

halten haben mussten. — Einen ähnlichen Fall erlebte ich später mit *Gloriosa superba*; ich erhielt, als ich von Desterro hierher zurückgekehrt war, von meinem Freunde Dr. Blumenau eine Knolle dieser Pflanze und pflanzte sie an einen *Posoqueria*-Stamm, wo sie im ersten Jahre einen kräftigen Stengel trieb, ohne zu blühen. Das Land um die *Posoqueria* vergraste inzwischen, die *Gloriosa* kam im nächsten Jahre nicht wieder. Etwa 8 Jahre später — die *Posoqueria* war längst abgehauen — legte meine Frau an dieser Stelle einen Gemüsegarten an, das Unkraut wurde ausgerissen, der Boden für Luft und Licht zugänglich gemacht, und zwischen den Kohlköpfen kam auf einmal nach 7—8jähriger Ruhe ein kräftiger und reichlich blühender *Gloriosa*-Schoss hervor. — Im Schatten des Waldes werden hier in sehr geringer Tiefe Wärme und Feuchtigkeit des Bodens nur sehr langsam und innerhalb ziemlich enger Grenzen wechseln, und es scheint, dass unter so gleichförmigen Bedingungen viele Samen unglaublich lange liegen können, ohne ihre Keimkraft zu verlieren. Nach dem Fällen des Urwaldes bedeckt sich bald der Boden mit jungen Pflanzen, nach denen man ringsum vergeblich sich umsieht; ich entsinne mich z. B. eines solchen von mir gefällten Urwaldstückes, auf dem in zahlloser Menge *Schizolobium* aufkeimte, dessen Samen auch der stärkste Wind kaum über hundert Schritt weit fortführen kann, und der nach Beschaffenheit des Waldes hier seit Menschengedenken kaum gestanden haben konnte“.

F. Ludwig (Greiz).

Die Urform der Heteroplastiden.

Von Prof. W. Salensky in Odessa.

Zur Entscheidung der Frage über Entstehung des einfachsten heteroplastiden Organismus — also einer Stammform der Metazoen — wurden bekanntlich mehrere Hypothesen aufgestellt. Zu diesen gehören namentlich die *Gastraea*-Theorie von Hæckel, *Planula*-Theorie von Ray-Lancker, *Parenchymula*- resp. *Phagocytella*-Theorie von Meeznikoff und *Plakula*-Theorie von Bütschli. Durch diese verschiedenen Namen: *Gastraea*, *Planula*, *Parenchymula* und *Plakula* bezeichnet man eine Urform der Metazoen, welche je nach den verschiedenen Ansichten der Begründer dieser Theorien in verschiedener Weise entstehen und verschieden gebaut sein sollte. Im vorliegenden kurzen Aufsätze lassen sich indess diese verschiedenen Theorien nicht näher besprechen, und ich behalte mir solches bis auf weiteres vor. Die meisten von diesen Hypothesen stimmen darin überein, dass sie für den Ausgangspunkt eines primitiven heteroplastiden Organismus eine homoplastide Kolonie annehmen. Dieses Prinzip ist entschieden das glücklichste, und lässt man sich davon leiten, so

findet man eben in der Entwicklungsgeschichte der kolonialen Flagellaten eine Reihe Anknüpfungspunkte an die Entwicklung der Metazoen, welche die Kluft zwischen homoplastiden Protozoen und den mehrzelligen, heteroplastiden Metazoen am besten auszufüllen versprechen. Der Zweck dieses Aufsatzes ist nun, diese Entwicklungserscheinungen ins rechte Licht zu rücken und darauf fußend die Grundform der Heteroplastiden resp. Metazoen zu ermitteln.

Es ist grade in der letzten Zeit und namentlich von seiten Götte's¹⁾ ein Versuch gemacht worden, die Fortpflanzungserscheinungen der Volvocinen mit den ersten Entwicklungsvorgängen der Metazoen näher in Einklang zu bringen. Die Grundsätze der Götte'schen Ansicht sind deutlich in seinen folgenden drei Thesen ausgesprochen: 1) „Die ältesten polyplastiden Vorfahren der Schwämme sind wahrscheinlich blasenförmige, mit Geißeln bedeckte Homoplastiden gewesen.“ 2) „Die homoplastiden Vorfahren der Schwämme verwandeln sich dadurch, dass ihre ins Innere eingewanderten Keimzellen ihre Entwicklung verzögerten, in einfachste Heteroplastiden mit einem äußern Geißel-epithel (Ektoderm) und einer innern unreifen Keimmasse, welche sich weiterhin in verschiedene Gewebszellen mit der bloßen Fähigkeit zur Keimbildung sondert (Entoderm)“ und 3) „alle uns bekannten Polyplastiden (Heteroplastiden) lassen sich auf eine gemeinsame Stammform vom Bau einer Sterrogastrula mit einem geißeltragenden Ektoderm und einem parenchymatösen, aus Keimzellen hervorgegangenen Entoderm zurückführen, welche demnach dem sekundären Strahltypus angehörte.“ Die Ansicht Götte's stimmt am meisten mit der Meeznikoff'schen Phagocytella-Theorie überein. Beiden Ansichten nach soll die Verwandlung einer homoplastiden Kolonie in einen heteroplastiden Organismus durch die Einwanderung der Zellen ins Innere der Kolonie stattfinden. Die ursprüngliche Bedeutung dieser Wanderzellen ist dennoch nach den beiderlei Ansichten eine grundverschiedene. Während Meeznikoff in ihnen von vorn herein die „Nährzellen“ sehen will, sollen sie nach der Ansicht Götte's den *Volvox* analog — ursprünglich die Keimzellen bilden, welche erst später in die „Nährzellen“ resp. Entoderm sich verwandeln. Diese Korrektur der Meeznikoff'schen Phagocytella-Theorie vermag die Einwürfe nicht zu widerlegen, die von seiten Bütschli's²⁾ ihr entgegengestellt werden. Nimmt man die Einwanderung der Zellen einer Flagellaten-Kolonie — seien es Keimzellen oder einfache amöboide Zellen — aus der Blasenwand in eine geschlossene Höhle an, so bleiben die Motive ihrer Verwandlung in die Nährzellen vollständig unklar, denn es scheint mir, in Uebereinstimmung mit der Ansicht Bütschli's, dass die Verwandlung der Keimzellen in die Nährzellen ohne gleichzeitige

1) Götte, Abhandl. zur Entwickl. der Tiere. 3. Heft.

2) Bütschli, Bemerkungen zur Gastraea-Theorie (Morphol. Jahrb. Bd. 9)

Bildung der Mundöffnung genau in derselben Weise unvorteilhaft gewesen sein kann, wie die Einwanderung der amöboiden Zellen.

Die Hauptidee der Götte'schen Auffassung, die Entstehung des Entoderms aus den Keimzellen, erscheint mir um so mehr plausibel, als ich selbst unabhängig von Götte und vor dem Erscheinen seines Werkes genau zu derselben Anschauung gekommen bin. Ich bestrebe mich aber, die Verwandlung der Keimzellen in Nährzellen mir so vorzustellen, dass dieselbe als natürliche Folge der vorteilhaften Abänderungen der primitiven homoplastiden Kolonie auftrete. Diese Aufgabe löst sich am besten, führt man nur eine möglichst genaue Analogie zwischen den ersten Entwicklungsstadien der Metazoen und denen der kolonialen Flagellaten und zwar vorzugsweise *Volvocinen* durch. Es können dabei mehrere Fragen entschieden werden, die meistens noch sehr wenig berührt worden, deren Wichtigkeit aber für die genealogische Beurteilung der Metazoen außer Zweifel steht, und deren Entscheidung, meiner Meinung nach, sich durchaus der Mühe verlohnt. Ich stelle nur einige derselben auf: Wie kommt in der Entwicklung der Metazoen der Blastopor zu stande? Wie lässt sich dessen Schließung erklären? Wie kann man die durch Delamination und Invagination entstandenen Darmhöhlen, von denen erstere aus Blastocöl, die zweite als eine Neubildung von außen sich einstülpt, in Zusammenhang bringen? Eine Beantwortung dieser Fragen, welche man in den bisherigen Theorien nicht findet, kann indess gegeben werden, wenn wir unserer polyplastiden homoplastischen Urform der Metazoen dieselben Entwicklungserscheinungen zuschreiben, durch welche die noch jetzt lebenden *Volvox* sich auszeichnen.

Nehmen wir an, dass die Urform der Heteroplastiden eine blasenförmige homoplastide Flagellaten-Kolonie darstelle, welche nach Art des *Volvox* sich entwickelte und zunächst das Stadium einer plattenförmigen Kolonie (Gonium-Stadium) durchlief. Dieselbe krümmte sich blasenförmig ein und verwandelte sich in eine kugelförmige Kolonie, welche im stande gewesen, nach Art des *Volvox* durch ungeschlechtliche Keimzellen — Parthenogonidien — sich fortzupflanzen. Einer solchen hypothetischen Urform müssen wir indess demnach eine vegetative Ernährungsweise versagen: die Zooiden derselben sollten sich durch eine amöboidenartige, indifferente und, man muss sagen, primitive Ernährungsart auszeichnen. Diese Vorstellung ist um so mehr plausibel, als man 1) unter den gegenwärtig lebenden kolonialen Flagellaten z. B. bei *Protospongia* solche Ernährungsart in der That antrifft und 2) als man sich leichter vorstellen muss, dass die vegetative Ernährungsart aus der amöboiden entstände und nicht umgekehrt. Die Fortpflanzung unserer hypothetischen Form konnte ebenfalls derjenigen des *Volvox* analog werden; die Parthenogonidien bilden sich aus den Zooiden und dringen in die Höhle der Blase — Keimhöhle oder Genitocöl, wie man dieselbe bezeichnen könnte — hinein. Das

Reifen derselben ging erst nach der Schließung der Blase vor sich, da eben die Schließung dann erst Sinn hat, wenn wir annehmen, dass dieselbe zum Schutz der in der Höhle sich entwickelnden Brut sich vollzieht.

Die Verwandlung einer solchen, nur aus Keim- und lokomotorisch-nutritiven Zellen bestehenden Flagellaten-Kolonie in eine Gastrula kann man sich ebenfalls aufgrund der bekannten Fortpflanzungserscheinungen des *Volvox* leicht vorstellen. Es muss dabei nur angenommen werden, dass einige jetzt als individuelle Abänderungen der Entwicklung des *Volvox* auftretende Erscheinungen in der Ontogenie der Urform ebenfalls Platz hatten und in der weitem Entwicklung der letztern als vorteilhaft benutzt werden konnten. Aus den Untersuchungen Bütschli's und Kirchner's weiß man, dass die Schließung der Blase bei den Tochterkolonien des *Volvox* sowie die Entstehung der Parthenogonidien bei denselben nicht immer in eine und dieselbe Entwicklungsperiode fällt. Bütschli¹⁾ sagt darüber: „Die untere Oeffnung der Kugel erhält sich jedoch bis zum Ende der Entwicklung und schließt sich erst kurz vor der Bildung der Cilien; ja bei der Entwicklung des *Volvox* aus dem Ei sah Kirchner zuweilen die Oeffnung noch an jungen frei gewordenen Individuen nicht gänzlich geschlossen“ . . . und weiter: „Schon zuvor (vor der Befreiung der Tochterkolonie) haben sich die Parthenogonidien differenziert, indem gewisse Zellen stark hervorzusprossen. Es lassen sich dieselben daher schon vor der Geburt deutlich erkennen.“ Denken wir uns, dass bei der volvoxähnlichen Urform der Metazoen einige Tochterkolonien in Form von ungeschlossenen Blasen mit den angelegten, noch nicht scharf differenzierten amöboiden Parthenogonidien aus der Mutterkolonie herauswanderten. Natürlich werden solche Kolonien in anderer Art Bedingungen für die Ernährung stellen, als diejenigen, welche in Form einer geschlossenen Blase aus der Mutterblase herausschlüpfen. Man kann auch leicht ersehen, dass diese Abänderung für die Ernährung der Kolonie eine sehr vorteilhafte sein könnte. Die Keimzellen, welche sich noch nicht in Ruhezustand versetzt haben, sind selbständiger Nahrungsaufnahme fähig, stehen mit der Außenwelt mittels einer Höhle, in der sie liegen, in stetem Kontakt und sind im stande, die allerverschiedensten Nahrungsstoffe, welche in die Keimhöhle dringen, zu fressen. Infolge dessen werden die Kräfte der äußern Zellschicht, der lokomotorisch-nutritiven Zellen erspart, und die letztern können sich besser in ihrer Funktion spezialisieren, als es bei ihren geschlossenen Vorfahrenformen der Fall gewesen. Andererseits, infolge der bessern Ernährungsbedingungen der Keimzellen, muss auch ihre Fortpflanzungsthätigkeit in nicht unbedeutender Weise steigen, was selbstverständlich für das Fortbestehen der Kolonie sowohl wie für Erhaltung der Species sehr vorteilhaft wird.

1) Bütschli, Protozoa; in Klass. u. Ordn. des Tierreichs. S. 777.

Anstatt einer beschränkten Zahl der Keimzellen, wie wir dieselbe bei dem jetzt lebenden *Volvox* antreffen, soll ihre Quantität eine viel größere sein und proportionell der Nahrungsmenge sowie der Dauer des geöffneten Stadiums sich vermehren. Soweit aber alle Keimzellen nur als solche funktionieren und die Entwicklung der Tochterkolonien im Innern der mütterlichen sich ereignet, sollte die Anzahl des neuen Koloniebestandes durch den Raum der Blase, das Genitocöl, bestimmt werden. Da aber die Zahl der Keimzellen infolge ihrer bessern Ernährungsbedingungen bedeutend gestiegen ist, kann nur ein Teil derselben in Tochterblasen sich verwandeln; die übrigen Zellen, welche nach dem Schließen der Blase sich in Tochterblasen nicht verwandelten, verharren in ihrem amöboiden Zustand, bis sie wieder in günstigere Bedingungen für ihre Ernährung gelangen. Solche Bedingungen können erst nach dem Ausschlüpfen der Tochterblasen wiederkehren. Die Schließung der Blase bleibt für die Kolonie vorteilhaft bis zur Zeit, wo innerhalb derselben die Entwicklung der jungen Brut vor sich geht. Ist dieselbe ausgewandert, so sind in der Mutterblase alle Bedingungen da, um fortan offen zu stehen. Im Innern der Mutterblase sind einige Zellen geblieben, welche in der geschlossenen Blase funktionslos geblieben, in einer offenen hingegen ihre Lebensfähigkeit in vollständiger Weise entfalten können. Es ist also für die Kolonie vorteilhafter, nach Ausschlüpfen der Brut weiter offen zu bleiben, da sie in diesem Zustande nicht nur ihr eignes Dasein dauernd zu erhalten, sondern auch neue Generationen der Tochterblasen zu erzeugen vermag.

Aus den eben erörterten kleinen Abänderungen der Entwicklungsgeschichte einer volvoxähnlichen Flagellatenkolonie kommen wir allmählich zu einer vollständigen Aenderung ihres Baues wie ihrer Entwicklung. Letztere umfasst nun drei Zustände, von denen zwei offene und der dritte ein geschlossener sind. Die Keimzellen werden in zweierlei Zellen differenziert: die echten Keimzellen und die Nährzellen, zusammen eine Schicht bildend, welche wir als Phagogenitoblast bezeichnen können.

Infolge des Vorteils, welchen die eben beschriebenen Abänderungen der Entwicklung für das individuelle Leben sowie für die Erhaltung der Art bieten, ließe sich vermuten, dass dieselben in einer Reihe von Generationen sich dürften vererbt haben. Diejenigen Kolonien, welche in Form einer geöffneten Blase ausschlüpfen, erwiesen sich auch im Kampf ums Dasein weit stärker als die geschlossenen, vor denen sie den Vorzug besserer Ernährung und günstigerer Fortpflanzung besaßen. Da nämlich der Zustand einer geöffneten Blase eine wichtige Lebensperiode darstellte, müsste derselbe eine von mal zu mal anhaltendere sein. Ja wir dürfen annehmen, dass am Ende einer Reihe von Generationen die so angepassten Kolonien den größten Teil ihres Lebens im Zustande einer geöffneten Blase bleiben müssten

und erst zur Zeit der Fortpflanzungsperiode sich schlössen. Daraufhin tritt das geöffnete Stadium im Leben einer solchen Kolonie in den Vordergrund, während ihr geschlossener Zustand nur als eine Art von Brutzustand erscheint. Als Endresultat der eben auseinandergesetzten hypothetischen Abänderungen einer volvoxähnlichen Kolonie tritt nun eine einfachste Heteroplastide, zweischichtige gastrulaähnliche Urform der Metazoen auf, die aber von der Gastrula im Sinne Häckel's sich dadurch unterscheidet, dass ihre innere Schicht nicht ausschließlich aus Nährzellen, sondern aus diesen und Keimzellen besteht. Man könnte diese Gastrula mit dem Namen „Genitogastrula“ bezeichnen. Außer den eben hervorgehobenen anatomischen Unterschieden zeichnet sie sich auch durch ihre Entwicklungsgeschichte sowie dadurch aus, dass sie in einer gewissen Periode ihres Lebens (Fortpflanzungsperiode) eine geschlossene Blase darstellen soll. Die Häute und Höhlen dieser Urform will ich ihrer Funktion entsprechend darum auch anders bezeichnen, als dies seitens Häckel's geschehen. Die untere Schicht kann als Phagogenitoblast, die von ihm begrenzte Höhle, die ursprüngliche Höhle der volvoxähnlichen Kolonie, als Phagogenitocöl, die obere Schicht als Kynoblast bezeichnet werden. Für den Blastoporus kann sein Name beibehalten werden.

Indem ich nun zur Beurteilung der Stadien der Keimblätterbildung der Metazoen vom Standpunkte der eben erörterten Ansicht übergehe, will ich dabei hauptsächlich die oben aufgestellten Fragen ins Auge fassen.

Die Entwicklungsstadien der Keimblätter der meisten Metazoen scheinen, wie es von vorn herein zu vermuten war, durch cönogene-tische Erscheinungen mehr oder minder verdunkelt. Die Cönogenesis äußert sich hauptsächlich entweder in einer Beschleunigung oder in einer Verzögerung der Differenzierungsvorgänge der Keimblätter, was auch nichts Erstaunliches an sich hat, behält man im Auge, dass 1) die ähnlichen Entwicklungsprozesse selbst bei den Volvocinen (Bildung der Keimzellen) einige Unregelmäßigkeiten in der Zeit ihres Auftretens aufweisen, und 2) dass man oft in den übrigen Entwicklungsstadien der Metazoen bedeutende Abkürzungen beobachtet. Trotzdem stimmt das Wesentlichste in den Bildungsprozessen der Keimblätter der Metazoen mit den Entwicklungsvorgängen des *Volvox* so überein, nämlich, dass man die erstern als eine Kopie der letztern betrachten und sie von diesem Standpunkte aus am besten erklären kann. Die Umwachsung der Makromeren durch Mikromeren — die sogenannte Epibolie — sowie die Invagination, welche letztere von der erstern sich nicht wesentlich unterscheidet, erhalten eine weit bessere Erklärung, wenn man sie mit der Zusammenkrümmung des plattenförmigen Goniumstadiums der Volvocinen vergleicht, als wenn man sie mit Hilfe irgend einer andern hypothetischen Vorstellung zu

erklären versucht. Sie erscheinen dann als natürliche Folgen von Vererbung derjenigen Vorgänge, welche die Entwicklung der Vorfahren der Metazoen bekunden. Die Deutung und Phylogenie des Blastoporus, sowie dessen bisher vollkommen unaufgeklärte Natur werden ebenfalls laut eben erwähnter Vergleichungsmethode zu bestimmen sein. Ganz ebenso verhält es sich mit der Frage über die Ursachen der Blastoporsehließung.

Die neuere Embryologie beschäftigt sich umständlich mit der Blastoporfrage. Die Form des Blastopors, Beziehungen seiner Axe zu den Axen des Embryonalkörpers, das weitere Schicksal desselben, seine Verwandlung in die definitive Mund- resp. Afteröffnung, sind eben Fragen, über welche grade in letzterer Zeit vielfach diskutiert worden. Die Ursachen der Blastoporsehließung wurden bis jetzt so gut wie gar nicht berücksichtigt. Woher finden wir das Blastopor bei denjenigen Entwicklungsformen, welche zu der epibolischen oder endobolischen Gastrula führen, und vermissen es im Gegenteil bei den Delaminations- resp. Immigrationsformen (Planula und Phagocytella) der übrigen Metazoen, woselbst die definitive Mundöffnung sich auf einmal bildet? Hat der Blastopor ehemals bei Vorfahren der Metazoen als Mund funktioniert, warum muss er bei den jetzt lebenden Metazoen sich schließen, um durch eine andere Oeffnung (Mund oder Anus), welche manchmal sogar an Stelle des geschlossenen Blastopors sich bildet, ersetzt zu werden? Man findet keine Gründe, um diese bei den Metazoen so allgemein verbreitete Erscheinung von dem physiologischen Standpunkte zu erklären; im Gegenteil trifft man sie in der Genealogie der Metazoen an, wenn man namentlich annimmt, dass die Epibolie und Endobolie der Metazoen der Zusammenkrümmung des Goniumstadiums des *Volvox* entsprechen. Steht man auf dem Prinzip solcher Homologie fest, so bedarf es keiner weiteren Erörterung, um die Ueberzeugung zu gewinnen: 1) dass das Blastopor der Oeffnung der jungen, ungeschlossenen *Volvox*kolonie homolog ist und 2) dass die Blastoporsehließung nichts Anderes als die genealogische Folge der Schließung der *Volvox*öffnung darstellt.

Die oben auseinandergesetzten Entwicklungsvorgänge der hypothetischen Urform der Heteroplastiden veranlassen uns, nicht nur die Bildung, Homologie und Schließung des Blastopors phylogenetisch zu erklären, sondern auch die Phylogenie der später auftretenden Mund- resp. Afteröffnung uns vorzustellen. Oben haben wir namentlich gesehen, dass nach der Schließung der primitiven Oeffnung bei der *volvox*ähnlichen Urform der Metazoen eine andere, zur Ausführung der jungen Brut dienende Oeffnung sich herausbilden sollte. Bei dem noch jetzt lebenden *Volvox* geschieht der Austritt der jungen Tochterkolonien durch eine Oeffnung, welche nach Will sogar immer auf einer bestimmten Stelle der Blase auftritt. Man sieht daraus, dass die Annahme einer solchen Oeffnung bei den *volvox*ähnlichen Vorfahren der

Metazoen in keinem Widerspruch mit den Lebensverhältnissen des gegenwärtig existierenden *Volvox* steht. Oben habe ich ebenfalls hervorgehoben, dass diese Oeffnung außer den andern Funktionen auch die Rolle eines Mundes spielen sollte, vorausgesetzt, dass in der Höhle der volvoxähnlichen Vorfahren noch die amöboiden Nährzellen zurückgeblieben sind. Vergleicht man die Bildungsverhältnisse dieser Oeffnung mit denen der Mundöffnung der Metazoen, so tritt die Homologie zwischen beiden unverkennbar hervor. Dieselbe lässt sich am besten aus der Aufeinanderfolge der Bildung beiderlei Oeffnungen erkennen, welche letztere in folgender Weise dargestellt werden kann:

Volvox und wahrscheinlich volvox-ähnliche Vorfahren der Metazoen:

Metazoen:

- | | |
|---|--|
| 1. Primitive Oeffnung des zusammengekrümmten Gonium-Stadiums. | 1. Blastopor. |
| 2. Schließung dieser Oeffnung. | 2. Schließung des Blastopors. |
| 3. Bildung der sekundären (genitalen) Oeffnung. | 3. Bildung der definitiven Mund- resp. Afteröffnung. |

Daraus können wir den Schluss ziehen, dass die definitive Mund- resp. Afteröffnung der Metazoen als homolog der sekundären (genitalen) Oeffnung der volvoxähnlichen Vorfahren der Metazoen zu betrachten ist.

Wir kommen nun zu der Frage: woher bei den Delaminations- resp. Imigrationsformen der Entwicklung des Entoderms der definitive Mund ohne vorhergegangenen Blastopor sich bildet? Um diese Frage zu entscheiden, müssen wir verschiedene Blastulaformen der Metazoen mit einander vergleichen. Trotzdem dass dieselben auf den ersten Blick eine ziemliche Uebereinstimmung zeigen, bieten sie bei genauer Vergleichung bedeutende Unterschiede dar. Wenn wir eine Delaminationsblastula mit irgend einer durch Epibolie oder Endobolie in die Gastrula sich verwandelnden Blastula vergleichen und die spätern Differenzierungsvorgänge derselben weiter verfolgen, so erweisen sich die beiden Blastulaformen trotz aller Aehnlichkeit dennoch nicht vollkommen homolog. Die Wand der Delaminationsblastula besteht aus gleichartigen Zellen; die Blastula ist homoplastid und verwandelt sich in eine heteroplastide Form durch Teilung oder durch Einwanderung ihrer Zellen ins Innere der Höhle, wobei letztere, welche man auch hier schlechthin als Blastocöl bezeichnet, späterhin zur Nahrungshöhle wird. Anders verhält es sich mit den sogenannten Amphi- und Archiblastulae, welche durch Umwachsung resp. Invagination in die Gastrula sich verwandeln. Dort muss man von vorn herein in der Blastulawand ein Vorhandensein von zweierlei Zellenarten — den ektodermalen und entodermalen — annehmen. Die Blastulahöhle resp. das Blastocöl verwandelt sich bei keiner von diesen Formen in die Darmhöhle

und wird später mehr oder weniger verdrängt. Es geht also die Bildung der Darmhöhle in beiden Fällen in zwei vollkommen verschiedenen Weisen vor sich. Bei einigen Tieren (mit der Delaminationsblastula) entsteht dieselbe aus dem Blastocöl, bei den meisten andern weist dieselbe eine Neubildung auf. Will man die beiden so kontrovers aussehenden Thatsachen zu erklären und die Homologie der Darmhöhlen zu bestimmen versuchen, so kann man aus den oben angeführten Entwicklungsformen derselben zweierlei Schlüsse ziehen: entweder sind die Darmhöhlen der Delamination und Invaginationsformen nicht homolog, da sie in verschiedener Weise entstehen, oder es muss die Homologie zwischen den Blastocöl beiderlei Blastulae (Delaminations- und Invaginationsblastula) bezweifelt werden. Eine Wahl zwischen den beiden Schlüssen wird nicht schwierig. Und namentlich fällt es leichter sich vorzustellen, dass die beiden Blastocöle verschiedenen Ursprungs und nicht homolog sind, als einen solchen Schluss inbezug auf die Darmhöhlen zu ziehen. Dieser Schluss ist um so mehr gerechtfertigt, als man bei weiterer Entwicklung der Delaminationsblastulae ebenfalls zwei Höhlen unterscheidet, von denen die eine die Darmhöhle bildet, die andere dem Blastocöl entspricht. Letztere wird späterhin von Gallertsubstanz angefüllt. Bei den epibolischen und endobolischen Blastulae ist die Aufeinanderfolge beider Höhlen eine ganz umgekehrte, indem hier das Blastocöl früher, bei den Delaminationsblastulae später als die Urdarmhöhle sich bildet. Die eben erörterten Abweichungen der Blastulaformen können zum Unterscheiden von zweierlei Gruppen der Blastulae dienen: a) solche, bei denen das Entoderm durch Delamination oder Immigration der Zellen entsteht. Wir dürfen dieselben mit dem Namen Schizoblastulae bezeichnen, und zwar kann die Delaminationsblastula den Namen der Gruppe behalten, während die Immigrationsblastula als Poreioblastula genannt wird, und b) solche, bei denen das Blastocöl und das Entoderm vor der Schließung der Blase entsteht und entweder invaginiert oder umwachsen wird. Dieselben lassen sich *Gastroblastulae* benennen. Es bleibt uns nun übrig, die Beziehungen dieser beiden Gruppen an der Urform näher zu bestimmen.

Wie ich oben bereits bemerkt, sind die beiden Blastulaformen mehr oder weniger eönogenetisch verändert, und die Cönogenese derselben kann entweder zu einer Verzögerung oder zu einer Beschleunigung der Differenzierung der Entodermzellen zurückgeführt werden.

Die Schizoblastulae stellen bekanntlich eine homoplastide Blase dar, welche durch Einwanderung der Zellen ins Innere der Blase zur heteroplastiden wird. Da dieselben schon vor der Entodermbildung als geschlossene Blasen auftreten, so kann bei ihnen vom Blastopor kaum die Rede sein. Die Mündung, welche sich später bildet, ist die definitive Mund-Afteröffnung. Die Höhle der Blastula

ist derjenigen der volvoxähnlichen kolonialen Flagellaten homolog, sie stellt das Phagogenocöl dar, welches sich später zur Darmhöhle verwandelt. Aus allem, was wir über die weitem Entwicklungsvorgänge der Schizoblastulae kennen, geht hervor, dass die Wand der Schizoblastulae jener der homoplastiden Zellenwand der volvoxähnlichen Kolonie, die Höhle der Höhle derselben und die einwandernden Zellen den Parthenogonidien entsprechen. Hieraus folgert man, dass die Schizoblastulae demjenigen Fall der Entwicklungsgeschichte des *Volvox* entsprechen, bei welchem die Bildung der Parthenogoniden nach Schluss des Blastoporus sich vollzieht. Ob man in den Furchungsstadien derjenigen Tiere, welche das Schizoblastulastadium durchlaufen, den Rest vom Blastopor erkennen kann, ist zur Zeit schwer zu entscheiden. Bütschli will denselben in einem von Fol abgebildeten Stadium der Entwicklungsgeschichte der Geryoniden finden, Meeznikoff stellt das Vorkommen einer solchen Oeffnung in *Abrede*. Dieselbe kann vielleicht infolge der Cönogenese so weit verdeckt werden, dass sie bei den jetzt lebenden Formen nicht mehr aufzufinden ist. Jedenfalls weisen die eben erörterten Homologien der Schizoblastula und der geschlossenen Volvoxblase darauf hin, dass die Differenzierungsvorgänge bei dieser Blastulaform auf eine Verzögerung der Keimzellenbildung bei ihren Vorfahren zurückgeführt werden kann. Die Beziehungen der Schizoblastula resp. Delaminationsblastula zur Poreioblastula sind von Meeznikoff sehr genau bestimmt; die beiden sind auch einander so nahe verwandt, dass man sie mit vollem Rechte zu einer Gruppe verbinden und dieselbe der Gruppe der Gastroblastulae gegenüberstellen kann.

Obgleich die Formen der Gastroblastulae viel mannigfaltiger als diejenigen der Schizoblastulae sind, lassen sich dabei dennoch zweierlei Hauptformen und zwar: Amphiblastulae und Archiblastulae unterscheiden; die beiden andern von Häckel mit den Namen Periblastula und Discoblastula bezeichneten Formen können zu den ersten zurückgeführt werden. Wenn wir alle diese Formen mit einander und mit den Schizoblastulae vergleichen, so sehen wir, dass bei denselben eine frühzeitige Ausbildung des Blastocöls und des Entoderms als unverkennbare und charakteristische Merkmale im Gegensatz zur erst beschriebenen Gruppe auftreten. Bei allen Gastroblastulae bildet sich das Blastocöl viel früher als das Archenteron, erscheint entweder in Form einer schmalen Spalte (Amphiblastula) oder als eine geräumige Höhle zwischen Ekto- und Entoderm und wird später durch die wachsenden embryonalen Zellenelemente mehr oder weniger verdrängt. Die frühzeitige Differenzierung des Entoderms bietet ebenfalls ein wichtiges Merkmal der Gastroblastulae, welches das Verhältnis dieser Formen zur Urform am besten zu erklären vermag. Dieselbe ist bei der Amphiblastula weit bestimmter ausgesprochen, als bei der Archiblastula, woraufhin bei der erstern auch die weitere

Entwicklungserseheinung — als z. B. Umwachsung — viel leichter aus der Entwicklung der Urform abzuleiten ist, als bei der letztern.

Bei der Amphiblastula von Würmern und Mollusken, welche man als eine typische Amphiblastula betrachten kann, tritt die Differenzierung zwischen den Zellen schon in den ersten Furchungsstadien zutage. Die Epibolie ist aufgrund eben erörterter Motive als ein der Krümmung plattenförmiger Embryonen des *Volvox* analoger Prozess zu betrachten; die morphologische Deutung des Blastopors wurde bereits oben besprochen. Wir können also die Bildung der Amphiblastula resp. Amphigastrula im Wege einer beschleunigten Differenzierung der Urform erklären.

Man hat bereits vielfach die Bildung der Amphiblastulae mit der der Archiblastulae verglichen und war zu dem Schluss gekommen, dass die beiden Formen mit einander verwandt sind, und dass die Unterschiede zwischen Epibolie und Endobolie hauptsächlich durch die mechanischen Ursachen z. B. durch die Anhäufung des Nahrungsdotters im Innern der Entodermzellen erläutert werden können. Außer diesen unstreitig sehr wichtigen Ursachen muss man indess meiner Ansicht nach einige andere und zwar zunächst die Teilungsrichtung der Entodermzellen berücksichtigen. Es kommen namentlich einige Blastulaformen vor, bei denen die Entodermzellen an Nahrungsdotter sehr ergiebig sind und die nichtsdestoweniger sich einstülpen, z. B. die Blastula von Naticen (Bobretzky's Studien über die embryon. Entwickl. der Gastropoden im Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 13). Wenn wir die Teilung der Entodermzellen bei diesen Formen näher betrachten, so bemerken wir sofort, dass dieselbe stets Längsteilung ist, während bei den nächstverwandten Mollusken, welche sich in die Amphigastrula verwandeln, die Teilungsebenen in verschiedenen Richtungen vorkommen. Vergleichen wir nun diesen Fall mit der echten Archigastrula, so kommen wir zu der Ueberzeugung, dass bei diesen die Längsteilung der Entodermzellen als Regel auftritt. Diese oder jene Teilungsrichtung bedingt nun selbstverständlich die Verwandlung des Entoderms entweder in eine kompakte Masse, welche zur Einstülpung nicht fähig ist, oder ein blattförmiges Gebilde (wie bei der Archigastrula), die leicht invaginiert werden kann. Sobald die Invagination oder Umwachsung nur mechanisch modifizierte Varietäten eines und desselben Typus darstellen, so haben die Unterschiede zwischen der Amphi- und Archigastrula untergeordnete Bedeutung, und man kann die Bildung der Archigastrula ebenfalls im Wege beschleunigter Differenzierung aus der Urform Genitogastrula ableiten.

Schließlich lässt sich die eben erörterte Darstellung der Urform der Heteroplastiden resp. Metazoen sowohl wie das Verhalten derselben zu den Entwicklungsstadien der letztern in folgende Sätze auffassen:

- 1) Als Urform der Heteroplastiden kann man eine animalisch

sich ernährende volvoxähnliche, blasenförmige Flagellatenkolonie annehmen, welche nach Art des *Volvox* sich fortpflanzte und in ihrer Entwicklung einige individuelle Abweichungen, diesem entsprechend, aufwies.

2) Aus der blasenförmigen Urform entstand infolge frühzeitigen Ausschlüpfens in einer Reihe von Generationen eine Gastrulaform, deren Keimzellen teils zu Entoderm sich verwandelt haben, teils als Keimzellen verblieben, deren Genitocöl in ein Phagogenocöl übergegangen ist und welche mit einer Oeffnung versehen war — die Genitogastrula.

3) Die Darmhöhle der Metazoen ist der Bruthöhle (Genitoeöl) der Urform homolog. Das Blastoeöl der Metazoen stellt eine Neubildung dar, welche erst bei den Metazoen ihre vollkommene Entfaltung bekommen hat.

4) Das Blastopor ist der primitiven Oeffnung der Volvoxkolonie homolog. Seine Schließung ist nichts als Reminiszenz ans Schließen der Volvoxöffnung.

5) Verschiedene Blastulaformen sind einander nicht homolog. Schizoblastulae kommen der Urform am meisten nahe, Gastroblastulae sind aus der Urform infolge der Beschleunigung des Differenzierungsprozesses abzuleiten.

Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions (*Androctonus ornatus*).

Von **A. Kowalevsky** und **M. Schulgin** in Odessa.

Das Untersuchungsmaterial, welches uns zur Verfügung stand, stammte zum Teil aus Südfrankreich und Italien (Schulgin), zum andern Teil aus Turkestan und dem Kaukasus (Kowalevsky).

Anfangs Juni sind in der Umgebung von Baku bei den Skorpionen die Eier im vollsten Gange der Entwicklung zu finden. Das Gleiche gilt für italienische Skorpione. Bemerkenswert ist die Erscheinung, dass bei den trächtigen Weibchen, die einen Winter über in Gefangenschaft gehalten wurden, die Embryonen bis zum nächsten Frühjahr in dem gleichen Stadium der Entwicklung blieben. Die Männchen fingen schon im Winter an zu sterben, die meisten Weibchen erst am Anfange des Aprils, und zwar ohne die Embryonen zu gebären. Doch die italienischen Weibchen, welche stets an der Sonne gestanden hatten und in jungen Stadien der Embryonalentwicklung waren, haben eine große Menge Junge geboren.

1) Ausbildung der Keimblätter.

Das jüngste von uns beobachtete Stadium stellte ein Ei mit einem vollständig ausgebildeten Blastoderm dar, das auf einem Pole des

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1886-1887

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Salensky Wladimir

Artikel/Article: [Die Urform der Heteroplastiden 514-525](#)