schauung von der außerordentlich hoch organisierten Anlagesubstanz nicht gut mit der Zellentheorie in Uebereinstimmung zu bringen ist. Wir dürfen die hohe Organisation des ausgebildeten Tieres nicht auf seine Anlagesubstanz zurückprojizieren, sonst verfallen wir in den von Hertwig bekämpften Weismann'schen Fehler. Die Beobachtung zeigt uns nicht, dass das Ei einer Ameise außerordentlich hoch organisiert ist, ebensowenig wie sie uns eine außerordentlich hohe Organisation im Kern eines Infusoriums erkennen lässt; und wenn jede Organismenart auch eine spezifische Anlage hat, so braucht diese Anlage deshalb in keinem Falle hoch organisiert zu sein; es genügt, dass sie organisiert ist. Die hohe Organisation eines Insektes oder eines Wirbeltieres tritt vielmehr erst ganz allmählich im Laufe der Ontogenese ein. Das scheint mir Hertwig vergessen zu haben, als er seinen Anlagesubstanzen eine außerordentlich hohe Organisation zuschrieb.

(Fortsetzung folgt.)

Was ist ein Keimblatt?

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

(Schluss.)

Nachdem wir die verschiedenen Vorstellungen über das Wesen der Keimblätter einer Kritik unterzogen haben, wird es vorteilhaft sein, auf die Wandlungen, denen diese Vorstellungen im Lauf der geschichtlichen Entwicklung unterworfen gewesen sind, einen Blick zu werfen. Wie ist der Begriff des Keimblattes entstanden, durch welche Thatsachen ist er befestigt worden und welche Beobachtungen haben auf ihn modifizierend eingewirkt?

Bekanntlich ist *Christian Pander* durch seine „Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Eye", Würzburg 1817, der Begründer der Keimblattlehre geworden. Denn wenn auch Kasp. Friedr. Wolff dieser Lehre insofern die Wege geebnet hat, als er den Tierleib aus blattartigen Gebilden sich aufbauen sah, welche durch Faltung die verschiedenen Organsysteme hervorbringen, so sind doch erst durch Pander diese Schichten bestimmt charakterisiert und gleichsam wissenschaftlich gestempelt worden. Pander konstatiert die beiden primären Keimblätter beim Hühnchen mit folgenden Worten: „Gegen die zwölfte Stunde besteht nun die Keimhaut aus zwei gänzlich verschiedenen Lamellen, einer innern, dickern, körnigen, undurchsichtigen, und einer äußern, dünnern, glatten, durchsichtigen, welcher letztern wir der genauern Bezeichnung und ihrer Entwicklung wegen den Namen des serosen Blattes geben, so wie wir die erstere das Schleimblatt heißen" (S. 5 f.). Sodann entsteht „zwischen den beiden Blättern der Keimhaut eine dritte, mittlere [Schicht], in welcher

sich die Gefäße bilden, und die wir daher die Gefäßhaut nennen" (S. 11). „Eigentlich beginnt in jeder dieser drei Schichten eine eigene Metamorphose, und jede eilt ihrem Ziele entgegen" (S. 12).

Nach diesen Angaben kann es nicht zweifelhaft sein, welche Eigenschaften der Keimblätter für Pander die wesentlichen und die bestimmenden waren. Er beschreibt selbstverständlich zuerst die Lage und das Aussehen der Zellschichten, um die es sich handelt, aber das, was diese Zellschichten wichtig macht, das ist weder die Form noch die Lage, sondern der Umstand, das jede ihrem besonderen Ziele entgegeneilt. Es ist die Funktion, welche der Keimschicht den Namen gibt, sei es, dass eine allgemeine Eigenschaft der aus dem Keimblatte hervorgehenden Organe, oder dass, wie beim dritten Keimblatt, das wichtigste oder augenfälligste dieser Organe selbst die Benennung veranlasst. Ein Keimblatt ist also nach Pander's Auffassung eine Embryonalschicht, aus der etwas Bestimmtes keimt, und nicht die Lage der Schicht, sondern die ihr „eigene Metamorphose", d. h. die Qualität der aus ihr erwachsenden Organe, ist für das Wesen der Keimschicht maßgebend. Der ursprüngliche Begriff der Keimblätter ist demnach der physiologische.

Zwei Jahre nach dem Erscheinen von Pander's Schrift begann *K. E. v. Baer* auf dem Forschungsgebiete seines Jugendfreundes und Studiengenossen weiterzuarbeiten. Als Frucht einer fast zehnjährigen Thätigkeit, welche nur hinsichtlich der Untersuchungen, sicher nicht der Gedankenarbeit, durch die Gründung des zoologischen Museums in Königsberg gehemmt worden war, erschien 1828 der erste Teil „Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion" (Königsberg). Dieses Pander gewidmete Buch, das trotz unserer erweiterten Detailkenntnis noch heute demütigend jung erscheint, erweitert die kurzen sachlichen Angaben Pander's vornehmlich nach der philosophischen Seite hin, so dass eigentlich jetzt erst von einer „Theorie der Keimblätter" die Rede sein kann. Auch Baer bezeichnet die primären Keimblätter als „seröses" und „Schleim"-Blatt. Aber schon im Anfang des ersten Kapitels (S. 9, Anm.) bemerkt er, die Benennung „seröses" Blatt sei „wenig passend" und müsse „einst mit einer neuen vertauscht werden, da diese Schicht, jetzt zwar wie ein bloßer Ueberzug erscheinend, doch die Grundlage des ganzen animalischen Teiles ist. Darnach könnte man sie etwa das animalische Blatt nennen". Bald darauf (S. 20, Anm.) äußert er sich ausführlicher. „Pander's Benennungen: seröses Blatt und Gefäßblatt, sind nicht recht passend. Indessen habe ich die Namen nicht verändern wollen, teils weil die Pander'schen Benennungen . . . allgemeinen Eingang gefunden haben, und eine Unterscheidung der Schichten in der Keimhaut ein Wendepunkt in dem Studium der Entwicklungsgeschichte geworden ist und den spätern Forschungen das wahre Licht angezündet hat, teils weil

ich noch keine ganz konsequent durchgeführte zu geben weiß. Das Wesentliche in der Schichtung scheint mir nur in der Vorbereitung zu künftigen Bildungen zu bestehen. Wie nämlich aus dem weitern Verlaufe der Darstellung erhellen wird, tritt beim Uebergange des zweiten Tages in den dritten eine Spaltung des Embryo und der Keimhaut in einen animalischen und einen plastischen Teil auf. Wenn die Spaltung erfolgt ist, hat jede Lage zwei Schichten, in der untern Lage ist ein Schleimblatt und ein Gefäßblatt, jedes von eigentümlicher Organisation. In der obern Lage sind auch zwei Schichten, die im Embryo deutlich zu unterscheiden sind als zukünftige Haut und der animalische Teil des Leibes. . . . Allein am ersten Tage ist eigentlich nur eine obere glatte, und untere körnige Begrenzung. Dazwischen ist Etwas, das kein kontinuierliches Blatt für sich ist. Auch ist es zu viel, um es allein auf das künftige Gefäßblatt zu beziehen, wenn auch allerdings in ihm das Blut sich bildet". Noch bestimmter spricht Baer sich im zweiten Teile (Königsb. 1837, S. 46) über die Keimblätter aus, und hier wird auch für das primäre untere Blatt, vor Entwicklung des mittleren, eine neue Bezeichnung eingeführt. Der Keim „trennt sich in zwei Hauptblätter, ein oberflächlicheres und ein tieferes, beide scheiden sich wieder in zwei Schichten, welche sich aber nicht völlig von einander trennen. Aus dem oberflächlicheren Blatte bilden sich die animalischen Teile des Embryo, aus dem tiefern die vegetativen oder plastischen. Hiernach wollen wir beide Hauptblätter das animalische und das vegetative benennen. (Das animalische Blatt ist das seröse Blatt Pander's, das vegetative besteht aus Pander's Gefäßblatt und Schleimblatt.)"

Dies alles bedarf keiner Erläuterung. Baer spricht es klar aus, dass „nur in der Vorbereitung zu künftigen Bildungen" das Wesen der Schichtung bestehe. Nur weil die Pander'schen Termini das eigentlich Bedeutsame im Charakter der künftigen Bildungen nicht scharf genug ausdrücken, werden sie durch neue ersetzt. Die Keimblätter sind Organbildner und die Qualität der Organe entscheidet über den Wert des Keimblattes.

Im Grunde greift Baer hier noch nicht über den Kreis der Anschauungen Pander's hinaus. Er überschreitet ihn aber alsbald insofern, als er die Keimblattbildung für einen Ausdruck der Differenzierung erklärt, jenes Vorrückens vom Allgemeinen zum Besonderen, auf welchem alle und jede Entwicklung in letzter Instanz beruht. Nach Baer ist die Keimhaut „gewissermaßen eine Ausbreitung des Embryo" (II, S. 44). „Offenbar kann man den ganzen Keim . . . . als den ungeformten Leib des Tieres selbst betrachten, der nichts ist, als ein großer, nicht geschlossener Darmsack" (I, S. 20). Durch Differenzierung gestaltet sich dieser Keim zum Embryo (I, S. 153 ff.), und zwar „lassen sich drei Formen der Differenzierung unterscheiden.

Durch Sonderung wird zuvörderst der Keim in heterogene Lagen geteilt, die bei fortgehender Entwicklung immer mehr Eigentümlichkeit gewinnen, aber schon im ersten Auftreten eine Anlage zu dem Gefüge verraten, das sie später auszeichnen soll". Diese Lagen sind die beiden ursprünglichen Keimblätter, von denen sich jedes wieder in zwei Blätter teilt, das untere in das Schleimblatt und das Gefäßblatt, das obere in die Haut und die Teile, „welche das Knochen-, Faserhaut-, und das Muskelsystem mit den dazu gehörigen Nerven in der Indifferenz enthalten". So entstehen vier Schichten, zu denen sich innerhalb der Hautschicht noch eine fünfte als „Schicht für die Centralteile des Nervensystems" hinzugesellt. Diese Vorgänge bezeichnet Baer als „die primäre Sonderung".

Durch Krümmung werden die Schichten alsdann zu Röhren, und diese nennt Baer „die Fundamentalorgane, da aus ihnen die speziellen Organe sich allmählich ausbilden. Ihr gegenseitiges Lagerungsverhältnis ist notwendiges Produkt der primären Sonderung und des Schema der Entwicklung" (S. 164).

„Außer der Differenzierung in Blätter erfolgt später eine andere im Innern der Blätter, indem sich Knorpel-, Muskel- und Nervenmasse scheiden, ein Teil der Masse aber flüssig wird und in die Bahn des Blutes übergeht". Dies ist „die histologische Sonderung".

„Eine dritte Form der Differenzierung ist vorzüglich eine Differenzierung der äußern Gestaltung". So scheidet sich die Nervenröhre in Sinnesorgane, Hirn und Rückenmark, die Schleimhautröhre in die verschiedenen Abschnitte und Anhangsorgane des Darmes. Diese Differenzierung, deren Besonderheit vornehmlich „in einem vermehrten oder verminderten Wachstume" besteht, nennt Baer „die morphologische Sonderung".

Ist es nun auch nicht möglich, zwischen diesen drei Differenzierungsepochen und namentlich zwischen den letzteren beiden eine scharfe Grenze zu ziehen, so ist es doch völlig klar, dass Baer die Keimblätter als die ersten erkennbaren Differenzierungsprodukte des Keimes auffasst und in jedem eine Einheit bestimmter Organe erblickt. Wie der ganze Organismus im Keim, so sind in den Keimblättern gewisse physiologisch verwandte Organsysteme enthalten. Auch sind die Keimblätter ihrem Wesen nach keine Neubildungen, sondern sie selbst lagen schon in dem Keim, aus dem sie im Verlauf der Entwicklung nur morphologisch hervortraten. Denn „nirgends ist Neubildung, sondern nur Umbildung" (S. 156).

Schon ein Jahr nach der Veröffentlichung des ersten Teiles von Baer's Entwicklungsgeschichte wurde die Geltung der Keimblattlehre auch für einen Vertreter der Wirbellosen nachgewiesen. In seinen „Untersuchungen über die Bildung und Entwickelung des Flusskrebses",

Leipz. 1829, gab *Heinr. Rathke* eine „Vergleichung zwischen der Bildung und Entwicklung der Wirbeltiere auf der einen, und des Flusskrebses auf der anderen Seite". Auch beim Krebs beginnt die Entwicklung mit der Differenzierung eines inneren und eines äußeren Keimhautblattes. „Jenes liegt dem Dotter dicht an und entspricht dem Schleimblatte der Wirbeltiere, und wird zunächst zur Erzeugung des Darmkanales und eines besonderen Dottersackes verwendet. Dieses dagegen ist im Wesentlichen dem serösen Blatte der Wirbeltiere gleichzustellen, insofern es . . . . die Leibeswand des Embryos bildet, aus welcher darauf sowohl die verschiedenen Gliedmassen, als auch die Centralteile des Nervensystems ihren Ursprung nehmen. Ein besonderes und für sich bestehendes Gefäßblatt ist niemals bemerkbar", es ist „mehr der Idee, als der Wirklichkeit nach vorhanden" (S. 80 f.). Was Rathke hier die „Idee" des Keimblattes nennt, ist offenbar die Funktion desselben, der gegenüber die morphologische Sonderung als etwas Sekundäres und Accidentielles erscheint; wie er denn auch die primären Keimblätter bei Krebs und Wirbeltieren in erster Linie für „analog" erklärt, allerdings mit dem Bemerken, „dass auch der Urteil [d. h. der mittlere Teil der Keimscheibe] des Embryos in Hinsicht der räumlichen Beziehung, in welcher alle übrigen neu entstandenen Organe zu ihm stehen, bei ihnen allen gleichbedeutend ist" (S. 90).

Die folgenden zwanzig Jahre brachten für die Keimblattlehre nichts wesentlich Neues, da auch der zweite Teil von Baer's Entwicklungsgeschichte nur eine weitere Ausführung und Bestätigung der Grundgedanken des ersten enthält. Wichtig wurde die Arbeit von *T. H. Huxley*, On the Anatomy and the Affinities of the Family of the Medusae, Philos. Trans. Lond. 1849, S. 413 ff., wo zum ersten Mal die physiologische Verwandtschaft der beiden Hauptschichten des Cölenteratenkörpers mit den Keimblättern der höheren Tiere auf Grund spezieller Untersuchung betont wurde. „A complete identity of structure connects the ‚foundation membranes' of the Medusae with the corresponding organs in the rest of the series; and it is curious to remark, that throughout, the outer and inner membranes appear to bear the same physiological relation to one another as do the serous and mucous layers of the germ; the outer becoming developed into the muscular system and giving rise to the organs of offence and defence; the inner, on the other hand, appearing to be more closely subservient to the purposes of nutrition and generation" (S. 425 f.). Man sieht, dass auch diese Parallele auf der Funktion der Schichten beruht. Nicht weil die Blätter gleiche Lagebeziehungen haben, sondern weil sie die gleiche Arbeit verrichten, werden sie zu einander gestellt. Ihre Analogie ist die Hauptsache.

Rob. Remak's „Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere", Berl. 1851—55, gaben eine neue Darstellung der Keimblattbildung

des Hühnchens, wobei sie von Baer namentlich in Bezug auf das mittlere Keimblatt abwichen. Während nach Baer die beiden Hauptschichten des Mesoderms durch Spaltung je eines der beiden primären Blätter entstehen sollten, führte sie Remak allein auf die Spaltung des unteren Blattes zurück, so dass jetzt wieder nur von drei sekundären Blättern die Rede sein konnte. Die beiden mittleren der vier sekundären Schichten Baer's entstanden ihrerseits durch Teilung einer einzigen Schicht, die nach Ursprung und Lage ganz dem Gefäßblatte Pander's entsprach. Hinsichtlich der Auffassung der Keimblätter vertrat jedoch Remak durchaus den physiologischen Standpunkt seiner Vorgänger. Auch er charakterisierte die Keimblätter nach ihren organologischen Leistungen. Er unterschied das obere als sensorielles oder Sinnesblatt, das mittlere als motorisch-germinatives Blatt, das untere als trophisches oder Drüsenblatt.

Inzwischen hatte *Geo. J. Allman* (On the Anatomy and Physiology of *Cordylophora*; Philos. Trans. Lond. 1853, S. 367 ff.) die beiden Hauptschichten der Hydroidpolypen als Ekto- und Entoderm bezeichnet; zwei Ausdrücke, die ganz ohne Rücksicht auf die Vergleichung gewählt waren und lediglich dazu dienen sollten, eine klare Terminologie für eine bestimmte Tiergruppe zu schaffen.

Ich weiß nicht, wer der Erste gewesen ist, der diese Namen auch für die primären Embryonalblätter der höheren Tiere gebraucht hat. An und für sich wäre die Namensübertragung von keiner Bedeutung gewesen, da die Wesensgleichheit der Blätter bereits von Huxley mit aller Klarheit betont war. Dennoch ist sicher, dass eine solche Bezeichnung unmerklich dazu führen musste, dass man die Lage der Schichten als etwas zum Wesen derselben Gehöriges ansah und sich gewöhnte, die Keimblätter weniger als Repräsentanten bestimmter Organsysteme, denn vielmehr als äußere und innere Schicht, als Ekto- und Entoderm im Wortsinne, zu betrachten.

Durch das in weitem Umfange betriebene Studium der Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen wurden in der Folgezeit namentlich die Anschauungen über die Entstehung der Keimblätter berichtigt. Man fand, dass die Keimblätter nicht immer durch einen Spaltungsprozess gebildet wurden, sondern dass sie häufig das Resultat einer Faltung waren. Es ist bekannt, dass in erster Linie durch die Arbeiten Kowalewsky's diese Einsicht gefördert wurde.

Das lebhafte Interesse, das mittlerweile durch den Darwinismus für descendenztheoretische Betrachtung geweckt worden war, musste die Frage entstehen lassen, welche von beiden Bildungsweisen als die ursprünglichere zu gelten habe; ob die Abspaltung oder die Einfaltung, die Delamination oder die Invagination; oder ob überhaupt eine von beiden. Häckel, Metschnikoff und Ray Lankester, Anderer

nicht zu gedenken, erörterten diese Frage. *Ray Lankester*[1]) kam zu dem Resultat, dass die „Planula", ein zweischichtiger Sack, genau Häckel's „Gastrula" entsprechend, der Entwicklungsgeschichte aller Tiere mit Ausnahme der Protozoen gemeinsam sei. Bezüglich der Entstehungsweise der Planula äußerte er sich mit einiger Zurückhaltung dahin, dass die Delamination aus der Invagination abgeleitet werden könne. In seiner unten zitierten späteren Schrift (S. 402) trat er jedoch, schon im Gegensatz zu Häckel, der Auffassung bei, dass wohl eher die Delamination als der primitive Vorgang angesehen werden müsse.

Der ruhigen Diskussion über diese Verhältnisse wurde durch *Häckel's* „Gasträa-Theorie" ein Ende gemacht[2]). Bekanntlich gipfelt dieselbe in folgenden Sätzen: Die Gastrula ist ein allen Metazoen eigentümlicher Entwicklungszustand. Sie entsteht aus der einschichtigen Keimblase durch Einstülpung. Die der Gastrula entsprechende Urform der Metazoen hat als Gasträa während der laurentischen Periode gelebt. Aus der Homologie der verschiedenen Gastrulaformen folgt die Homologie der primären Keimblätter.

Obwohl diese Theorie nichts enthält, was nicht vor und neben Häckel auch von Anderen wäre erwogen worden, so hatte bis dahin doch Niemand in so entschiedener Weise auf die einschlägigen Fragen geantwortet. Häckel's Theorie war frei von jeder Blässe des Zweifels, und gerade diese Bestimmtheit riss die Zweifelnden fort. Dazu kam die eigene Art Häckel's, Alles gewissermaßen „sub specie" des Darwinismus zu betrachten und darzustellen, so dass einerseits jetzt erst alle Beziehungen des Problems klar hervortraten, andrerseits die Meinung erweckt wurde, als folgten diese speziellen Ansichten mit Notwendigkeit aus dem Darwinismus oder gar der Descendenztheorie überhaupt. Auch das schematisch Anschauliche des Einstülpungsvorgangs wirkte bestechend, und man übersah vielfach, wie schwer gerade dieser Vorgang biologisch verständlich gemacht werden könne. So geschah es, dass man trotz des Widerspruchs Einzelner die Häckel'sche Lehre fast allgemein annahm und sie der Betrachtung der Keimblätter zu Grunde legte.

Insofern die „Stamm-Mutter Gasträa" den eigentlichen Mittelpunkt der ganzen Theorie bildete, war die letztere das einfache Ergebnis des sog. „biogenetischen Grundgesetzes". Die Ontogenie ist eine Rekapitulation der Phylogenie, und deshalb muss ein allen Metazoen

1) On the Primitive Cell-layers of the Embryo as the Basis of Genealogical Classification of Animals etc., Ann. a. Mag. Nat. Hist., Ser. 4, Bd. 11 (1873), S. 321 ff. — Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom. Quart. Journ. Micr. Sc., Bd. 17 (1877), S. 399 ff.

2) Aufsätze zur Gasträatheorie, 1873–1877. Vergl. die Kalkschwämme, Bd. I, 1872.

gemeinsames Entwicklungsstadium auf eine gleichbeschaffene phylogenetische Urform schließen lassen. Wenn es feststand, dass die Gastrula solch ein Entwicklungsstadium war, so stand es nach dem biogenetischen Grundgesetze auch fest, dass die Gastraea die Stamm-Mutter der Metazoen war. Es mag erlaubt sein, bei dieser Gelegenheit darauf hinzuweisen, dass gerade das biogenetische Grundgesetz am wenigsten für neu gelten konnte.

Nicht allein, dass Fritz Müller in seiner Schrift „Für Darwin", Leipz. 1864, dieses Gesetz bereits scharf formuliert hatte, dasselbe war ein allgemein verbreiteter Glaubenssatz der naturphilosophischen Schule. Nur einige Belege dafür mögen hier Platz finden. Oken, welcher den Metazoenkörper als „eine Synthesis der Infusorien" auffasste, sagt i. J. 1805[1]): „Da jedes Tier, auf welcher Stufe es auch stehe, doch die ganze Tierheit in seinem Schooße ernährt, so müssen alle diese angegebenen Glieder [d. i. die Repräsentanten der einzelnen natürlichen Ordnungen, Pflanze, Polyp, Wurm, Schnecke, Insekt, Fisch u. s. w.] in demselben Verhältnis sich im Embryo entwickeln, wie die ganze Tierwelt sich allmählich loswand"; eine Ansicht, die er ausführlich zu begründen sucht. Meckel schreibt in seinen „Beiträgen zur vergleichenden Anatomie", Bd. II, Heft 1, Leipz. 1811, auf S. 1—60 einen „Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der höhern Tiere und dem permanenten der niedern stattfindenden Parallele". „Es gibt, sagt er, keinen guten Physiologen, den nicht die Bemerkung frappiert hätte, dass die ursprüngliche Form aller Organismen eine und dieselbe ist, und dass aus dieser einen Form sich alle, die niedrigsten wie die höchsten, so entwickeln, dass diese die permanenten Formen der erstern nur als vorübergehende Perioden durchlaufen. Aristoteles, Haller, Harvey, Kielmeyer, Autenrieth und mehrere andere haben diese Bemerkung entweder im Vorübergehen gemacht oder, besonders die letztern, hervorgehoben und für die Physiologie ewig denkwürdige Resultate daraus abgeleitet. — In dem Maße, als ein Tiergeschlecht bestimmt ist, nach vollendeter Entwicklung eine höhere Stelle einzunehmen, durchläuft es die niedern Stufen schneller". K. E. v. Baer behandelt auf S. 199 ff. des ersten Bandes der Entwicklungsgeschichte (1828) „Die herrschende Vorstellung, dass der Embryo höherer Tiere die bleibenden Formen der niederen Tiere durchlaufe". Er betont, dass „wenige Darstellungen von Verhältnissen in der organischen Welt so viel Beifall gefunden haben" als diese. In dem mit köstlichem Humor geschriebenen Kapitel erörtert er, wie der auf das Trockene wandernde Fisch allmählich Lungen hervorbringt, „wozu nur erfordert wird, dass einige Generationen sich unterdessen ohne Atmung behelfen"; wie die Stammeltern der Reiher

1) Oken, Die Zeugung, Bamb. u. Würzb. 1805, S. 128.

ihren Hals oft ausstrecken mussten, um Fische zu fangen, und wie sie ihn dadurch wirklich verlängerten. „Die Jungen bekamen nun schon etwas ausgezogene Hälse mit auf die Welt, und kultivierten dieselbe Unart, die ihren Nachkommen noch längere Hälse gab, woraus denn zu hoffen ist, dass, wenn die Erde nur recht alt wird, der Hals der Reiher gar nicht mehr zu messen sein werde". So entwickelte sich aus der tiefer stehenden Form die höhere, und „die individuelle Metamorphose" war nur eine Wiederholung der „Metamorphose des Tierreiches". „Immer, bemerkt Baer dazu, waren diejenigen, denen am meisten spezielle Kenntnisse zu Gebote standen, vorsichtiger und unbestimmter, während diejenigen, die ihnen folgten, viel bestimmter auftraten. Mir scheint die ganze Lehre mehr eine Entwicklungsstufe der Naturwissenschaft, als das Eigentum eines einzelnen Mannes. Man erkannte den verschiedenen Grad der Ausbildung in den verschiedenen Tierformen. Man lernte einsehen, dass diese Tierformen als Modifikationen von einander zu betrachten sind. Es war natürlich, ja notwendig, dass man versuchte, die einfachste Form dieser Modifikationen durchzuführen, die der unmittelbaren Entwicklung aller Formen aus einer. Diese Entwicklung nun als historisch begründet anzunehmen, ist nur als ein kleiner Schritt weiter zu betrachten, zu welchem die Konsequenz führen musste. Eine Vergleichung mit der individuellen Entwicklung gehörte dann notwendig in denselben Ideenkreis, und es ist auf jeden Fall ein Verdienst, den Versuch zu machen, wie weit sich die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte in denselben einführen lässt" (S. 201, Anm.).

Die Häckel'sche Theorie war mehr als ein solcher Versuch. Sie war ein Dogma. Aus dem Gedankenkreise, der länger als ein halbes Jahrhundert am geistigen Horizonte geschwebt hatte, war plötzlich, wie der Tropfen aus einer Wolke, das Dogma herniedergefallen. Wie Göthe die Urpflanze gesucht hatte, so hatte man, mehr oder minder bewusst, das Urtier gesucht. Jetzt, in der Gastrula, meinte man es gefunden zu haben.

War die Gastrula ein allen Metazoen eigentümlicher Formzustand, so konnte an der Homologie der primären Keimblätter kein Zweifel sein. Das war so einfach und zwingend, dass man garnicht des Zirkels gewahr wurde, der darin lag. Im Grunde handelte es sich um ein Wortspiel. Was war die Gastrula anders, als die Gemeinschaft der beiden primären Keimblätter im Zustande einer bestimmt vorgezeichneten morphologischen Differenzierung? War die Gastrula homolog, so waren es auch die Keimblätter. Das heißt: wenn die Keimblätter überall auf gleiche Weise entstehen und gleiche Lagebeziehungen haben, so sind sie homolog. Das hatte gegolten, so lange es eine Homologie gab.

Man übersah völlig, dass die Voraussetzung ebenso wenig erwiesen war wie die Folgerung. Da man aber die erstere für gewiss hielt,

so galt auch die letztere für gewiss, und man begann die Homologie der Keimblätter als etwas zum Wesen derselben Gehöriges zu betrachten. Ja man kehrte das ganze Verhältnis um und schloss aus der Homologie der Keimblätter geradezu auf die Homologie der Gastrula. Weil die Keimblätter homolog sind, deshalb musste auch in den Fällen, wo eine Gastrula garnicht zu finden war, diese Gastrula ehedem bestanden haben und nur im Lauf der Entwicklung morphologisch unkenntlich geworden sein. Aus einer unbewiesenen Voraussetzung hatte man Schlüsse gezogen und aus den Schlüssen bewies man wiederum die Voraussetzung.

Damit ging Hand in Hand eine Entartung des Begriffes der Homologie. Homolog war nicht nur das, was gleich gelagert oder auf gleiche Weise entstanden war, sondern auch das, was phylogenetisch auf gleiche Weise entstanden gedacht werden konnte. Indem man einen Entwicklungszustand nach Belieben für gefälscht oder verwischt erklärte, war man in der Lage, eine Homologie auch da zu entdecken, wo sie thatsächlich nicht vorhanden war. Man konstatierte alsdann eine Homophylogenie, und das genügte.

Als homophylogen konnte natürlich so ungefähr Alles gelten, was möglich war. Welcher Formzustand ließe sich nicht durch eine Reihe von unkontrollierbaren Wandlungen aus einem anderen entstanden denken! Man legte daher weder auf die Form, noch auf die Bildungsweise der Gastrula den geringsten Wert. Ob das innere Blatt durch Delamination, polare Wucherung, Epibolie oder Invagination, ob es als zweite oder als dritte Schicht seinen Ursprung nahm, war völlig gleichgiltig. Es war a priori gewiss, „dass überall die Gastrula ursprünglich [!] auf dieselbe Weise entsteht, nämlich durch Einstülpung der Blastula“, und damit war denn für alle Fälle die „Homologie“ der Keimblätter „bewiesen“[1]).

Von diesem ganzen Gewebe von Scheinlogik bleibt bei genauerer Prüfung nichts übrig, als die schlichte Behauptung, dass die Keimblätter homolog seien. Ein Beweis dafür ist niemals erbracht worden. Verweilen wir einen Augenblick bei der Frage, wie ein solcher Beweis sich hätte gestalten müssen.

Homolog ist nach Rich. Owen's bekannter Definition „ein und dasselbe Organ in allem Wechsel seiner Form und Funktion“. Suchen wir dies auf die Keimblätter anzuwenden, so ergibt sich zunächst eine Frage, die Häckel mit keiner Silbe erörtert, die Frage: was ist ein Keimblatt? Denn ehe von der Homologie eines Organs die Rede ist, muss man doch wissen, um welches Organ es sich handelt. Man muss das Keimblatt kennen, ehe man über seine Homologie urteilen kann.

Wir haben gesehen, dass der Begriff des Keimblattes von Anbeginn ein physiologischer war: Die Funktion verlieh einer Zellschicht den

1) Häckel, Anthropogenie, 4. Aufl, Leipz. 1891, S. 175.

Charakter des einen oder des anderen Keimblattes. Indem Häckel diesen historisch gegebenen Begriff übernahm, musste die Analogie der Keimblätter von vorn herein für ihn feststehen. Damit war auch zugleich die Eventualität eines Funktionswechsels ausgeschlossen, weil der Begriff des Keimblattes durch die Funktion bestimmt war und mit dem Wechsel der letzteren das Keimblatt selber gewechselt hätte; so dass folglich allein von einem Wechsel der Form der Keimblätter die Rede sein konnte und die Owen'sche Definition nach dieser Seite hin präcisiert war.

Die Frage nach der Homologie der Keimblätter trifft also nahe zusammen mit der „Frage nach der Homologie der analogen tierischen Gewebe", wie schon Kleinenberg das Problem formuliert hatte, freilich ohne selbst daran festzuhalten [1]).

Ein Organ, dessen Form unendlich variabel ist, kann morphologisch nur durch seine Lage erfasst werden. Diese Konstanz der Lage bildet das eigentliche Wesen der Homologie. Bezüglich der Homologie der Keimblätter würde es also darauf ankommen, nachzuweisen, dass diejenigen Funktionen, welche den Begriff eines Keimblattes ausmachen, unter allen Umständen an eine durch ihre Lage bestimmbare morphologische Einheit geknüpft sind. Die nämliche morphologische Einheit, welche in einem Falle die wesentlichen physiologischen Charaktere eines Keimblattes in sich vereint, müsste auch in jedem anderen Falle als morphologische Einheit zu erkennen sein; und zwar müssten dann nicht nur jene wesentlichen Charaktere des Keimblattes in dieser morphologischen Einheit wiederkehren, sondern alle Organe, die dort in dem Keimblatte vereinigt waren, müssten, sofern sie überhaupt differenziert werden, auch hier in demselben Keimblatte vertreten sein, weil sonst immer nur die Homologie gewisser Organe, nicht aber des Keimblattes, als morphologischer Einheit, erwiesen wäre.

Wenn z. B. im zweischichtigen Stadium des *Amphioxus* die innere Schicht den Darm, die äußere die Haut und das Nervensystem repräsentiert, so ist eo ipso die innere Schicht als Entoderm, die äußere Schicht als Ektoderm zu betrachten, wobei es einstweilen ganz gleichgiltig wäre, welche anderen Organsysteme außerdem noch aus diesen

1) Kleinenberg, *Hydra*, Leipz. 1872, S. 84. — Der Ansicht Kleinenberg's, dass das definitive Ektoderm der *Hydra* ausschließlich als Nervenblatt, nicht als Hornblatt fungiere und somit nur einem Teile des Ektoderms der Wirbeltiere analog sei, liegt der morphologische Befund, dass die primäre äußere Keimschicht in die Schale übergehe, zu Grunde. Kleinenberg ist also in der Ermittelung des Analogen nicht unbefangen, er setzt voraus, dass nur das Homologe auch analog sein könne. Er behauptet thatsächlich die Analogie des Homologen, statt die Homologie des Analogen zu diskutieren. Dies letztere thut er nur scheinbar, da er das Analoge auf Grund der Homologie ermittelt hat.

Schichten hervorgehen. Denn da die Keimblätter, im Falle der Homologie, morphologische Einheiten sein müssen, so ist ein einziges Kriterium, welches innerhalb einer morphologischen Einheit den Charakter eines bestimmten Keimblattes feststellt, maßgebend für die gesamte Keimschicht. Indem wir nun die beiden Keimschichten des *Amphioxus* mit den primären Keimblättern identifizieren, haben wir in einem konkreten Falle die „Organe" vor uns, die bei beliebig wechselnder Form doch überall als gleich gelagerte morphologische Einheiten zu erkennen sein müssen, wenn anders ihre Homologie für sämtliche Metazoen gesichert sein soll. Mit anderen Worten: Dieselben Organe und Organsysteme, welche in den beiden primären Keimschichten des *Amphioxus* zu morphologischen Einheiten verbunden sind, müssen auch in der Entwicklung jedes anderen Tieres als morphologische Einheiten wiederkehren; so dass kein Organ, das beim *Amphioxus* dem inneren Keimblatte angehört, bei einem anderen Tiere aus dem äußeren entstehen darf, noch eines, das dem äußeren Keimblatte angehört, aus dem inneren, weil dann der Nachweis geführt wäre, dass die Keimblätter keine morphologisch messbaren Größen sind, dass vielmehr die morphologisch gleichartigen Keimschichten physiologisch differente Gebilde und folglich nicht identische Keimblätter sind. Das Homologe wäre nicht analog, und das Analoge wäre nicht homolog.

Es bedarf keiner ausführlichen Darlegung, dass dieser Nachweis durch die Entwicklungsgeschichte bereits erbracht worden ist.

Beim *Amphioxus* und den meisten übrigen Tieren bildet das Nervensystem zur Zeit, wo eine äußere Hautschicht und eine innere Darmschicht am Organismus zu unterscheiden sind, einen Teil der Hautschicht. Es ist ein Teil des morphologischen Ektoderms. Bei den Turbellarien des süßen Wassers gehört das Nervensystem weder der Haut- noch der Darmschicht an, es entsteht unabhängig von beiden in dem dazwischen gelegenen Embryonalgewebe, dem morphologischen Mesoderm. Dieses ist seinerseits von keinem der beiden „primären" Blätter ableitbar. Das morphologische Ektoderm der Turbellarien ist also dem Ektoderm des *Amphioxus* nicht analog, denn ein wichtiges Organsystem, das nervöse, welches beim *Amphioxus* einen Teil des Ektoderms bildet, liegt bei den Turbellarien außerhalb des Ektoderms. Das Ektoderm des *Amphioxus* kehrt folglich bei den Turbellarien nicht als morphologische Einheit wieder, das, was thatsächlich als gleich gelagerte morphologische Einheit wiederkehrt, ist nicht das Keimblatt, sondern die äußere Haut, ein Teil des Keimblattes. Was dem Ektoderm des *Amphioxus* bei den Turbellarien homolog ist, ist nicht analog, und was analog ist, nicht homolog.

Bei den phylactolämen Bryozoen entstehen die Organe des ersten geschlechtlich erzeugten Individuums durch Einstülpung der beiden Blätter des zweischichtigen Keimes (Fig. 3). Der durch die Einstülpung

nach innen verlegte Teil (a^1) des äußeren Blattes (a) liefert das Material für den Darm, das Nervensystem und die äußere Haut des Primär-

Fig. 3.

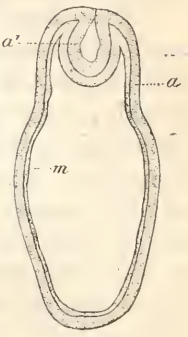

Fig. 3. *Fredericella sultana* Blumenb., medianer Längsschnitt durch einen Embryo; Vergr. 130. Original. *a*, äußere Schicht, übergehend in die innere Schicht a^1 der knospenförmigen Anlage des ersten Individuums. *m*, mesodermales Epithel der Leibeshöhle, übergehend in die äußere Schicht der Individuenanlage. Auf einem früheren Stadium stellte der Embryo lediglich eine zweischichtige, hohle Blase dar, bestehend aus den Blättern *a* und *m*. Im Gegensatz zu den Larven der Plumatellen (mit Ausnahme von *Plumatella fruticosa* Allm.?) wird in der Larve von *Fredericella* nur ein Primärindividuum angelegt, von dem aus die jüngeren Individuen in derselben Weise gebildet werden, wie später im Stock. Auch nach der Festsetzung der frei schwimmenden Larve ist zunächst nur ein ausstreckbares Polypid vorhanden.

individuums, stellt also gleichzeitig das Darmblatt und das Haut-Sinnesblatt dar. Dieselben Organsysteme, welche beim *Amphioxus* durch die beiden primären Keimblätter repräsentiert werden, sind demnach hier zu einer einzigen morphologischen Einheit verbunden, welche der Lage nach nur der Darmschicht des *Amphioxus* zu vergleichen ist; daher denn die ektodermalen Organe des *Amphioxus* hier als entodermal erscheinen und folglich nicht homolog sein können. Homolog wäre dem Ektoderm des *Amphioxus* nur der nicht eingestülpte Teil des äußeren Blattes, der aber wiederum nicht als analog gelten kann, weil er weder das Nervensystem noch die äußere Haut des Primärindividuums bildet, sondern vor Allem den Flimmermantel der Larve, welcher später verloren geht. Wollte man aber das ganze äußere Blatt des zweischichtigen Bryozoenembryo für ein Ektoderm halten und es dem äußeren Gastrulablatte des *Amphioxus* homolog setzen, dann würde auch die Einstülpung und folglich auch der Darm des Primärindividuums ektodermal sein. So oder so wäre das Homologe nicht analog, und das Analoge nicht homolog.

Zu ganz denselben Bedenken geben die späterhin durch Knospung entstehenden Individuen des Bryozoenstockes Anlass. Hält man das innere Blatt der Knospe seiner Lage wegen für ein Entoderm, so sind auch das Nervensystem und die äußere Haut entodermalen Ursprungs. Deutet man das nämliche Blatt wegen seiner Herkunft aus der äußeren Larvenschicht als ein Ektoderm, so gehört auch der Darm diesem Keimblatte an.

Nicht minder unbequem liegen die Dinge bei der Ascidienknospung. Hjort, welcher die Keimblätter lediglich nach ihrer Abkunft vom äußeren oder inneren Blatte der Gastrula beurteilt, kommt in einem

kürzlich erschienenen Aufsatze[1]) zu dem Resultat, „dass alle wichtigsten Organe bei den *Botryllus*-Knospen vom Ektoderm, bei *Polyclinum* vom Entoderm gebildet werden"; so dass selbst bei so nahe verwandten Formen, wie es *Botryllus* und *Polyclinum* sind, das Analoge nicht homolog, und das Homologe nicht analog ist.

Wenn man trotz alledem an der Homologie der Keimblätter, d. h. an der Homologie des Analogen, festhält, so ist das nur dadurch erklärlich, dass man das Wort „homolog" in einem ganz anderen Sinne braucht, als es sonst üblich ist. Schon dass man da schlechthin von Homologie spricht, wo nur eine Homophylogenie, d. h. eine ehemalige Homologie, gemeint wird, muss als eine Fälschung des Begriffes bezeichnet werden. Indessen scheint es, als wolle man auch den Unterschied zwischen Homologie und Analogie nicht mehr anerkennen. In der Anthropogenie (4 A., S. 175) zieht Häckel aus der Gastraeatheorie den Schluss, dass die primären Keimblätter „überall als gleichbedeutend oder ‚homolog'" zu betrachten seien. Nun ist aber doch wohl „gleichbedeutend" dem Sinne nach nicht identisch mit homolog, sondern es ist identisch mit analog. Wir sehen also, dass die Gastraeatheorie am Ende nichts weiter besagt, als was von Anfang an feststand, dass nämlich die Keimblätter gleichbedeutend, d. i. analog, seien; wenn Häckel dafür das Wort „homolog" setzt, ein Ausdruck, der sonst die Gleichheit der Lage zu bezeichnen pflegte, so ist das eine Sache für sich, es ist nur ein Sprachgebrauch. —

In dem richtigen Gefühl, dass die Homologie und die Analogie der Keimblätter unvereinbar seien, gaben die Brüder *Hertwig* die Analogie preis, um lediglich eine Homologie der Keimblätter gelten zu lassen. Sie brachen auf diese Weise vollständig mit der historischen Tradition, wonach die Analogie das Fundament der Keimblattlehre war. Aber weit entfernt, sich dieses Umstandes bewusst zu sein, glaubten sie vielmehr mit dem älteren Keimblattbegriffe pactieren zu können, und so kam es, dass ihr Reformversuch in den ersten Anfängen stecken blieb. Die Hertwig'sche Auffassung will nur eine Variante der Häckel'schen sein, auf deren Grundlagen sie weiterbaut. Auch die Brüder Hertwig halten die Homologie der primären Keimblätter für bewiesen durch die Homologie der Gastrula, während die Gastrula doch nichts Anderes ist als eine ideelle Kombination zweier analoger Keimschichten. Für die primären Keimblätter bleibt also das Prinzip der Analogie ganz unangetastet, es bleibt nach wie vor die alleinige Basis der Homologie; so dass die Homologie der primären Keimblätter hier, wie bei Häckel, eigentlich nur auf dem Papier steht.

Immerhin ist durch die Brüder Hertwig eine neue Bahn der entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung wenigstens angedeutet worden.

1) Beitrag zur Keimblätterlehre und Entwicklungsmechanik der Ascidienknospung. Anat. Anz., Bd. X (1894/95), S. 223.

Zum ersten Mal war der Versuch gemacht worden, die Frage der Homologie für sich allein zu erörtern. Wurde der Versuch auch nicht durchgeführt, so war doch die Tendenz wichtig.

Dieser Tendenz wird man in Zukunft wohl oder übel folgen müssen, da sich die Wissenschaft auf die Dauer unmöglich mit einem Dogma begnügen kann.

Will man aber die Frage nach der Homologie der Keimschichten an der Wurzel fassen, so wird man sie vor Allem von der Frage nach der Homologie der Keimblätter zu scheiden haben. Denn etwas Anderes ist das Keimblatt und etwas Anderes die Keimschicht. Mit dem Begriff des Keimblattes ist untrennbar der Begriff der Analogie verknüpft, und dieser hat mit der Frage nach der bloßen Homologie durchaus nichts zu thun. Es soll sich nicht darum handeln, ob gewisse physiologisch gleichwertige Organkomplexe homolog sind, sondern einfach darum, welche Teile des Keimes ohne Rücksicht auf ihre funktionelle Bedeutung homolog sind; so dass immer die Frage zu beantworten wäre, ob die homologen Teile auch wirklich Keimblätter sind, und wenn sie es sind, ob sie auch gleichnamige Keimblätter sind. Denn da von der Analogie der Schichten in diesem Falle ganz abzusehen ist, so wäre es theoretisch sehr wohl möglich, das eine Keimblatt dem anderen homolog zu setzen. Es könnte das Entoderm dem Mesoderm oder das Ektoderm dem Entoderm homolog sein. So befremdlich das klingt, so liegt doch etwas Aehnliches bei den Bryozoen vor, wo die dem Entoderm der Cölenteraten homologe Keimschicht gänzlich zu Grunde geht, das definitive Entoderm aber von dem äußeren Blatte der primären Gastrula gebildet wird. Hier findet also in Wirklichkeit eine „Hypergastrulation" statt, die der Gastrulation der Cölenteraten entwicklungsgeschichtlich nicht gleichsteht, sondern eine Gastrulation zweiter Instanz repräsentiert. Das funktionierende Entoderm der Bryozoen, d. h. die resorbierende Darmschicht, geht aus einer dem Ektoderm der Cölenteraten homologen Keimschicht hervor, das Entoderm der Cölenteraten aber fehlt. Höchstens könnte man diesem das mesodermale Blatt der Bryozoen homolog setzen, indem man dasselbe als einen Rest des durch primäre Gastrulation entstandenen inneren Blattes auffasste. —

Vielleicht wäre es vorteilhaft, wenn man die homologen Keimschichten zum Unterschiede von den analogen Keimblättern mit besonderen Namen bezeichnen wollte. Auf diese Weise würde der fortwährenden Vertauschung der beiden Begriffe ein Ziel gesetzt werden, so weit das durch äußere Mittel überhaupt möglich ist. Da jedoch in einer Zeit, wo Jeder für seinen terminologischen Hausbedarf selber sorgt, keine Hoffnung besteht, dass man sich über die Ausdrücke einigen werde, so würden Vorschläge einstweilen nutzlos sein. Das aber kann verlangt werden, dass die Autoren, welche entwicklungs-

geschichtliche Gegenstände behandeln, in ihrer Auffassung der Keimblätter, es sei nun die morphologische oder die physiologische, sich selbst treu bleiben. Denn die Art, wie man gegenwärtig, um sich im Fahrwasser der Gasträatheorie halten zu können, zwischen dem Begriffe der Analogie und der Homologie, zwischen der physiologischen und der morphologischen Auffassung der Keimblätter hin und her kreuzt, kann nur dem gerechtfertigt erscheinen, dem die Gasträatheorie Selbstzweck ist.

8. Februar 1895.

Tierwelt der hochalpinen Seen.

Von Dr. phil. **Othmar Emil Imhof.**

Die Kenntnisse über die Fauna der hochalpinen Seen haben wieder eine ansehnliche Bereicherung erfahren durch die neueste Abhandlung von

F. Zschokke: Die Fauna hochgelegener Gebirgsseen[1]).

In hervorragendem Maße fördert dieser Beitrag das Wissen über das Tierleben in den höchstgelegenen Seen der Alpen und reift die Frage nach den höchsten Grenzen der Tierwelt der Gewässer und nach den Gesetzen, welche die vertikale Tierverteilung bedingen.

Noch nie, schreibt der Autor dieser Arbeit, ist die Frage nach der oberen Grenze tierischen Lebens im Süßwasser zusammenhängend und auf breiter Basis behandelt worden.

Der Beitrag besteht aus zwei Teilen: I. Frühere Beobachtungen
II. Eigene Untersuchungen.

I. Teil. a. Alpen. Die Einleitung zu diesem Abschnitt enthält eine kurze Darlegung der Beobachtungen von: Heer, Vogt, Perty, Ehrenberg, Am Stein, Lutz, Haller, Brun, Weber, Favre, Killias, Fatio, Fischer, Calloni, Moniez, Heuscher, Imhof über diese Fauna der Schweizer-Alpen und von Dalla Torre und Blanchard anderer Gebiete. Die folgenden Seiten enthalten die Besprechung der Vorkommnisse der verschiedenen Tiergruppen, gefolgt von einer Tabelle (I): Verzeichnis der von früheren Autoren in der subnivalen und nivalen Region (über 2300 m) gefundenen Alpenseebewohner. Ich gebe dieses Verzeichnis der Species in systematischer Uebersicht wieder.

Tabelle I.

Protozoa.	*Sarcodina.*	*Rhizopoda.*	
		Testacea:	*Difflugia proteus* Prt., *acuminata* Ehb., *pyriformis* Prt., *Cyphoderia ampulla* Ehb.
	Mastigophora.	*Flagellata*:	*Dinobryon sertularia alpinum* Imh., *Anisonema grande* Ehb.
		Dinoflagellata:	*Ceratium hirundinella* O. F. Mll.
	Ciliata.	*Holotricha*:	*Colpoda cucullus* Ehb.
		Hypotricha:	*Coccudina crystallina* Prt., *Glaucoma scintillans* Ehb.

1) Verhandl. nat. Ges. Basel, Bd. XI, Heft 1, 1895.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: 15

Autor(en)/Author(s): Braem Fritz

Artikel/Article: Was ist ein Keimblatt? 491-506