

gebiete, vor allem aber auch aus einem starken Kontingent endemischer Arten Bosniens oder des Dreiländergebietes. —

Glühend brannte die Sonne, als wir über die steilen von kleinen Felsbändern durchzogenen Grashalden hinuntergingen; erschlaffend wirkte die Mittagsglut und schuf eine Apathie, wie ich sie bisher auf keiner meiner Exkursionen empfand. Das Auge schaute nicht mehr nach Pflanzen aus; es suchte eine Quelle zu erspähen, die uns unseren brennenden Durst löschen ließ. Und, den Abstinenten, die des Wassers Tugenden preisen und besingen, sei es zugestanden, ich erinnere mich in der That nicht je einen köstlicheren Trunk getrunken zu haben, als wie nach langem Suchen das Bächlein ihn spendete, das wahrscheinlich der unterirdische Abfluss des Crno Jezero in den Jezero ist.

### Was ist ein Keimblatt?

Von Dr. **F. Braem** in Breslau.

(Fortsetzung.)

In ihrer „Cöломtheorie“<sup>1)</sup> haben die Brüder Hertwig betont, dass man unter dem landläufigen Begriffe des Mesoderms zwei morphologisch ganz verschiedene Dinge zusammenzufassen pflege. Man verstehe darunter „embryonale Zellen, welche zwischen die beiden primären Keimblätter zu liegen kommen“, also einerseits jene Schichten, welche bei den Chätognathen, Brachiopoden, Anneliden, Arthropoden und Wirbeltieren die Leibeshöhle auskleiden und, wie die primären Keimblätter selbst, „durch einen Einfaltungsprozess in das Leben gerufen worden sind“, und andererseits Zellen, welche nach Art des mittleren Parenchyms der Bryozoen (?), Rotatorien, Plathelminthen und Mollusken „nicht epithelial angeordnet und nicht eingefaltete Epithelschichten sind“, sondern „vielmehr aus dem epithelialen Verbands als Wanderzellen ausscheiden, um zwischen den die Form bestimmenden Keimblättern oder den epithelialen Begrenzungsschichten eine Füllmasse zu bilden, welche die verschiedensten Funktionen verrichten kann, ursprünglich aber wohl hauptsächlich als ein Stützorgan gedient hat“. Es sei demnach nötig, die alte Definition aufzugeben und sie entsprechend jenen beiden Unterabteilungen durch zwei neue, schärfere Begriffe zu ersetzen. Das epitheliale, durch Faltung sich bildende Mesoderm wird als „Mesoblast“, das aus zerstreuten Wanderzellen entstehende als „Mesenchym“ bezeichnet. Auf Grund dieser Unterscheidung werden sämtliche Metazoen mit Ausnahme der Cölen-teraten in zwei große Stämme eingeteilt, in die Enterocölier als Tiere mit Mesoblast, und in die Pseudocölier als Tiere, die bloß Mesenchym besitzen.

Unzweifelhaft ist diese Auflösung des alten Mesodermbegriffes morphologisch gerechtfertigt. Die beregten Unterschiede in Form und

1) A. a. O., besonders S. 118 ff.

Bildung der mittleren Gewebe sind thatsächlich vorhanden. Die Cölomtheorie ist einer der wenigen Fälle, wo man versucht hat, in der Durchführung morphologischer Prinzipien auf einem bestimmten Gebiete konsequent zu sein.

Es soll hier nicht ausgeführt werden, wie unbefriedigend dieser Versuch gleichwohl geblieben ist; wie viele Schwierigkeiten sich ihm entgegenstellten; was für Gewaltsamkeiten er nötig machte; und dass er der Willkür jedes Thor öffnet. Nur vermöge einer gewaltsamen Umdentung der Thatsachen konnten die Anneliden, deren Mesoderm durch zwei isolierte, dem Blastula-Epithel entstammende Zellen angelegt wird, zu den Enterocöliern gerechnet werden, während die Definition klar besagt, dass „embryonale Zellen, welche einzeln aus dem epithelialen Verbande ausscheiden“, „Mesenchymkeime oder Urzellen des Mesenchyms“ seien. Das Mesoderm der Süßwasserbryozoen, das für ein Mesenchym gehalten wird, bildet ein so schönes Epithel, als man nur fordern kann. Auch wurde bereits erwähnt, dass das Mesenchym der Turbellarien nicht sekundär aus dem Verbande der primären Keimblätter, sondern dass umgekehrt die primären Keimblätter aus dem Verbande des Mesenchyms ausscheiden, insofern dieses lediglich den Rest der indifferenten Embryonalzellen darstellt, aus denen die primären Keimblätter selbst ihre Entstehung nehmen. Alles das soll hier nur beiläufig erwähnt werden, aber es genügt, um befürchten zu lassen, dass durch die Einführung der beiden neuen Begriffe die Schwierigkeit der Begriffsbestimmung nicht verringert, sondern im Gegenteil verdoppelt worden ist.

Nun aber erhebt sich die folgende Frage: Wenn es aus morphologischen Gründen notwendig war, das Mesoderm in zwei besondere Gruppen aufzulösen und eine diphyletische Entwicklung der Mesodermtiere anzunehmen, warum war das nämliche für das Entoderm und die Gasträden nicht auch notwendig? Genau dieselben morphologischen Differenzen, die bei der Mesodermbildung zu Tage treten, sind ja auch bei der Bildung des Entoderms zu verzeichnen. Wie das Mesoderm durch Faltung epithelialer Schichten entstehen kann, so kann auch das Entoderm durch Einstülpung des Keimblasenepithels seinen Ursprung nehmen. Und wie das Mesoderm andererseits von Zellen gebildet werden kann, welche einzeln den epithelialen Verband der primären Keimblätter verlassen (s. Fig. 2), so kann auch das Entoderm durch polare Einwucherung (s. Fig. 1) und durch Delamination angelegt werden. Warum soll, was dem Mesoderm recht ist, nicht dem Entoderm billig sein?

Lange, bevor die Cölomtheorie in der Hertwig'schen Fassung ins Leben trat, hatte Ray Lankester<sup>1)</sup> trotz des damals herrschen-

1) Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom. Quart. Journ. of Microsc. sc., Vol. XVII (1877), p. 416 ff.

den Mangels an Thatsachen auf die Konformität in der Bildungsweise der ento- und mesodermalen Gewebe hingewiesen. Er hatte die Delamination mit der Mesenchymbildung und die Invagination mit der Mesoblastbildung in Parallele gestellt. Damals konnten noch Zweifel hinsichtlich der Durchführbarkeit dieser Parallele gehegt werden. Heute, wo die Beispiele für die Delamination sich gehäuft haben, und wo durch die Fälle der unipolaren Einwanderung des Entoderms die Lücken ergänzt sind, ist kein Zweifel mehr möglich.

So stellt die Cölomtheorie bei all ihrer Konsequenz eine der schreiendsten Inkonsequenzen dar, zu welchen die morphologische Auffassung der Keimblätter überhaupt führen konnte.

Und weshalb war diese Inkonsequenz nicht zu vermeiden? Weshalb musste man Abstand nehmen, dasselbe Prinzip, das die Spaltung des Mesodermbegriffes notwendig machte, auch auf das Entoderm und die Gastrulation anzuwenden? Vielleicht, weil man vor einem bestehenden Dogma zurückwich. Wahrscheinlicher aber, weil man sich scheute, ein physiologisch so bestimmt charakterisiertes Keimblatt wie das Entoderm, aus morphologischen Gründen aufzulösen und zu zerpfücken.

Man mag es versuchen, wo und wie man will: Der physiologische Grundbegriff der Keimblätter kann wohl verkannt, aber er kann nicht zerstört werden. Wider Willen muss man ihn gelten lassen. Jeder Angriff zeigt nur um so deutlicher seine Notwendigkeit.

Angesichts des Formenreichtums, den die Entwicklungsgeschichte erschließt, ist die Morphologie genötigt, zu schematisieren. Sie sucht einen Halt, um sich nicht im Unendlichen zu verlieren. Sie bedarf eines festen Standpunktes, um im Wechsel das Bleibende zu erkennen. Aber inmitten des Wechsels der Form kann die Form nicht das Bleibende sein. So ist das Gastrula-Schema, welches die Morphologie konstruiert, seinem Wesen nach keine bestimmte Form, sondern es ist das Symbol eines Zustandes, in dem die Organsysteme des Körpers sich nach zwei Richtungen hin, nach der animalen und nach der vegetativen, gesondert haben. Bezüglich des morphologischen Verhaltens kommt es lediglich darauf an, dass die Vertreter dieser beiden Richtungen, die primären Keimblätter, in einen erkennbaren Gegensatz zu einander getreten sind, und zwar nicht bloß histologisch, sondern der Lage nach. Insofern ist also die Morphologie von Bedeutung, aber ihre Bedeutung ist eine rein sekundäre. Nicht weil eine Zellgruppe innen liegt, ist sie das vegetative Keimblatt, sondern wenn das vegetative Keimblatt innen liegt, ist das Gastrulastadium gegeben. Das Keimblatt ist durch die Qualität der Organe charakterisiert, die es bildet; aber das Gastrulastadium konstatieren wir erst, wenn die Zellmasse, aus der diese Organe entspringen, auch eine gewisse Lage hat. Wie das Keimblatt in seine Lage gelangt ist, ob



durch Delamination oder polare Einwucherung oder durch Einstülpung, oder ob es dieselbe von vornherein behauptet hat (Tricladen), ist völlig gleichgiltig. Gleichgiltig ist auch, zu welcher Zeit der Gegensatz zwischen der animalen und der vegetativen Zellmasse morphologisch hervortritt, ob vor oder nach der Isolierung des Mesoderms, ob mit einem Mal oder in mehrfacher Wiederholung: Ueberall, wo wir den physiologischen Begriff der primären Keimblätter auf wenigstens zwei verschieden gelagerte Zellgruppen zu beziehen vermögen, sind für uns die Bedingungen der Gastrulation erfüllt. So ist der physiologische Wert der Keimblätter das Mittel, wodurch wir die morphologischen Zustände selbst abschätzen, er ist das Bleibende in der Flucht der Erscheinungen. Es ist eine Sache für sich, ob wir die Variationen der Form auf ein phylogenetisches Urbild zurückführen wollen, das im Geheimen bewahrt bleibt. Denn erst durch die Anwendung des physiologischen Maßstabes wird uns die Erkennung derjenigen Variation möglich, welche wir aus jenem Urbilde entstanden zu denken haben. Kein Morpholog würde wissen, was im gegebenen Falle eine Gastrula ist (vergl. Fig. 1 und 2), wenn er nicht wüsste, welche Funktion die einzelnen Teile der vorliegenden Form haben. Erst wenn er weiß, welcher physiologische Wert den Teilen zukommt, ist er im Stande, die Form zu deuten. Dann erst erkennt er in ihr jenes Urbild, welches als „Stamm-Mutter Gasträa“ ehemals wirklich war. Die Form ist nicht die Ursache seiner Erkenntnis, sondern der Gegenstand dieser letzteren. —

Es hat natürlich nicht fehlen können, dass diejenigen Forscher, welche sich um die Keimblattlehre bemüht haben, gelegentlich auch des Gegensatzes gewahr wurden, in dem die morphologische und die physiologische Auffassung der Keimblätter stehen. So haben O. und R. Hertwig ihre Aktinien-Arbeit<sup>1)</sup> mit einem Kapitel über „die Homologie der Keimblätter und die Beziehung derselben zur Gewebebildung“ beschlossen. Ihrem morphologischen Standpunkte gemäß kommen sie zu dem Resultat, dass die Keimblätter „weder organologische, noch . . . histologische Einheiten“ sind, sondern dass sie lediglich durch ihr Lageverhältnis charakterisiert sind. Was es mit dem letzteren für eine Bewandnis hat, ist bereits zur Genüge erörtert worden. Wir wollen hier nur die Argumente ins Auge fassen, welche gegen die organologische Bedeutung der Keimblätter ins Feld geführt werden. Es sind ihrer zwei. Erstens werden die Geschlechtsprodukte von verschiedenen Keimblättern gebildet, z. B. bei manchen Cölenteraten von dem Ektoblast, bei anderen von dem Entoblast. Zweitens verhalten sich die primären Keimblätter verschieden in Bezug auf die Muskelbildung. Bei den kraspedoten Medusen entwickelt „die Körpermuskulatur sich aus dem äußeren Keimblatt, bei den Anthozoen

1) Jen. Zeitschr., Bd. XIV (1880), S. 69 ff.

dagegen vorzugsweise [!] aus dem inneren Keimblatt“. „Aus diesen Thatsachen geht klar hervor, dass innerhalb der einzelnen Tierabteilungen die Keimblätter sich organologisch ungleichartig differenziert haben“.

Wir sehen zunächst, dass hier nur auf solche Bildungen hingewiesen wird, welche bei den höheren Tieren morphologisch dem Mesoderm angehören, auf Geschlechtszellen und Muskeln. Als Beispiele werden nur solche Tiere gewählt, welche „kein eigentliches Mesoderm“ besitzen, nämlich nur Cölenteraten. Wir haben also von vorn herein die Genugthuung, dass die organologischen Differenzen sich nicht auf die wesentlichen Eigenschaften der primären Keimblätter erstrecken, sondern nur auf die, welche in dem mittleren Keimblatte ihren legitimen Vertreter finden; so dass, wenn das mittlere Keimblatt selbständig geworden ist, das schwankende Element im Charakter der primären Keimblätter beseitigt und die organologische Bestimmtheit derselben hergestellt ist.

Nun hat ja das Mesoderm gerade den Morphologen viele Sorgen bereitet. Nicht nur, dass es unter mannigfaltiger Form und zu verschiedenen Zeiten seine Entstehung nimmt, auch der Ort, an dem es entspringt, wechselt beständig. Bald scheint es dem inneren, bald mehr dem äußeren Gastrulablatte anzugehören, bald liegt es auf der Grenze von beiden. Vom physiologischen Standpunkte aus ist das minder befremdlich. Das mittlere Keimblatt umfasst Organsysteme, die ihrer Funktion nach etwa die Mitte halten zwischen vegetativen und animalen Organen. Die Differenzierung dieses Keimblattes erfolgt daher meistens erst dann, wenn die anderen beiden Blätter schon kennbar geworden sind, sei es morphologisch oder nur histologisch. Die Extreme bereiten sich früher vor als die weniger scharf charakterisierten Richtungen: So finden die letzteren ihren Ausdruck in dem Mesoderm als dem sekundären Keimblatte, die ersteren im Ekto- und Entoderm als den beiden primären Keimblättern. Steht nun das Mesoderm hinsichtlich seiner physiologischen Qualität auf der Grenze zwischen dem animalen und dem vegetativen Blatte, so wird es zu einer Zeit, wo es noch nicht als selbständiges Ganzes erschienen ist, also noch in den primären Blättern selbst enthalten sein muss, weder dem einen noch dem anderen von ihnen ausschließlich angehören, sondern gleichsam das Tertium comparationis zwischen beiden bilden. Es wird daher zu erwarten sein, dass im Cölenteratenstadium sowohl das Ektoderm als auch das Entoderm an den Funktionen beteiligt ist, welche wir sonst allein dem mittleren Blatte übertragen sehen, und es wird nicht überraschen, wenn in der einen Cölenteratengruppe dieses, in der anderen jenes Keimblatt den mesodermalen Charakter stärker zum Ausdruck bringt. Immer wird ja, wo eine Differenzierung Platz greift, zugleich eine Indifferenz in Bezug auf diejenigen Organe

fortbestehen, die in dem gegenwärtigen Differenzierungskreise nicht unmittelbar morphologisch gegeben sind, wie etwa im embryonalen Ektoderm eine Indifferenz in Bezug auf die Haut und die Nerven und in dem primären Nervenrohr eine Indifferenz in Bezug auf Gehirn und Rückenmark herrscht. So dass denn auch die im Cölenteratenstadium vorkommenden Schwankungen nicht gegen die physiologische Bestimmtheit der primären Keimblätter zeugen können, weil sie sich nur auf die Charaktere des dritten, noch nicht differenzierten Keimblattes erstrecken, d. h. lediglich solche Dinge betreffen, welche den primären Keimblättern als ἀδιάφορα anhaften und für das Wesen derselben von keiner Bedeutung sind. Niemand wird doch wohl daran denken, eine fragliche Keimschicht deshalb für ektodermal oder entodermal zu erklären, weil sich in ihr die Geschlechtsprodukte oder die Muskeln entwickeln.

Die physiologische Auffassung der Keimblätter ist also weit entfernt, an der Mesodermfrage zu scheitern. Sie dürfte vielmehr sogar in der Lage sein, der Morphologie in dieser Beziehung zu Hilfe zu kommen, insofern nämlich, als sie in der physiologischen Zwitterstellung des Mesoderms einerseits einen Grund nachweist für dessen späteres Auftreten, andererseits aber auch einen Grund für die verschiedene Abstammung und die mannigfaltigen Bildungsweisen desselben.

Ist das Mesoderm bezüglich seiner Funktion ungefähr gleich verschieden vom animalen wie vom vegetativen Keimblatte, so wird es in den Fällen, wo die animalen und vegetativen Elemente des Embryo bereits deutlich differenziert sind, am leichtesten da entstehen können, wo der Charakter der Zellen noch zweifelhaft ist, also auf der neutralen Grenze der beiden primären Keimblätter, in der Nähe des Gastrulamundes. Hier sind die Zellen streng genommen weder Ekto- noch Entoderm, weder animal noch vegetativ. Sie haben hier den indifferenten Zustand der Blastulazellen bewahrt und sind daher am geeignetsten, das dritte Keimblatt, das weder Ekto- noch Entoderm ist, hervorzubringen. Hier ist demnach der Ort, wo wir die eigentliche Geburtsstätte des Mesoderms zu suchen haben.

Je stärker nun die histologische Differenz des animalen und des vegetativen Teiles der Gastrula ausgeprägt ist, um so enger wird auch zugleich das Gebiet der neutralen Zellen sein, nur wenige Zellen werden als nahezu indifferent gelten können und diese wieder werden möglichst genau an der Stelle liegen, wo die beiden Blätter der Gastrula in einander übergehen. Hieraus folgt zweierlei. Das Mesoderm wird nicht in Form einer voluminösen Falte, die ein reichliches Material an Zellen voraussetzen würde, entstehen, sondern einige wenige Zellen werden aus dem Verbande der primären Keimblätter heraus- und in die Furchungshöhle hineinrücken. Zweitens werden die Mesodermkeime ziemlich genau am Gastrulamunde, auf der neutralen Grenze der pri-



mären Keimblätter ihren Ursprung nehmen. Dieses Verhältnis zeigt sich am deutlichsten da, wo das Mesoderm, wie bei Anneliden und Lamellibranchiaten, durch zwei einzelne Zellen begründet wird.

Wenn dagegen die histologische Differenzierung der primären Keimblätter in Folge der gleichmäßigeren Verteilung des Dotters im Ei nur ganz allmählich von Statten geht, dann wird im Gastrulastadium die Zahl der neutralen Zellen viel größer sein, und es wird zwischen den beiden physiologischen Polen des Embryo eine breite Zone gelegen sein, deren Elemente wenig oder garnicht von einander verschieden sind. Diese Zone wird also nicht mehr auf das Gebiet des Blastoporus beschränkt sein, sondern sie wird nach beiden Seiten auf die morphologisch unterscheidbaren Keimschichten übergreifen, einerseits auf das äußere, andererseits auf das innere Blatt der Gastrula. Unter diesen Umständen wird das Mesoderm am einfachsten in Form von Falten angelegt werden können, indem statt einzelner Zellen gleich eine größere Zahl solcher in die Furchungshöhle vordringt, wobei der Zusammenhang mit der ursprünglichen Keimschicht zunächst erhalten bleibt.

Für die Thatsache, dass diese Falten, die Cölomsäcke, stets von dem inneren Blatte gebildet werden und nicht vom äußeren, können zwei Gründe genannt werden, ein entwicklungsmechanischer und ein physiologischer. Erstens wird eine Faltung gegen die Furchungshöhle offenbar leichter da stattfinden können, wo die Keimschicht selbst schon eine Faltung nach dieser Seite hin erfahren hat, und wo folglich ein geringerer Widerstand zu überwinden ist als da, wo eine Krümmung in entgegengesetzter Richtung vorliegt. Die Konkavität des inneren Gastrulablattes wird dafür sprechen, dass die mesodermale Einstülpung von diesem Blatte gebildet wird anstatt von dem konvexen äußeren. Sodann aber ist die erste und wichtigste Aufgabe des Mesoderms die, dass es das Epithel der Leibeshöhle erzeugt, und diese Funktion steht der Funktion des vegetativen Blattes entschieden näher als der des animalen. Auch das Leibeshöhlenepithel hat wesentlich eine ernährende Funktion, indem es die von dem Darmdrüsenblatte aufgenommenen und in die Leibeshöhle diffundierten Nährflüssigkeiten weiter führt und insbesondere den ektodermalen Geweben zuleitet: Gewissermaßen eine Ernährung in zweiter Instanz, eine Ernährung, die nicht mehr auf Verdauung, sondern lediglich auf Resorption beruht. Dies wird am klarsten in den Fällen, wo noch kein Blutgefäßsystem existiert, sondern wo das innere Epithel mittels Flimmereilien die Hämolymphe einer Zirkulation unterwirft und bei reichlicher Ernährung Dotterelemente in sich entwickelt, die bei Eintritt von Nahrungsmangel wieder verflüssigt und dann resorbiert werden. So geschieht es z. B. bei den Bryozoen, und in den Ruheknospen von *Paludicella* sowie in den Statoblasten der Phylactolämen geht die mesodermale Dotterentwicklung so weit, dass die ganze Leibeshöhle von den Dotterzellen

erfüllt wird. Erst mit Beginn der neuen Vegetationsperiode wird der Dotter geschmolzen und zur Ernährung des jungen Stockes verwendet, wobei auch der Leibesraum wieder sichtbar wird. Die vegetative Natur dieses wichtigen mesodermalen Organs, des Epithels der Leibeshöhle, oder, bei höheren Tieren, des Gefäßsystems, wird also ebenfalls dafür sprechen, das Mesoderm mehr auf der vegetativen als auf der animalen Seite der Gastrula entspringen zu lassen. Dazu kommt, dass durch die Faltenbildung auch ein direkter Uebergang von Flüssigkeit bedingt ist und somit die Frage entsteht, ob es zweckmäßiger ist, einen Teil der inneren, gastral, oder der äußeren, peridermalen Flüssigkeit in die Leibeshöhle gelangen zu lassen. Sicher wird das erstere dem natürlichen Beruf und den funktionellen Beziehungen der Organe angemessener sein.

Die Prävalenz der vegetativen Aufgaben des Mesoderms wird auch die Ursache sein, dass da, wo nur wenige Zellen, im Minimalfalle zwei, das Mesoderm begründen, diese doch in der Regel etwas mehr nach der vegetativen Seite des Gastrulamundes neigen als nach der animalen.

Das bisher Gesagte gilt für die Fälle, wo die Mesodermbildung erst auf dem Gastrulastadium stattfindet. Etwas anders verhält sich die Sache da, wo die Mesodermzellen schon in der Blastula frei werden. Je jünger das Stadium, um so größer ist auch natürlich die Indifferenz seiner Zellen. So wird denn hier im Allgemeinen ein breiterer Raum für das Mesoderm zur Verfügung stehen als dort, wo die gastral, Zellen sich bereits deutlich differenziert haben. Aber da andererseits aus den oben genannten Gründen eine gewisse Verwandtschaft des Mesoderms mit den vegetativen Zellen besteht, eine leichte Differenzierung nach der Seite der letzteren hin also wünschenswert ist, so sehen wir auch jetzt wieder das Mesoderm vorzugsweise in der vegetativen Hälfte der Blastula seinen Ursprung nehmen, in der Region, wo später das Entoderm morphologisch hervortritt. Ja auf sehr frühen Blastulastadien wird die Mesodermbildung genau am vegetativen Pole erfolgen können, weil dann die Anpassung der Zellen an vegetative Funktionen hier eben begonnen hat. So hat in der Textfigur 2 das Mesoderm ganz dieselbe Lage wie ein richtiges Entoderm, und bei einigen Gastropoden wird es, noch zeitiger, durch zwei am vegetativen Pole befindliche Zellen angelegt, die möglicherweise selbst aus einer einzigen entstanden sind<sup>1)</sup>. Das Mesoderm wird also in diesen Fällen im eigentlichen Zentrum des Entoderms gebildet, aber die Qualität dieser Urmesodermzellen ist gleichwohl keine andere, als wenn auf späterem Stadium und bei weiter vorgeschrittener Differenzierung die Mesodermzellen an der Peripherie des Entoderms morphologisch gesondert

1) Ferd. Schmidt, Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommato-phoren. Zool. Jahrbücher, Anat. Abt., Bd. 7 (1894), S. 704 ff.



würden. Denn die histologische Differenzierung, auf die es zunächst ankommt, setzt am vegetativen Pole ein und zieht von hier aus immer weitere Kreise, so dass schließlich an der Peripherie des Entoderms der nämliche Zustand herrschen muss, wie anfangs im Zentrum desselben.

So viel im Allgemeinen aus Anlass der Hertwig'schen Einwände gegen die „organologische“ Bedeutung der Keimblätter. Nur weil jene Einwände uns eine willkommene Gelegenheit boten, die Tragweite der physiologischen Auffassung in Bezug auf das mittlere Keimblatt nachzuweisen, haben wir sie so ausführlich berücksichtigt. An und für sich hätten sie das kaum notwendig gemacht. Denn sobald wir sie im Einzelnen prüfen, sehen wir sie zu bloßen Scheingründen zusammenschrumpfen.

In dem Einwand, welcher sich auf die Muskeln bezog, war hervorgehoben, dass diese bei den kraspedoten Medusen „sich aus dem äußeren Keimblatt, bei den Anthozoen dagegen vorzugsweise aus dem inneren Keimblatt entwickeln“. Es ist also nicht ausschließlich, sondern nur vorzugsweise das innere Keimblatt, welches bei den Anthozoen die Muskulatur liefert. Nur von einem graduellen Unterschied ist die Rede. Das innere Keimblatt liefert mehr kontraktile Elemente als das äußere, aber das äußere liefert dieselben auch. Dem gegenüber muss betont werden, dass bei der organologischen Charakteristik der Keimblätter solche graduellen Unterschiede überhaupt nicht berücksichtigt werden können, und dass daraus billigerweise kein Einwand gegen die organologische Bedeutung der Keimblätter zu entnehmen ist. Denn auch bei ein und demselben Keimblatt kommen dergleichen Differenzen vor und darauf gerade beruht zum großen Teil der Wechsel der Form im Tierreich. Wäre das relative Verhältnis der organbildenden Potenzen innerhalb eines jeden Keimblattes konstant, so würde weder eine Korrelation der Organe unter sich, noch eine Anpassung derselben an die Verhältnisse der Außenwelt möglich sein. Eine solche Konstanz kann aber nicht einmal für Individuen der gleichen Art behauptet werden, wie viel weniger für verschiedene Klassen und Ordnungen. Der physiologische Begriff des Keimblattes besagt nur, dass gewisse Organsysteme, wie die äußere Haut, die Nerven, der Darm und die Darmdrüsen, das Leibeshöhle-epithel, eventuell die Muskeln und Knochen, aus dem Blatte hervorgehen, und eben dadurch werden wir fähig zu beurteilen, ob eine Zellschicht dem einen oder dem anderen Keimblatte zugehört; in welchem quantitativen Verhältnis aber die einzelnen Elemente des Blattes an der Bildung dieser Organe beteiligt sind, darüber sagt der Begriff durchaus nichts. Man könnte sonst auch entgegenen, dass das Ektoderm des Sperlings relativ etwa das Hundertfache an Hirnschubstanz produziere als das des Straußes. Auch hier haben sich ja die Keimblätter „organologisch ungleichartig differenziert“, aber diese ungleiche

Differenzierung berührt nicht die Qualität, sondern allein die Quantität der organologischen Leistung, und nur auf die Qualität kommt es an. Dass andererseits die primären Keimblätter überhaupt Muskelsubstanz entwickeln, das folgt, wie schon erwähnt, aus dem Mangel eines morphologisch gesonderten Mesoderms. Die Keimblätter der Cölenteraten stehen eben den entsprechenden Keimblättern der Mesodermtiere nicht völlig gleich, die Potenzen des Mesoderms sind ihnen beigemischt, und diese Potenzen kommen in ihnen zum Ausdruck, ohne darum für die Beurteilung der primären Keimblätter selbst den Maßstab zu bilden.

Sodann bemerken die Brüder Hertwig, dass bei einigen Cölenteraten „Hoden und Eierstock aus dem Ektoblast, bei anderen Gruppen wieder aus dem Entoblast ihren Ursprung nehmen“. — Ja, gehören denn die Geschlechtszellen überhaupt einem Keimblatt an? Sie liegen in einem Keimblatt, aber sind sie auch Teile desselben? Freilich, nach der morphologischen Auffassung ist das notwendig, denn die Lage allein bedingt die Natur des Keimblattes. Auch dies ist ein Punkt, wo die morphologische Auffassung in offenen Widerspruch mit sich selbst gerät. Wenn die Keimzelle ektodermal ist, so ist es auch der daraus entstehende Organismus, und wenn sie entodermal ist, so ist auch das künftige Individuum entodermal. Folglich wären diese beiden Organismen, der ektodermale und der entodermale, nicht mit einander vergleichbar, da nur die gleichnamigen Keimblätter homolog sind. Diesem Nonsens entgeht die morphologische Auffassung abermals nur durch ein Ausnahmegesetz: In dem Augenblick, wo das Ei sich zu teilen beginnt, hört die Geltung des Keimblattes auf, und die Zelle, die eben noch Entoderm war, ist plötzlich ganz etwas Anderes. Allerdings, aber ist das nicht gerade wieder ein physiologisches Motiv? Nicht weil die Zelle ihre Lage verändert — das trifft ja in solchem Falle weder überall zu, noch könnte es, wenn die Natur des Keimblattes einmal feststand, von irgend welcher Bedeutung sein — nicht weil die Zelle ihre Lage verändert, sondern weil sie eine besondere Funktion übernimmt, scheidet sie aus dem früheren Keimblatte aus. Ihre Funktion aber ist, einen vollständigen Organismus d. h. alle Keimblätter zu bilden, und eben deshalb müssen wir sie als gänzlich indifferent in Bezug auf die Keimblätter betrachten. Kann nun selbst die morphologische Auffassung nicht umhin, diesem Umstande Rechnung zu tragen, so wäre es doch einfacher und konsequenter, wenn nicht erst mit Beginn der Furchung, sondern bereits im Augenblick, wo die Keimzelle als solche erkennbar wird, ihre indifferente Natur konstatiert würde. Gesteht man aber die Indifferenz der Keimzellen in diesem Umfange zu, so ist es klar, dass in dem physiologischen Begriffe des Keimblattes für die Keimzelle kein Raum bleibt. Die Keimzelle, welche potentia alle Keimblätter enthält, kann ihrer Natur nach kein einzelnes Keimblatt sein, sie ist indifferent wie das Ei,

von welchem sie abstammt. Und so reduziert sich der Hertwig'sche Einwand im Grunde darauf, dass bei den Cölenteraten bald in dem einen, bald in dem anderen Keimblatt gewisse Elemente von aller Differenzierung ausgeschlossen geblieben sind und den Charakter des Keimplasmas bewahrt haben. Gewiss ist das bedeutsam für den Charakter des Blattes, um das es sich handelt: aber es bezeichnet nicht diesen Charakter selbst, sondern es zeigt, wie tief derselbe in dem Keimblatte wurzelt, wie weit die Differenzierungen um sich gegriffen haben, die den Charakter des Keimblattes ausmachen. So dass es auch hier wieder mehr die Quantität der eingetretenen Differenzierungen ist, welche betont wurde, als die Qualität dieser letzteren selbst<sup>1)</sup>.

(Schluss folgt.)

1) Von diesen Gesichtspunkten aus beurteile ich auch die soeben durch Chun (Atlantis, Biblioth. Zool., Heft 19, 1895, S. 24 ff.) bekannt gewordene Thatsache, dass bei *Rathkea octopunctata*, einer proliferirenden Meduse, die Knospen ausschließlich von der äußeren Schicht, dem „Ektoderm“ des Muttertieres gebildet werden. Ich kann die proliferirenden Zellen hier ebenso wenig für ektodermal halten, wie die in derselben Region auftretenden Geschlechtsprodukte. Beide sind weder ekto- noch entodermal, sondern, als indifferente Zellen, sowohl das eine wie das andere. Der Fall liegt bei *Rathkea* in vieler Beziehung ähnlich wie bei den Bryozoen. Auch bei diesen liefert ein und dieselbe, ursprünglich außen gelegene Schicht einerseits das Hautsinnesblatt, andererseits das Darmblatt der Individuen. Diese Schicht ist daher gleichzeitig ekto- und entodermal, eine Auffassung, in der ich mich mit Davenport in Uebereinstimmung befinde (vergl. Braem, Die Keimblätter der Bryozoenknospe. Zool. Anzeiger, Bd. 15 (1892), S. 113 ff.). Erst durch einen bei jeder neuen Knospe sich wiederholenden Gastrulationsvorgang werden in dem indifferenten Zellmaterial die entodermalen Elemente definitiv von den ektodermalen gesondert. Dies alles verhält sich bei *Rathkea* genau ebenso, nur dass die Gastrulation sich hier mehr im Wege der Delamination zu vollziehen scheint. Außerdem herrscht der Unterschied, dass bei den Bryozoen neben dem proliferirenden Ekto-Entoderm ein besonderes Mesoderm, welches die Muskeln und die Geschlechtszellen liefert, als zweite, ursprünglich vorhandene Knospenschicht differenziert ist. Dieses Mesoderm fehlt bei *Rathkea*, oder es ist, richtiger ausgedrückt, im Ekto-Entoderm mit enthalten, was, angesichts der Cölenteratennatur des Organismus, wohl als selbstverständlich zu betrachten ist.

Steht demnach die *Rathkea*-Knospung durchaus nicht so isoliert da, wie es auf den ersten Blick scheinen möchte, so bleibt sie doch in anderer Beziehung eine Anomalie. Bei den Bryozoen, wo die primäre Gastrulation nur noch als rudimentärer Vorgang in der frühesten Embryonalperiode auftritt, ist beim Beginn der Knospung gar kein gesondertes Entoderm im Organismus vorhanden. Die jedesmalige Neubildung des Entoderms behufs Formierung der einzelnen Individuen ergibt sich daher als eine Notwendigkeit, sie war nach der Lage der Dinge unvermeidlich. Der Organismus verfügte nur über zwei Keimschichten, das Ekto-Entoderm und das Mesoderm. Beide stellte er in den Dienst der Knospung, aber die eine Schicht konnte nur dadurch verwendbar gemacht werden, dass sie im Wege der Gastrulation in ihre Bestandteile zer-