder kennen gelernt, die mit den Angaben von van Beneden, Windischmann und Fol[2]) übereinstimmen, und aus denen hervorgeht, dass der Oesophagus von der Mundmasse aus entsteht und nicht aus dem Entoderm. Wahrscheinlich wird es bei Limnaeus ebenso sein.

Betrachten wir das Verhalten der Keimblätter bei denjenigen Platycochliden[3]), bei welchen es hinlänglich genau erforscht zu sein scheint, so finden wir, dass überall das primäre Entoderm entweder gar nicht oder nur in beschränktem Grade an dem Aufbau des Darmtractus theilnimmt. Darf aus den wenigen bis jetzt vorliegenden Beobachtungen noch keine Folgerung über die allgemeine Verbreitungsweise dieses Bildungsmodus bei den Platycochliden gezogen werden, so eröffnen uns dieselben doch die angenehme Aussicht, dass es wahrscheinlich sich

1) l. c. p. 305. Fol hat (Compt. rend. 1875. Tom. 81, p. 524) meine Deutung des über dem Munde gelegenen flimmernden Lappens von Helix als rudimentäres Velum angegriffen. Mag das immerhin ein Punct sein, in dem man anderer Meinung sein kann wie ich, so scheint mir doch das sicher, dass Fol im Irrthum ist, wenn er die von ihm bei Pteropodenembryonen gefundenen »saillie longitudinale« in der Mundmasse für homolog mit meinem Helixvelum hält. Handelt es sich doch dort um eine der Cilien entbehrende Epithelleiste in der Mundmasse, hier um ein über dem Munde stehendes Organ mit starken Wimpern, die auf den umgebenden Partien fehlen.

2) l. c. p. 40.

3) Meine ausgedehnten Untersuchungen über die vergleichende Anatomie der Mollusken haben mich dazu geführt, die Auflösung des »Typus« der Mollusken zu fordern, indem ich den polyphyletischen Ursprung desselben nachzuweisen im Stande bin. Eins der drei Phylen bilden die Lamellibranchien, ein anderes die sogenannten Prosobranchien, welche ich wegen ihrer Abstammung von Gliederwürmern Arthrocochliden nenne, und das dritte endlich sind die Platycochliden oder diejenigen Formen, welche von Plattwürmern abzuleiten sind (die Opistobranchien, Pulmonaten, Pteropoden und Cephalopoden). Wegen der Begründung muss ich auf mein demnächst erscheinendes Werk über die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Mollusken und auf meine Abhandlung »Tethys« in Gegenbaur's Morphol. Jahrb. Bd. II, Heft 1 verweisen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einst herausstellen wird, dass alle zu diesem Phylum gehörenden Glieder einen gemeinsamen Typus der Ontogenie zeigen. Dieser würde sich so präcisiren lassen, dass die Furchung eine inäquale ist und die kleinen formativen Zellen die grossen nutritiven umwachsen und von den so gebildeten beiden primären Keimblättern wesentlich nur das äussere sich an dem Aufbau des Körpers betheiligt, indess das primäre Entoderm ganz oder grossentheils der Resorption anheimfällt. Derselbe Entwicklungsmodus scheint bei den Turbellarien, von denen die Platycochliden abzuleiten sind, allgemein verbreitet zu sein. Dagegen sprechen alle bis jetzt bekannt gewordenen Beobachtungen über die Ontogenie der Lamellibranchien dafür, dass bei ihnen zwar die Furchung und die Keimblätteranlage in gleicher Weise wie bei den Platycochliden verläuft, aber das primäre Entoderm nie resorbirt wird, sondern den gesammten Darmtractus mit seinen Annexen liefert. Der Oesophagus der Lamellibranchien wird vom Entoderm, derjenige der Platycochliden vom Ectoderm gebildet. Das Mesoderm scheint bei allen Mollusken ein Derivat des primären Ectoderms zu sein. Diejenige Form der Keimblätterbildung, welche Haeckel als Amphigastrula circumcreta bezeichnet (z. B. Purpura), scheint bei den Platycochliden nicht vorzukommen. Die Ontogenie der Cephalopoden lässt sich leicht durch diejenige der Pteropoden richtig verstehen. Ob die Solenoconchen (Dentalien) sich auch in dieser Hinsicht den Lamellibranchien anschliessen, werden doch wohl erst weitere Untersuchungen feststellen können. Eine besondere Erörterung erheischt nur noch die Frage, ob bei den Mollusken denn die echte Invaginationsgastrula vorkomme. Da die Brachiopoden nicht zu den Mollusken gerechnet werden dürfen, so bleibt als einzigste Untersuchung, welche für irgend eine Platycochlide die Existenz der Invaginationsgastrula zu erweisen sucht, diejenige von Limnaeus und den übrigen Limnaeiden, für welche Rabl ihr Vorhandensein angiebt. Ich werde im Folgenden die Gründe darlegen, welche mich vermuthen lassen, dass Rabl's Beobachtungen nicht richtig sein können. Die Furchung des Eies von Limnaeus ist nicht wie bei denjenigen Thieren, bei welchen es im Verlaufe der Embryonalentwicklung zur Bildung einer Invaginationsgastrula kommt, eine gleichmässige, sondern eine inäquale, wie bei den übrigen Platycochliden. Sie ist nur bis zur Viertheilung gleichmässig, dann theilt sich jede Zelle in eine grössere und eine kleine. Späterhin sollen nun nach Rabl diese Unterschiede sich wieder ausgleichen, wogegen nach Ganin und Ray Lan-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

KESTER[1]) die grossen Zellen von den kleinen umwachsen werden, ganz wie bei den übrigen Platycochliden, eine Darstellung, für welche sich auch aus der älteren Literatur manches anführen liesse. Dann kommt es zur Invagination und dadurch soll nach RABL eine echte Invaginationsgastrula entstehen, deren Entoderm also als ein primäres zu bezeichnen wäre. Aus ihm sollen nun durch Spaltung der Zellen zwei Entoderme entstehen, eines aus grossen Zellen zusammengesetzt, die der Resorption anheimfallen, und ein im Innern von jenem gelegenes aus kleinen Zellen bestehendes, welches zum Darmepithel wird. Dass RABL eine solche Spaltung des Entoderms wirklich gesehen habe, geht weder aus seinen Angaben, noch aus seinen Zeichnungen hervor, und dasselbe gilt von der Behauptung, dass die grossen bei der inäqualen Furchung entstandenen Zellen nachträglich durch raschere Theilung zur Grösse der kleinen herabsinken. Die Abbildung der Blastosphaera (Taf. VII, Fig. 9) stellt einen optischen Schnitt dar. Dass die centrale Zellenmasse des primären grosszelligen Entoderms, deren Existenz GANIN und RAY LANKESTER ausdrücklich angeben, von RABL übersehen sein solle, ist eine Annahme, die wenig Unwahrscheinliches enthält, wenn man bedenkt, dass jene Abhandlung sich von vornherein die »Anwendung der Gastraea-Theorie auf die Mollusken« zur Aufgabe gesetzt hatte, wobei natürlich die Bemühungen, jene centralen nutritiven Zellen aufzufinden, keine sehr angestrengten gewesen sein können. Ob die Darstellung RABL's, welche auch von FOL[2]) als verkehrt bezeichnet wird, richtig ist oder diejenige von GANIN und RAY LANKESTER, werden erst weitere Untersuchungen zeigen müssen. Für die Betrachtungen, von denen wir oben ausgingen, ist es dagegen von grosser Bedeutung, wenn die Darstellungen von GANIN und RAY LANKESTER sich bestätigen. Dann reiht sich Limnaeus ganz in die ontogenetische Kategorie ein, welche allen Platycochliden gemeinsam zu sein scheint, und es ist weder bei den Platycochliden noch auch bei den Lamellibranchien das Vorkommen der Invaginationsgastrula bis jetzt in irgend einem Falle nachgewiesen. Dann ist natürlich das durch die Invagination entstandene Entoderm von Limnaeus ein secundäres, indem das primäre Entoderm der Resorption anheimgefallen ist.

Die von mir hier angeregten Fragen scheinen mir weitere Verfolgung ganz besonders zu verdienen. Bestätigen weitere Untersuchungen die Annahmen, die mir aus dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntniss von der Ontogenie der Mollusken sich zu ergeben scheinen, so

1) in Quat. Journ. of micr. science. London 1874. p. 365—391.
2) Compt. rend. T. 81. 1875. p. 524.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

haben wir gegründete Aussichten, einst die Fragen beantworten zu können, welche angeregt zu haben Haeckel's grosses Verdienst ist. Ergiebt sich nämlich, dass die einzelnen Phylen ihre besonderen Entwicklungstypen besitzen, und haben die Stammbäume der einzelnen Phylen und ihr Zusammenhang unter einander erst einmal eine gesicherte Basis erhalten, so wird es auch gelingen müssen das Problem zu lösen, ob denn diese verschiedenen Typen aus einander abzuleiten sind, oder ob der Ursprung der gesammten Metazoen als ein polyphyletischer wird anzusehen sein. Fand die Gastraeatheorie in ihrer ersten Gestalt wenig Beifall, so ist sie in der modificirten Form, in der sie jetzt erschienen[1]), gewiss viel eher im Stande eine allgemeine Verständigung anzubahnen. Freilich wird sie doch bis jetzt nur als ein erster Versuch gelten dürfen, der noch zahlreicher Modificationen bedarf. Eine solche anzuregen ist der Zweck dieser Zeilen. Sie betrifft die Mollusken, deren Förderung ich mir zur besonderen Aufgabe gestellt habe und welche sich in Haeckel's Schema durchaus nicht einreihen lassen. Haeckel behandelt bei Besprechung der Mollusken (von denen natürlich die Brachiopoden auszuschliessen sind) nur die angebliche Invaginationsgastrula von Limnaeus nach der, wie wir sehen, höchst wahrscheinlich falschen Darstellung von Rabl. Das ist die einzigste Platycochlide, die in jener Abhandlung Haeckel's berücksichtigt wird, und nicht anders steht es mit den Lamellibranchien, von denen nur die nicht veröffentlichten Untersuchungen Rabl's an Unio erwähnt werden, einer Muschel, deren Embryologie man für theoretische Speculationen wie mir scheint doch lieber nicht benutzen sollte, oder wenigstens nicht eher, als bis es irgend Jemanden gelungen ist, die zwischen der Larve und dem jungen Thiere gelegenen entscheidenden Stadien zu untersuchen. Und wenden wir uns zu den Prosobranchien, so finden wir ausser der wichtigen Untersuchung Selenka's an Purpura, nur noch die von Haeckel beobachtete Ontogenie einer zu Trochus (?) gehörigen Schnecke berücksichtigt. Was diese letztere nun betrifft, so wird die Fig. 110 doch wohl nur als eine schematische anzusehen sein, da sie ein Verhalten zeigt, das den übrigen Arthrocochliden so viel wir wissen nie zukommt, nämlich einen Urdarm (Protogaster), der durch einen Urmund (Protostoma) nach aussen geöffnet ist. Gerade der Mangel eines solchen Urdarmes und Urmundes ist für die Mollusken sammt und sonders, soweit man wenigstens bis jetzt weiss, characteristisch, indem da, wo man, wie z. B. bei Cyclas, von einer Gastrula sprechen könnte,

1) E. Haeckel, Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. IX. 1875, p. 402—508.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der erste Mund schon der dauernde ist und erst durch secundären Durchbruch des Entoderms nach aussen entsteht. Kann man bei den Lamellibranchien die Höhle des bleibenden primären Entoderms wohl als einen Urdarm ansehen, so geht das nicht an bei den Platycochliden, bei welchen es im Innern des primären Entoderms nie oder erst spät zur Bildung einer Höhle kommt und diese dann nie direct in einem »Urmunde« das Ectoderm durchbricht. Will man eine Deutung suchen, durch welche für beide Phylen die Existenz eines Gastrulastadiums sich erweisen liesse, so würde man wohl an dasjenige Stadium der Embryonalentwicklung anknüpfen müssen, in dem die Ectodermzellen noch nicht völlig die nutritiven umwachsen haben und man die Lücke im Ectoderm als ein Protostoma deuten könnte, wobei aber natürlich ein eigentlicher Protogaster nicht existirt und auch nicht die späterhin in dem Zellhaufen des primären Entoderms etwa auftretende Höhle als ein solcher Urdarm angesehen werden dürfte. Denn wollte man letzteres thun, so würde der Urdarm bei den einen gar keinen Mund haben, bei den anderen (Lamellibranchien) aber durch einen secundären Mund nach aussen münden.

Ich stehe davon ab, auf diese durch Haeckel's Gastraeatheorie angeregten Speculationen näher einzugehen. Nicht sie waren es auch, die mich zu diesen Ausführungen bewogen, welche sich nur gegen die Einreihung der Mollusken in ein Schema richten, in das sie nicht passen. Man wird mir einwerfen, dass die von Haeckel gewählten Beispiele zufällig herausgegriffene seien, eine Durchmusterung der ganzen Reihe von vorhandenen Untersuchungen aber ausserhalb des Planes seiner Abhandlung gelegen sei. Mag dies zugegeben werden, so rechtfertigt es doch sicher nicht die Thatsache, dass derjenigen Form der Embryonalentwicklung, welche bei den Mollusken die allgemeinst verbreitete, ja bei den Platycochliden und Lamellibranchien sogar die einzige überhaupt vorkommende zu sein scheint, in der Haeckel'schen Theorie durchaus kein Platz eingeräumt wird. Und da das Verhältniss zwischen Thatsachen und Theorie nun doch einmal das ist, dass jene in erster Linie stehen und diese sich ersteren fügen muss, so scheint mir die Forderung eine unabweisbare, dass Haeckel's Gastraeatheorie soweit zu modificiren ist, dass sie sich auch auf die Mollusken ausdehnen lässt, oder um directer zu sprechen, dass die verschiedenartigen Elemente, die jetzt in die Gruppe der Amphigastrula eingereiht erscheinen, wieder von einander entfernt werden. Eine Embryonalform, die keinen nach aussen offenen Urdarm besitzt, noch eine Gastrula zu nennen, widerspricht dem Sinn des Wortes so entschieden, dass ich vorschlage, die hier für Cyclas von mir beschriebene und bei den Mollusken so weit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verbreitete Embryonalform mit den Namen der Leposphaera[1]) zu bezeichnen, mit Rücksicht auf den Umstand, dass das Ectoderm wie eine Hülse den centralen Entodermkern umgiebt. Diese Leposphaera nun ist, wie bemerkt, weitaus die verbreitetste Embryonalform der Mollusken, ja sie scheint die einzige zu sein, welche bei Lamellibranchien und Platycochliden[2]) vorkommt, wogegen bei den Arthrocochliden ausser ihr noch die Form der Amphigastrula circumcreta vorkommt, deren Ableitung aus der Leposphaera gerade bei den Arthrocochliden wohl viel weniger schwierig sein dürfte, als die Zurückführung der gleichen Embryonalform der Cyclostomen und Batrachier auf die Invaginationsgastrula des Amphioxus.

Wenn ich es für nöthig hielt, diese Embryonalform der Mehrzahl der Mollusken mit einem besonderen Namen zu belegen und dabei den Ausdruck Gastrula ausdrücklich vermied, so soll damit übrigens durchaus nicht gesagt sein, dass dem Hauptinhalte der Gastraeatheorie aus der Embryologie der Mollusken ein Widerspruch erwüchse. Denn die Möglichkeit, dass die Embryonalform der Leposphaera phylogenetisch hervorgegangen sein könne aus der Invaginationsgastrula, kann durchaus nicht bestritten werden. Allein das ist doch immer nur einer der mancherlei als möglich denkbaren Fälle, und Beweisgründe sprechen dafür ebensowenig wie für die Ansicht von Haeckel, dass die Invaginationsgastrula die ursprüngliche Embryonalform aller Metazoen sei, und aus diesem Grunde vermeide ich den präjudicirenden Namen Archigastrula. Bildet die Annahme der Homologie der beiden primären Keimblätter bei allen Metazoen den Hauptinhalt der Gastraeatheorie, so ist jedenfalls nichts aus der Ontogenie der Mollusken bekannt, was dem widerspräche. Nur darf man natürlich den Begriff der Keimblätter nicht in dem engeren Sinne eines wirklichen Blattes nehmen, denn für die Frage nach der Homologie der Zellschichten ist es natürlich irrelevant, ob die centrale Zellmasse der Leposphaera die Anordnung eines compacten Zellhaufens oder die einer Blase zeigt, resp. ob die im Innern derselben erscheinende Höhle früher oder später auftritt, und ebenso

1) Die Leposphaera wird also aus zwei concentrischen Zellschichten gebildet, von denen die äussere oder das primäre Ectoderm die innere oder das primäre Entoderm umgiebt, wie die Schale einer Nuss den Kern einschliesst. Der bleibende Mund entsteht im Ectoderm der Leposphaera, der Oesophagus entweder vom Munde aus, wie bei den Gastropoden, oder vom primären Entoderm aus, wie bei den Lamellibranchien.

2) Nach meiner Ansicht ist also das Stadium in der Ontogenie von Limnaeus, welches Rabl als Blastosphaera ansieht, eine Leposphaera, deren centralen primären Entodermzellhaufen Rabl übersehen hat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gleichgültig ist dabei die Frage nach den weiteren Schicksalen der einzelnen Blätter, gerade so, wie es in der vergleichenden Anatomie für die Feststellung der Homologie eines Organes gleichgültig ist, ob es hier diese, dort jene Function besitzt. So sehen wir denn die centrale Zellenmasse der Leposphaera bei einem Theile der Mollusken das Epithel des gesammten Darmtractus liefern, bei anderen nur in beschränktem Grade, bei wieder anderen endlich gar nicht mehr am Aufbau desselben theilnehmen, indem das gesammte Entoderm nur als Dottermaterial Verwendung findet. Im letzteren Falle bildet dann das Ectoderm eine Einstülpung, der wir, so lange sie noch nicht Darm ist, die Bezeichnung »Entoderm« nicht versagen können, nur werden wir dieselbe als secundäres Entoderm dem der Resorption anheim gefallenen primären Entoderm gegenüberstellen müssen. Denn das unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass unter dem Namen »Entoderm« sehr verschiedenartige Bildungen begriffen werden, deren strenge Scheidung nothwendig wird. Für die Mollusken ergiebt sich diese leicht, wenn man die centrale Zellenmasse der Leposphaera als primäres Entoderm bezeichnet, und dieses streng unterscheidet von dem secundären durch Wucherung vom Ectoderm gebildeten Entoderm. Diese Namen beziehen sich natürlich nur auf das morphologische und ontogenetische Verhalten, wogegen es phylogenetisch sehr wohl denkbar wäre, dass das secundäre Entoderm der Leposphaera (z. B. Limnaeus?) dem primären und einzigen Entoderm der Invaginationsgastrula homolog sein könne, und auf solche Weise jene Form aus letzterer abgeleitet werden könne, oder auch umgekehrt. Es sind das natürlich nur Vermuthungen, auf die noch kein Gewicht zu legen ist, die es aber sicher sich lohnt bei weiterer Verfolgung der interessanten Fragen im Auge zu behalten. Bis jetzt scheint jedenfalls nichts gegen die Hypothese zu sprechen, dass jene beiden primären Keimblätter sich für alle Metazoen nachweisen liessen, nur in ungleichem Grade der Ausbildung und ungleich in ihren weiteren Schicksalen. Das widerstreitet freilich der jetzt geltenden Auffassung, wonach die Kriterien der Homologieen in erster Linie der Ontogenie zu entnehmen sein sollen. Denn da das Verhalten des primären Entoderms bei den Mollusken ein so sehr ungleiches ist, so würde man danach consequenter Weise ein ganz anderes System der Mollusken, namentlich der Platycochliden aufstellen müssen, als das, welches wir jetzt als ein natürliches ansehen. Man müsste dann die Mollusken in solche mit bleibendem primären Entoderm eintheilen, in solche, deren Darm aus secundärem Entoderm entstanden, und endlich in solche, deren Darm etwa zu einem Drittel aus primärem, zu zwei Dritteln aus secundärem Entoderm entsteht u. s. w.,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und ein solches System von Brüchen, am besten wohl in Procenten ausgedrückt, würde dann an die Stelle unserer Ordnungen, Familien etc. treten. Das scheinen mir wenigstens die Consequenzen der jetzt modernen Ansicht, dass die Homologie in erster Linie mit Hülfe der Ontogenie festzustellen sei, ein Princip, dem ich mit Entschiedenheit entgegentreten muss, auf die Gefahr hin, eines »veralteten Standpunctes« geziehen zu werden. Jener unbewiesenen Hypothese gegenüber halte ich die Ansicht fest, dass die Kriterien der Homologie in erster Linie der vergleichenden Anatomie zu entlehnen sind, und dass daher Beispielsweise der Darmtractus der Pteropoden demjenigen der Cephalopoden und der übrigen Platycochliden homolog sei, gleichviel ob er auf diese oder jene Weise entstanden sei. Ja ich wage es sogar die noch veraltetere Ansicht zu vertheidigen, dass in solchen ontogenetischen Fragen nicht sowohl morphologische Daten entscheidend seien, als vielmehr Rücksicht genommen werden müsse auf die physiologischen Bedingungen der Entwicklung. Ich muss in diesem Puncte die Ansichten entschieden hochhalten, die mein verehrter Lehrer, Professor Rudolph Leuckart seit Jahren seinen Schülern vorträgt, dass die Unterschiede im Ablaufe der Ontogenie grossentheils auf Rechnung der verschiedenartigen äusseren Lebensbedingungen zu setzen sind, unter denen sowohl die Mutter, wie die Larve oder das Junge lebt, dass zwischen beiden Momenten eine innige Wechselbeziehung besteht und Anpassungen an diese äusseren Bedingungen der Entwicklung den Verlauf derselben vielfach abändern können. Wer solchen Betrachtungen sich nicht principiell verschliesst, der kann sich von ihrer Zulässigkeit gerade bei den Mollusken besonders gut überzeugen. Ist es doch beim jetzigen Stande unserer Kenntnisse leicht genug, den Dottersack der Cephalopoden abzuleiten aus dem primären Entoderm der Leposphaera der übrigen Platycochliden, wenn man sich den vorwiegend nutritiven Character des primären Entoderms bei den Pteropoden vergegenwärtigt, in dem durch weitere massenhafte Zufuhr von Dotterelementen schliesslich die formativen Fähigkeiten gänzlich erstickt werden müssen. Der Zusammenhang zwischen den physiologischen Bedingungen der Entwicklung und ihrem morphologischen Ablaufe ist da wohl leicht genug zu durchschauen. Oder sollte es Zufall sein, dass das Ei der Nudibranchien nur eine geringe Masse von Dotter enthält, da doch die Larve auf unreifem Zustande ausschlüpft, um sich selbstständig das Material zur völligen Anlage und Ausbildung der Organe zu erwerben, und andererseits der Cephalopodenembryo, der seine ganze Entwicklung im Ei durchmacht, mit einem grossen Vorrathe von Dotter ausgestattet ist. Der Causalnexus ist hier wohl leicht genug zu erken-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nen, wenn auch die Ursache wohl minder sicher zu eruiren sein sollte, welche die Ausbildung dieser Anpassungserscheinungen auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl bedingte. Allein für die Frage, die uns hier interessirt, ist das auch gleichgültig, da es nur darauf ankam, den Zusammenhang zu zeigen zwischen dem Verlaufe der Entwicklung und den äusseren Bedingungen, unter denen sie vor sich geht. Sind aber die äusseren Verhältnisse, unter denen die Mutter und die freigewordene Larve oder das junge Thier lebt, die Zahl der Eier, welche producirt werden muss, wenn die Art nicht den durch den Kampf um's Dasein gebotenen Gefahren erliegen soll, und ähnliche Momente wirklich belangreiche Factoren, welche, indem sie z. B. die Menge des im Ei angehäuften Dottermaterials reguliren, direct das morphologische Bild des Verlaufes der Ontogenie modificiren und somit zu Erscheinungen führen können, die Haeckel als cenogenetische bezeichnet, so wird man auch zugeben müssen, dass es verkehrt ist, ausschliesslich die morphologischen Vorgänge der Entwicklungsgeschichte ins Auge zu fassen. Natürlich sollen solche physiologische Betrachtungen nicht an die Stelle der morphologischen Erkenntniss treten, vielmehr nur zu ihrer Erklärung herangezogen werden. Giebt man die Berechtigung dieser Speculationen zu, erkennt man an, dass physiologische Bedingungen die morphologischen Vorgänge der individuellen Entwicklung modificiren können, so darf man nicht mehr in erster Linie der Ontogenie die Kriterien der Homologie entlehnen. Man muss dann zugeben, dass die Abstammung aus dem gleichen Keimblatt nicht das Kennzeichen der Homologie zweier Organe zu sein braucht, dass ein und dasselbe Organ auf verschiedene Weise entstehen kann, dass, um bei unserem Beispiele stehen zu bleiben, wenn andere der vergleichenden Anatomie entnommene Gründe dafür sprechen, der Darmtractus der Cephalopoden demjenigen der übrigen Platycochliden sehr wohl homolog sein kann, obwohl er bei den einen auf diese, bei den anderen auf jene Weise entsteht. Sind aber wirklich die Kriterien der Homologie in erster Linie der vergleichenden Anatomie zu entnehmen, dann wird auch das »biogenetische Grundgesetz« nur soweit zur Aufstellung phylogenetischer Reihen heranzuziehen sein, als die auf dem Wege der Ontogenie gewonnenen Resultate im Einklang oder wenigstens nicht im Widerspruch stehen zu den mit Hülfe der vergleichenden Anatomie erhaltenen. Für die Ermittlung der phylogenetischen Reihen wird man weit eher die Embryologie wie die vergleichende Anatomie entbehren können, man wird bei consequenter Durchführung sehr häufig durch erstere, nie durch letztere in die Irre geführt werden. Denn das ist doch ohne Weiteres einleuchtend, da Niemand Zeuge jener Fälschungsgeschichten gewesen und überzeu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gende Beweise auf diesem Gebiete sich nicht führen lassen, dass sich über sie nur Vermuthungen aufstellen lassen, und dass es ganz der Willkür des Einzelnen überlassen bleibt, was er in einer Ontogenie für cenogenetisch, was für palingenetisch halten will. Darum wird man nur diejenigen der Ontogenie entnommenen phylogenetischen Schlüsse, welche mit den aus der vergleichenden Anatomie gezogenen übereinstimmen, für wirklich zuverlässig halten dürfen. Nur den auf solchem Wege unter Heranziehung der paläontologischen Ueberlieferungen gewonnenen Resultaten kann ich wenigstens denjenigen wissenschaftlichen Werth zusprechen, der uns berechtigte, sie für phylogenetische Constructionen zu verwenden, durch die wir uns einbilden dürfen, das grosse Räthsel der wahren Phylogenie wenigstens in annähernd richtiger Weise lösen zu können. Mögen diejenigen, welche diese Principien für falsch halten, mir an meiner demnächst erscheinenden Phylogenie der Mollusken zeigen, wo sie mich zu falschen Vorstellungen geführt haben!

Göttingen, 14. December 1875.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1875

Band/Volume: 26

Autor(en)/Author(s): Ihering Hermann von

Artikel/Article: Ueber die Ontogenie von Gyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken. 414-433