

Ueber die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte für die Stammesgeschichte der Thiere.

Vorgetragen bei der Jahresfeier

von

Dr. O. Bütschli.

Hochgeehrte Versammlung!

Von allen Räthseln, welche die Natur dem forschenden und denkenden Geiste zur Lösung vorlegt, hat seit langer Zeit kaum eines mehr zur Nachforschung angeeifert, als die geheimnissvolle, wunderbare Art der Fortpflanzung und Entwicklung der organisirten Wesen unseres Erdballs. Wie schon, in bei weitem den meisten Fällen, der erste Schritt zur Neugestaltung eines Organismus als das hochinteressante Phänomen der geschlechtlichen Zeugung erscheint, das heute noch, trotz vieler darauf gerichteter Untersuchungen, der tieferen Erkenntniß seines Wesens spottet, so häufen sich in dem Maasse, als aus dem Producte der Zeugung durch die mannigfachsten Umgestaltungen schliesslich der complicirte Organismus eines höheren Thieres hervorgeht, auch die Schwierigkeiten einer Erklärung dieser Vorgänge, einer Zurückführung und Ableitung derselben von allgemeineren, die thierische Organisation beherrschenden Gesetzen.

Die Lehre von dem individuellen Entwicklungsgang, der Bildungsgeschichte der thierischen und pflanzlichen Einzelwesen — die Ontogenie oder Keimesgeschichte, wie man diesen Theil der Wissenschaften von den Organismen jetzt gewöhnlich nennt — erfreute sich schon im 17. Jahrhundert der lebhaften Theilnahme der Forscher. Nachdem sie sich hierauf von den Fesseln befreit hatte, in die sie eine, durch vorgefasste theoretische Speculationen und mangelhafte Einsicht in die thatsächlichen Vorgänge irre-

geleitete Schule, unter Anführung Bonnet's, Haller's und Spallanzani's, zu schlagen versucht hatte, begann auch bald die durch C. F. Wolff, jedoch mit geringem Verständniss von Seiten seiner Zeit, angebahnte richtige Auffassung des Entwicklungslebens im thierischen Ei, und durch die Bemühungen eines Pander und C. E. v. Bär wurde die Lehre von der Entwicklung, die Ontogenie, bald zu einer erstaunlichen Höhe gefördert.

Bär's unsterbliche Verdienste um die Entwicklungsgeschichte beruhten ebenso sehr auf der Vielseitigkeit und Genauigkeit seiner Beobachtungen, als auf der Gedankentiefe, mit welcher er jede einzelne seiner Wahrnehmungen zu den übrigen in Beziehung zu setzen versuchte, um zu allgemeinen Anschauungen über die Bedeutung der Entwicklungsvorgänge zu gelangen.

Hatte man es früher für wahrscheinlich gehalten, dass jeder thierische Organismus im Gange seiner Entwicklung die gesammte Stufenleiter der unter ihm stehenden, niedriger organisirten Wesen geradweise durchheilen müsse — indem man sich wie Bonnet die gesammte Thierwelt als eine einfache, einreihige Abstufung vom Höchststehenden bis zum Niedersten herab vorstellte — so erhob sich hiegegen v. Bär, indem er (ähnlich wie schon früher Cuvier durch seine Lehre von den thierischen Typen) zu zeigen versuchte, dass die höheren Organismen im Laufe ihrer individuellen Entwicklung keineswegs die sämtlichen niederen stufenweise durchgehen müssten, sondern dass die verschiedenen Haupttypen der thierischen Organisation, die man zu damaliger Zeit unterschied, ihrer Anlage nach frühzeitig an dem sich entwickelnden Geschöpf hervortreten und die weitere Entwicklung, die höhere Vervollkommnung, im Rahmen dieses Typus geschieht, nicht etwa aber durch Uebergang zu einem vollkommeneren, höherstehenden Typus. Hierdurch, wie auch durch die vergleichend anatomischen Untersuchungen von Cuvier und Bär, war die vielreihige Anordnung des grossen Reiches der thierischen Organismen festgestellt worden, ein Fortschritt von der allergrössten Bedeutung, gegenüber der früher behaupteten einreihigen Verwandtschaft; ein Fortschritt, den auch die heutige Forschung, durch ihre mehr oder weniger erfolgreichen Bemühungen der Verknüpfung der verschiedenen Typen in ihren Ausgangspunkten und auf Grund ihrer veränderten Auffassung des Typus im Allgemeinen, nicht zu schmälern vermag.

Nach diesen glänzenden Fortschritten, zunächst im Bereiche

der Entwicklungsgeschichte der höheren Thiere, mehrten sich natürlich die Untersuchungen auf diesem Gebiet in rascher Folge und es knüpfen sich grade an diesen Zweig unsrer Wissenschaft die Namen der verdienstvollsten Männer unsers Jahrhunderts. In der bedentsamsten Weise wurde jedoch das Verständniss der Entwicklungsprocesse durch die Schleiden-Schwann'sche Zellentheorie gefördert; durch den grossartigen Einblick, welcher mittels dieser Lehre in den Grundbau des thierischen Organismus gewonnen wurde, war auch zuerst das Verständniss für den Ausgangspunkt der Entwicklung, das Ei, gefunden; und wie mannigfach auch die Bedenklichkeiten waren, die seit der Zeit, da Schwann zuerst das thierische Ei als Zelle aussprach, gegen diese Auffassung erhoben worden sind, sie hat sich durch die neueren Erfahrungen mehr und mehr befestigt, und darf hentzutage als siegreich bezeichnet werden.

Erst jetzt wurde die Forschung in den Stand gesetzt, den Beginn der thierischen Entwicklungsprocesse zu begreifen, zu verstehen, wie sich aus dem Ei der vielzellige Organismus entwickeln könne, und die nähere Erforschung dieses Processes bildete von da ab eine der Hauptaufgaben der Ontogenie, deren vollständige Lösung z. Th. noch der Zukunft aufbewahrt ist.

Bald jedoch brach sich auch die Erkenntniss Bahn, dass die Entwicklungsgeschichte ein sehr bedeutsames Wort in der Ergründung der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der thierischen Wesen mitzusprechen habe; mit ihrer Hülfe wurde es zuerst möglich, über die verwandtschaftlichen Beziehungen verschiedener zweifelhafter Gruppen ins Klare zu kommen. So lieferte sie die beste Aufklärung über die Stellung der parasitischen Krebse und der sogenannten Rankenfässer, der Cirrhipedien; auch die merkwürdigen schmarotzenden Pentastomen oder Zungenwürmer, die früher zu den eigentlichen Eingeweidewürmern gezogen worden waren, wurden zuerst durch die Erforschung ihrer Entwicklungsgeschichte als Angehörige der Gliederfüssler, der Arthropoden, erkannt. Eine grössere Anzahl Beispiele aus früherer und späterer Zeit liessen sich zur Erläuterung dieser hohen Bedeutung der Entwicklungsgeschichte noch anführen, ich erinnere nur noch an die verwandtschaftlichen Beziehungen der Wirbelthiere zu den Wirbellosen, welche man in neuerer Zeit mit Hülfe der Embryologie aufgefunden hat. Welcher Seite man auch in dem augenblicklich

brennenden Streit über die Beziehungen der *Vertebrata* zu den *Avertebrata* Recht geben mag — leitet man die ersteren mit den Anhängern der älteren Richtung von Aseidien-ähnlichen Formen ab oder mit denen der neuen Auffassung von Ringelwurm-artigen Vorfahren —, es sind dennoch in beiden Fällen die embryologischen Erfahrungen, welche als vorzugsweise massgebend erachtet werden. Als ein Beispiel aus neuester Zeit darf ich Ihnen die interessanten Aufschlüsse anführen, welche durch die embryologischen Untersuchungen Kowalewsky's über die Beziehungen der schwer zu verstehenden Brachiopoden zu den Ringelwürmern erlangt worden sind.

Grade diese Seite der Entwicklungsgeschichte hat die Beschäftigung mit ihrer Erforschung seit den 40er Jahren unsers Jahrhunderts mehr und mehr in den Vordergrund gedrängt.

Die Resultate entwicklungsgeschichtlicher Forschungen waren für die Erkenntniss des systematischen Zusammenhangs der thierischen Formen von zu überzeugender Natur, als dass man es nicht versucht haben sollte, die Erscheinungen des Entwicklungsprocesses in noch ausgedehnterem Massstabe für die systematische Anordnung zu verwerthen, das System in seinen Grundzügen womöglich auf die Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte zu gründen. — Je weiter man jedoch in der Erkenntniss der Entwicklungsprocesse eindrang, desto mehr gelangte man auch zu der Ueberzeugung, dass eine solch einseitige Betonung des systematischen Werthes der Ontogenie weit über das Ziel hinausschoss, dass nahe verwandte Thiere nicht selten grosse Abweichungen im Gange ihrer Entwicklung zeigen, ohne dass andere Merkmale zu einer Sonderung dieser Formen aufgefordert hätten.

Erst mit der durch Darwin 1859 zu neuem Leben erweckten und in genialer Weise begründeten Entwicklungstheorie der Organismen erschienen auch die Thatsachen der speciellen Entwicklungsgeschichte der einzelnen thierischen Formen in einem neuen Lichte, indem sich nun die Aussicht eröffnete, zu einem Verständniss der Ursachen des Entwicklungsgangs zu gelangen; nicht der nächstliegenden Ursachen für jeden einzelnen Wachstums- oder Differenzirungsvorgang, sondern für die fernerliegenden Ursachen und Bedingungen der Aufeinanderfolge der verschiedenen Formen, welche der sich entwickelnde Embryo im Laufe seines Bildungsprocesses zu durchgehen hat.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, Ihnen die Gründe und den gesammten Gedankengang darzulegen, welche Darwin und seine Anhänger bestimmten, die bedingenden Ursachen der speciellen Entwicklungsgeschichte jeder thierischen Form in dem Verlaufe der allgemeinen Bildungsgeschichte derselben im Laufe der Zeiten zu suchen, eine Anschauung, die Hückel schliesslich in seinem sogenannten biogenetischen Grundgesetz unter dem Ausspruche zusammenfasste: die Ontogenie ist eine kurze Recapitulation der Phylogenie. In andern Worten: der Verlauf der Entwicklungsprocesse, welche uns eine jetzt lebende thierische Form z. B. darbietet, ist ein mehr oder weniger getreues und gewissermaassen verkleinertes Spiegelbild des allmäligen Entwicklungs- und Umgestaltungsprocesses, der im Laufe der Zeiten zur Entstehung dieser thierischen Form geführt hatte. Diesen letzteren, langsamen Umbildungsprocess im Laufe der Vorzeit, wie ihn die Darwin'sche Theorie für jede organische Form voraussetzt, nannte aber Hückel zuerst im Gegensatz zur Entwicklungsgeschichte der Einzelformen (der Keimesgeschichte) die Phylogenie oder Stammesgeschichte.

Unleugbar fanden, durch die in diesem Gesetz ausgesprochenen Beziehungen zwischen Stammes- und Keimesgeschichte, eine grosse Reihe von Thatsachen zum ersten Male eine Erklärung, d. h. sie wurden mit andern Thatsachen in einen causalen Zusammenhang gebracht und auf diese Weise eine grosse Summe von Erfahrungen, welche früher unvermittelt nebeneinander gestanden hatten, einer einheitlichen Auffassung zugänglich gemacht.

War es doch von jeher als eine Erscheinung von höchster Bedeutung erkannt worden, dass sich ein gewisser, wenn auch keineswegs völliger Parallelismus zwischen der Keimesentwicklung einer thierischen Form und der Stellung finde, die sie sowohl in der paläontologischen Stufenfolge der die Erde seit dem ersten Auftreten organischen Lebens bewohnenden Wesen, als auch in der vielgegliederten Stufenleiter des natürlichen Systemes einnimmt.

An und für sich, abgesehen von jeder speciellen Begründung aus der Erfahrung, war ja die einfachste Vorstellung, welche man sich, bei Anerkennung der Abstammungs- oder Deseendenzlehre, von dem Hervorgehen eines complicirten vielzelligen Organismus aus einer einfachen Zelle, dem Ei, im Laufe seiner Keimes- oder

ontogenetischen Entwicklung bilden konnte, die: dass der Organismus den Weg einschlage, welchen er im Laufe der Zeiten bei seiner allmähigen Entstehung aus einer einzelligen Form durchschritten habe. Es ist dies von vornherein um so mehr eine annehmbar scheinende Vorstellung, da das zur Entwicklung sich anschickende Ei ja nichts weiter vorstellt, als eine der Zellen seines Mutterorganismus, ein kleines Theilproduct der Eizelle, aus dem dieser Mutterorganismus früher selbst hervorgegangen war, und das nach einer gewissen Ruhepause eine neue Phase der Entwicklung beginnt; hieraus aber folgt: dass die ganze grosse Zahl der Ahnen, die in der Descendenz dem betreffenden Organismus vorausgegangen sind, sämmtlich in directester materieller Verbindung miteinander stehen.

Eine solche Auffassung der Keimesgeschichte der einzelnen thierischen Formen musste naturgemäss das Bestreben hervorrufen, gestützt auf das biogenetische Grundgesetz, aus den Resultaten der Keimesgeschichte, der Ontogenie, die Erkenntniss der Phylogenie, der Stammesgeschichte, zu schöpfen und womöglich in dieser Weise schliesslich zu dem Verständniss des natürlichen Zusammenhanges aller die Erde bevölkernden und auch der dahingeschwundenen thierischen Formen zu gelangen. Je mehr jedoch dieses Bestreben der Anhänger der Descendenzlehre in der Aufstellung des natürlichen, auf die Descendenz gegründeten Systems sein Ziel sah, desto mehr musste sich ihm auch bei dem Versuch, in dieser Weise die Phylogenie mit Hülfe der Ontogenie aufzuklären, bald dieselben Schwierigkeiten in den Weg stellen, die sich auch früherhin schon den Systematikern dargeboten hatten, welche ihr System im Wesentlichen auf Grundlage der embryologischen Ergebnisse aufzubauen versuchten.

So sah sich denn auch schon 1864 Fritz Müller bei dem Versuch, die phylogenetische Geschichte des Stammes der Krebse zu construiren, zu dem Geständniss genöthigt, dass die specielle Entwicklungsgeschichte der thierischen Formen in vielen Fällen nicht mehr ein reines Abbild ihrer phylogenetischen Entwicklung im Laufe der Zeiten sei, sondern dass die ursprünglich rein nach dem Gange der phylogenetischen Entwicklung sich aufbauende Keimesentwicklung durch später hinzutretene Verkürzungen und Zusammenschiebungen des Entwicklungsverlaufes getrübt oder, wie er sich auch ausdrückt, gefälscht worden sei. Auch Häckel

macht in seiner »Generellen Morphologie« schon auf diese Störungen des ontogenetischen Abbildes des phylogenetischen Entwicklungsganges aufmerksam, als deren Resultat sich ergeben musste, dass, wenn auch die Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes als vielerklärende Hypothese zugestanden werde, es dennoch bei jeder entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung wiederum einer genauen Ueberlegung bedürfe, um diejenigen Momente, die von phylogenetischer Bedeutung sind, von denjenigen zu unterscheiden, welche als Folge späterer Störungen des ursprünglich reinen Entwicklungsganges aufgefasst werden sollten. Zur Entscheidung dieses wichtigen Unterschiedes fehlt es nun natürlich an einem festen Massstab, es ist mehr oder weniger in jedem einzelnen Fall der Auffassung und den Kenntnissen des speciellen Forschers anheimgestellt, diesen oder jenen Punkt für phylogenetisch bedeutsam, diesen oder jenen andern für unwichtig zu erachten und daher in das Gebiet der Störungen oder Fälschungen zu verweisen.

Diese Unterscheidung von allgemein wichtigen und untergeordneten Punkten in den Keimesgeschichten der thierischen Wesen, welche auch abgesehen von den durch die Darwin'sche Theorie hervorgehobenen Beziehungen zwischen Outogenie und Phylogenie ihre Berechtigung hatte, wurde nun naturgemäss in der Hand der Gegner eine Waffe gegen die von der Darwin'schen Theorie betonte Auffassung der Embryologie. Man hob hervor, dass eben durch das Zugeständniss der Störungen, Fälschungen und Verkürzungen des Entwicklungsganges das biogenetische Grundgesetz einige Aehnlichkeit mit einem der sogen. Kantschukparagraphen erhielt, indem man nämlich alles nicht Passende in das Gebiet der Fälschungen verweise und nur das der Hypothese Zusagende besonders hervorhebe.

Doch so schlimm, wie die Gegner diese Einschränkung des biogenetischen Gesetzes darzustellen suchten, war sie denn thatsächlich doch nicht; wie sie ja eigentlich nicht etwas völlig Neues darbot, denn auch schon früher hatte man es nicht selten versucht, im Gebiet des Entwicklungslebens durch vergleichende Betrachtungen die Erscheinungen von allgemeiner Bedeutung herauszufinden und von den unwichtigeren Modificationen, die dieses typische Bild des Entwicklungsganges bald hier, bald dort erlitt, zu abstrahiren. Natürlich war diese Aufgabe früherhin und ist auch noch heute keine leichte, da eben kein positiver Massstab in unsere

Hand gelegt ist, mit dessen Hülfe wir die typische Bedeutung der einzelnen Entwicklungserscheinungen abmessen könnten.

Durch die Aufstellung seiner sogenannten Gastraeatheorie — nämlich der Hypothese, dass sämtliche mehrzelligen Thiere, die sogen. Metazoen, im Gegensatz zu den nicht mehrzelligen, den Protozoen, von einer einfachen Urform herzuleiten seien, der aus zwei Zellschichten aufgebauten Gastraea — erwuchs für Häckel die Aufgabe: die ontogenetischen Erscheinungen der Metazoen einer allgemeinen Vergleichung zu unterwerfen, um eben das Typische in ihrem Entwicklungsgang, das Ursprüngliche, worin sich die Abstammung von der gastraeaartigen Urform verrathen sollte, von demjenigen zu sondern, was als spätere Modification dieses uranfänglichen Entwicklungsganges aufgefasst werden durfte.

Während er diejenigen Momente, welche noch der typischen, der phylogenetischen Entwicklung entsprechen, als Auszugsgeschichte (Palingenie) bezeichnet, fasst er die gegenüberstehenden Momente, welche die Störungen dieses ursprünglichen Entwicklungsganges verursacht haben, als cenogenetische oder fälschende zusammen und unterscheidet in dieser Weise eine Palingenie und Cenogenie, durch deren Zusammenwirken sich die Ontogenie im speciellen Fall erst erkläre. Im Einzelnen sucht nun Häckel in den ersten Entwicklungserscheinungen der Metazoen die Gastrulaform nachzuweisen und die modificirenden oder fälschenden Momente klarzulegen, indem er hierbei dem sogen. Nahrungsdotter eine hervorragend modificirende Wirkung zuertheilt, in ähnlicher Weise, wie dies auch schon früherhin für die Ableitung der verschiedenen Arten der Dotterfurchung versucht worden war. Je mehr die Eizelle mit Nahrungsmaterial erfüllt ist, desto mehr wird die ursprüngliche und typische Entwicklungsform getrübt werden und wir erhalten so die Uebergänge von der totalen zur unregelmässigen und von dieser wieder zur partiellen und oberflächlichen Dotterfurchung und den sich hieran anschliessenden Modificationen der Bildung der zwei ursprünglichen Keimblätter oder der Gastrula. Zwei andere Fälschungsarten, welche Häckel noch als bei der Störung des typischen Entwicklungsganges wirksam bezeichnet, die Heterotopie und Heterochronie, hat er selbst bis jetzt noch nicht eingehender besprochen, so dass ich hier von ihrer näheren Erörterung vorerst absehen kann.

Betrachten wir uns jedoch die Keimesgeschichte, die Ontogenie

einer Reihe von Thieren etwas näher, so werden wir auch auf eine Anzahl Erscheinungen stossen, die wir nicht nur als einfache Modificationen eines ursprünglichen Entwicklungsganges betrachten dürfen, sondern als einseitige Weiterbildungen embryonaler Zustände auffassen müssen, welche zu organartigen Bildungen geführt haben, deren Bedeutung sich jedoch einzig und allein auf das Leben des Keims beschränkt, ja die in der phylogenetischen Entwicklung der betreffenden Abtheilung im Laufe der Zeiten nie existirt haben können. Hierher gehören z. B. die Embryonalhäute der höheren Wirbelthiere, das Amnion und die Allantois, sowie die von der letzten hervorgerufene Placentabildung der Säugethiere. Ferner haben wir hierher zu rechnen die amnionartigen Embryonalhäute bei den Insecten; wenn auch bei letzteren vielleicht ein ursprünglicher Zusammenhang mit phylogenetischen Zuständen sich vermuthen lässt, so ist doch die eigenartige und so verschiedene Ausbildung, in welcher diese Embryonalhäute uns in der Classe der Insecten entgegentreten, durch die phylogenetische Entwicklung derselben nicht zu erklären.

Hierher gehören denn ferner auch ohne Zweifel eine Reihe von Bildungen, die nur für den Embryo als solchen von Bedeutung sind und späterhin verloren gehen, so die Verdickung auf der Schnabelspitze des Hühnchens zum Oeffnen der Eischale und ein ähnlicher Apparat zum Oeffnen der Eischale auf dem Rücken der Embryonen gewisser Tausendfüsse. Ausserdem aber müssen wir hierher sicherlich eine grosse Reihe von Charakteren der Larven vieler Thiere rechnen, sowohl der der Insecten als der Würmer und Stachelhäuter, wiewohl sich gerade in diesen Fällen die Entscheidung häufig sehr schwer wird geben lassen, was diesen Larven durch die phyletische Entwicklung ihres Stammes übertragen worden ist, was sie hingegen sich eigenartig und zwar nur für ihr Larvenleben erworben haben.

Eine Erklärung aber für solche Einrichtungen, wie die eben aufgezählten, die ihre gesammte Bedeutung in dem Leben des Embryo oder der Larve finden und sich phylogenetisch von Eigenthümlichkeiten ausgebildeter Urahnen nicht herleiten lassen, können wir, vom Standpunkte der Darwin'schen Theorie aus, nur darin finden, dass sie an den Keimen selbst entstanden und durch natürliche Zuchtwahl oder andere Mittel, wie sie die verschiedenen Richtungen innerhalb der Descendenztheorie je nach ihrer Auffassung vorziehen, bewahrt worden sind.

Diese Embryonal- oder Larvenorgane liefern uns daher den Nachweis, dass auf früheren Stadien des Keimlebens Variationen, Abweichungen auftreten konnten, die, wenn von Nützlichkeit, der Erhaltung durch natürliche Zuchtwahl fähig waren und allmählig zu sehr eigenartigen Embryonal- oder Larvenorganen sich herangebildet haben.

Dieselbe Ueberzeugung von dem gelegentlichen Statthaben tiefgreifender Variationen während des Embryonallebens oder doch des Larvenlebens wird uns auch durch das Auftreten der Monstrositäten geliefert. Nehmen Sie solche Abweichungen wie die Umkehr des *situs viscerum*, die völlige Umlagerung der Eingeweide bezüglich des übrigen Körpers, das Auftreten überzähliger Organe, Finger, Milchdrüsen, ganzer Extremitäten oder Theile derselben, wofür uns namentlich die Wirbelthiere, jedoch auch die Insecten zahlreiche und sehr instructive Beispiele liefern, so werden Sie nicht zweifeln, dass in solchen Fällen die Abweichung von dem normalen Entwicklungsgang sich am Embryo schon auf einer sehr frühen Stufe der Entwicklung zeigen musste.

Wenn nun in vielen Fällen solcher starken Bildungsabweichungen an eine Weiterexistenz der so hervorgegangenen monströsen Bildungen kaum zu denken sein wird, so wird hierdurch doch bewiesen, dass Abweichungen vom normalen Entwicklungsgang sehr frühzeitig im Keimesleben hervortreten können und es wird die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen sein, dass durch solche Abweichungen Umbildungen geringeren Grades hervorgerufen worden sind, die einer Erhaltung und Uebertragung auf die Nachkommenschaft fähig waren.

Sucht doch auch Darwin den Grund der Variabilität vorzugsweise in Beeinflussungen der Generationsorgane, also in der Production etwas abweichender Eier und Spermatozoën, deren Abweichung sich eben darin zeigt, dass der Entwicklungsgang des Zeugungsproductes eine etwas andere Richtung wie gewöhnlich einschlägt. Zwar beschränkt er die Variabilität auf relativ geringe Abweichungen, die erst in den spätesten Entwicklungsstadien, meist lange nach der eigentlichen embryonalen Periode hervortreten, dennoch ergibt sich aus dieser Darlegung, dass die Variation im Darwin'schen Sinne nur gradweise von den soeben besprochenen tiefergreifenden Umbildungen, die schon in relativ früher Zeit des Keimeslebens hervortreten, verschieden ist.

Ich glaube also, daran festhalten zu dürfen, dass auch Bildungsabweichungen, Variationen, die sich relativ frühzeitig am Keim einstellen, unter Umständen die Bildung neuer Formen hervorrufen können, dass wenigstens vorerst dieser Auffassung theoretische Bedenken nicht entgegenstehen.

Was ich jedoch durch diese Auseinandersetzung eigentlich darlegen wollte, ist die Veränderung, welche bei dem Eingeständniss dieser Möglichkeit die Auffassung der Keimesgeschichte, der Ontogenie der Einzelwesen in ihrer Beziehung zu deren phylogenetischer Entwicklung, erfährt. Wenn wir zugeben, dass eine frühe Bildungsabweichung unter Umständen Aussicht auf Erhaltung haben kann, so begreifen wir auch, dass dieselbe sich zwischen andere Entwicklungsmomente einschieben kann, dass daher eine Bildung, die im Laufe der Zeiten phylogenetisch später hervortrat, jetzt im Keimesleben früher auftreten kann als phylogenetisch ältere, dass daher aus der ontogenetischen Aufeinanderfolge der Entwicklungsprocesse nicht unbedingt auch auf eine gleichartige Aufeinanderfolge der entsprechenden Vorgänge in der Stammesgeschichte der betreffenden Art oder Abtheilung geschlossen werden kann.

Durchsehen wir die Resultate der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen der Hauptabtheilungen der Thiere, so finden wir eine Reihe von Fällen, welche einer solchen Auffassung nicht abhold zu sein scheinen. Es sind dies Erscheinungen, welche auch Hückel zur Annahme einer Störung des ursprünglichen Entwicklungsganges veranlasst haben, die er als Heterochronie bezeichnet; er versteht nämlich hierunter zeitliche Verschiebungen in dem Auftreten der Organe in der Keimesgeschichte, gegenüber ihrer durch den Verlauf der Stammesgeschichte bedingten ursprünglichen Aufeinanderfolge.

So finden wir in der Entwicklungsgeschichte der gegliederten Thiere, d. h. der aus hintereinanderliegenden, gleichartigen Abschnitten aufgebauten Thiere, der Wirbel- und Gliederthiere, eine ungemein frühzeitige Anlage dieser Gliederung, während dieselben doch, wenn wir uns die Stammesgeschichte dieser Abtheilungen construiren wollen, unzweifelhaft von ungegliederten Thieren ihren Ursprung nehmen, die, als sie ihren Uebergang in gegliederte Formen bewerkstelligten, schon mit einer Reihe von Organen versehen waren, welche nun in der Ontogenese der Glieder- und

Wirbelthiere bei weitem später entstehen als die erste Anlage der Gliederung. Ich glaube aber gerade in diesem Falle hindert uns nichts, die erste Entstehung der Gliederung in einer Variation während der Embryonalzeit derjenigen Thiere zu suchen, aus welchen die Wirbel- und Gliederthiere einstens hervorgegangen sind. Wenn wir die Gliederung ursprünglich am erwachsenen Thiere entstehen liessen, so bedürften wir zur Erklärung ihres frühen Auftretens in der Reihe der Entwicklungserscheinungen der viel complicirteren Annahme, dass sie durch allmälige Abweichungen im ursprünglichen Entwicklungsgang mit der Zeit so weit zurückverlegt worden sei, wogegen ihre Ableitung aus Variationen während der Embryonalzeit viel einfacher erscheint.

Ein ähnliches Beispiel bietet uns die *Chorda dorsalis*, die Rückensaite der Wirbelthiere, deren Anlage gleichfalls in ein so frühes Stadium des Embryonallebens fällt, dass ihre erste Entstehung sich gleichfalls am ehesten als eine durch Bildungsabweichung hervorgerufene Einschiebung in die Keimesentwicklung der Vorfahren der Wirbelthiere verstehen lassen dürfte.

Auf der andern Seite jedoch dürfte sich auch weiterhin, aus der betonten Auffassung der Ontogenese in ihren Beziehungen zur Phylogenese, die begründete Vermuthung ergeben, dass Organe, die in der Keimesgeschichte eines Thieres heutzutage gleichzeitig angelegt werden, deshalb phylogenetisch nicht auch zu derselben Zeit aufgetreten sein müssen. Am meisten dürfte dieser Satz vielleicht auf die sogenannten homologen Organe anzuwenden sein, denn wo wir in monströsen Fällen Vermehrung von Organen auftreten sehen, vollzieht sich ihre Anlage gleichzeitig und so dürfte sich hieraus auch die Möglichkeit ergeben, dass solche Organe, die sich jetzt in der Ontogenese gleichzeitig anlegen, dennoch in der Stammesgeschichte zu verschiedenen Zeiten hervorgetreten sein können.

Zur näheren Klarlegung des soeben entwickelten Gedankengangs erlaube ich mir zwei Beispiele von natürlich sehr hypothetischer Natur anzuführen, nicht etwa um damit etwas erklären zu wollen, sondern um meine Ansicht dadurch deutlicher hervortreten zu lassen. Bei der grossen Mehrzahl der Wirbelthiere geschieht die Anlage der beiden Beimpaare am Keime gleichzeitig, und der phylogenetische Schluss, welcher aus dieser Thatsache gezogen wird, lautet daher, dass die Urahnen der Wirbelthiere, die Nach-

kommen der *Amphioxus*-artigen Vorläufer dieses Stammes mit vier Extremitäten versehen gewesen sein mussten. Ich glaube jedoch, dass aus den Ihnen vorgetragenen Gründen die Entwicklungsgeschichte allein uns nicht erlaubt, die Möglichkeit als unberechtigt von der Hand zu weisen, dass nicht jene mit vier Extremitäten versehen gewesenen Urwirbelthiere ihrerseits wieder Vorläufer gehabt hätten, die nur über ein Extremitätenpaar verfügten.

Einer ganz ähnlichen Beurtheilung dürfte meiner Ansicht nach z. B. auch die Frage nach dem Ursprung der beiden Flügelpaare der Insecten unterliegen; auch in diesem Falle glaube ich, darf man daraus, dass diese Organe in der Entwicklung unserer Insecten gleichzeitig angelegt werden, nicht ohne weiteres den Schluss ziehen, dass dieselben auch in der Stammesgeschichte der Insecten zu gleicher Zeit entstanden seien.

Sie werden jedoch fragen, weshalb ich Sie mit der Heranzählung so schwankender Fragen belästige, statt Ihnen gesicherte Resultate unserer Wissenschaft vorzulegen? Was ich durch diese Ausführungen Ihnen darlegen wollte, sind aber nur die Schwierigkeiten, welche sich dem Versuch entgegenstellen: aus dem Entwicklungsprocess einer Art oder grösseren Abtheilung einen gesicherten Schluss hinsichtlich der Stammesgeschichte zu ziehen. Mit der Anerkennung des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes, wie es die Darwin'sche Entwicklungstheorie als hypothetischen Erklärungsgrund der ontogenetischen Vorgänge hinstellt, ist keineswegs der Talisman gefunden, der uns die ontogenetischen Prozesse ganz verständlich machen dürfte, gerade dieses Gesetz erwartet seinerseits durch die Erfahrung die fortlaufende Bestätigung seiner Gültigkeit.

Indem jedoch schon Darwin anerkannt hat, dass die nach seiner Lehre wirksamen Factoren zu jeder Zeit der Existenz eines organischen Wesens in Action treten und Abänderungen hervorrufen können, hat er schon ausgesprochen, dass auch die ontogenetischen Prozesse eigenartigen Abänderungen unterworfen sein können, dass also mit andern Worten auch die Ontogenie, die Keimesgeschichte jeder thierischen Form, ihre Stammesgeschichte, ihre Phylogenie hat und dass erst durch Aufklärung dieser im Laufe der Zeiten entstandenen eigenartigen Ontogenie eine wirkliche Einsicht in die entwicklungsgeschichtlichen Prozesse zu erreichen sein dürfte.

Derselben Auffassung der ontogenetischen Processe begegnen wir auch bei Alex. Braun*), wenn er, bei Besprechung der Frage nach der Bedeutung der Ontogenie für die Aufklärung der Phylogenie, sagt: »Aber die Entwicklungsgeschichte bedarf, um verstanden zu werden, selbst einer Methode, und worin besteht diese?« Diese Methode aber wäre einfach die, dass man die ontogenetischen Entwicklungserscheinungen einer Abtheilung mit ihrem phyletischen Entwicklungsgang vergleiche und zu Folge des letzteren die Bedeutung der einzelnen Momente der Ontogenie zu eruiren suche. Eine practische Durchführung dieser Methode ist nun natürlich nicht möglich, da uns ja nichts weniger offen vorliegt, als die phylogenetische, die Stammesgeschichte einer Abtheilung.

Das Ergebniss dieser Betrachtungen aber, das, was ich durch diese Besprechung Ihnen darzulegen mich bemühte, ist: dass die Embryologie, die Keimesgeschichte der thierischen Wesen, eine so hohe Bedeutung dieselbe auch für das Verständniss des Organismus im Allgemeinen besitzt, dennoch nicht einen ausschliesslichen Werth zur Aufhellung der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse, zur Construction des phyletischen Zusammenhangs der thierischen Organismen beanspruchen darf, sondern nur ein Glied in der grossen Reihe aller der Vergleichsmomente darstellt, durch deren gewissenhafte und allseitige Berücksichtigung zuerst das Verständniss für den Werth jedes einzelnen Momentes erwachsen kann und wir dem grossen Ziele näher gerückt werden: den phyletischen Zusammenhang der Organismen untereinander aufzuhellen.

*) Al. Braun. Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen etc. Monatsberichts der kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1875. April, pag. 261.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Bericht über die Senckenbergische naturforschende Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: [1876](#)

Autor(en)/Author(s): Bütschli Otto [Johann Adam]

Artikel/Article: [Ueber die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte für die Stammesgeschichte der Thiere. 61-74](#)