

Bemerkungen zur Gastraeatheorie.

Von

O. Bütschli.

Mit Tafel XX.

In dem Kreis der entwicklungsgeschichtlichen und phylogenetischen Spekulationen über die Metazoen bildete bis jetzt eine Hauptschwierigkeit: die Erklärung der wahrscheinlichen Entstehung der primitiven zweiblättrigen Form. Damit schwankte natürlich auch die Vorstellung, welche man sich von der allgemeinen Morphologie dieser ersten zweiblättrigen Metazoenform machen durfte.

Die gewöhnlichste Ansicht, welche bekanntlich zuerst HAECKEL in eingehender Weise zu begründen versuchte, hält für diese Urform die sogenannte Gastrula oder, ins Phylogenetische übersetzt, die Gastraea. Dieser Anschauung konform ist auch die Vorstellung über die phylogenetische Entstehung dieser Gastraea, sie ging eben, wie dies ja ontogenetisch so häufig beobachtet wird, durch Invagination einer einschichtigen Blastula oder Blastosphaera hervor. Die in der Ontogenie zahlreicher Metazoen hervortretenden Abweichungen von diesem primitivsten Entwicklungsgang der Gastrula finden dann ihre Erklärung durch die Annahme sekundärer Abweichungen, Veränderungen des ursprünglichen Entwicklungsganges.

Gegenüber dieser Anschauung vertheidigten hauptsächlich RAY LANKESTER¹ und METSCHNIKOFF² abweichende Ideen, welche trotz gewisser Verschiedenheiten darin übereinstimmen, dass sie die Ur-

¹ E. R. LANKESTER, Notes on embryology and classification. Quart. Journ. micr. science N. S. vol. XVII.

² E. METSCHNIKOFF, Spongiologische Studien. Zeitschr. f. w. Zoologie Bd. XXXII, ferner Vergleich. embryol. Studien. ibid. Bd. XXXVI u. XXXVII.

sprünglichkeit der Entstehung einer zweiblättrigen Form durch Invagination bestritten und damit überhaupt der sogenannten Invaginationsgastrula ihre Bedeutung als Urform zu entziehen suchten. An Stelle dieser letzteren zweiblättrigen Form suchten sie eine in der Ontogenie gleichfalls zuweilen auftretende zu setzen, nämlich die eines Urmundes entbehrende sogenannte Planulaform. RAY LANKESTER glaubte diejenige Form der Planula als die ursprünglichste betrachten zu dürfen, welche von Anfang mit einem centralen Hohlraum ausgerüstet ist, wogegen sich METSCHNIKOFF dafür aussprach, dass diejenigen Planulaformen die primitivsten seien, welche ursprünglich, d. h. nach eingetretener Zweiblättrigkeit, solid sind und erst später durch Auseinanderweichen der centralen Entodermzellenmasse einen Darmhohlraum erhalten. Der Unterschied in den Ansichten beider Forscher wird hauptsächlich durch Differenzen in ihren spekulativen Betrachtungen über die Ernährungsvorgänge, welche zur Entstehung einer besonderen ernährenden Entodermzellschicht führten, bedingt. Doch werden wir hierauf erst später etwas genauer einzugehen haben.

Gegenüber diesen sich widerstreitenden Ansichten und bei der geringen Aussicht, welche uns heut zu Tage geboten ist, mit unseren Spekulationen etwas wirklich Aufklärendes zu erreichen, dürfte es sich vielleicht eher empfehlen, eine dritte, einigermaßen zwischen den oben kurz berührten vermittelnde Ansicht zu unterdrücken. Wenn ich es dennoch wage, dieselbe hier kurz zu entwickeln, so berufe ich mich darauf, dass sie sich mir bei Gelegenheit anderer Studien sehr ungesucht dargeboten hat und sie, nachdem ich ihr längere Zeit nachgegangen hatte, gewissermaßen eine Art Bestätigung erfuhr durch einen Befund, der von ganz anderer Seite kam.

Wenn es sich darum handelt, in spekulativer Weise den Gang eines phylogenetischen Processes zu ermitteln, so scheint mir im Allgemeinen zunächst eine Abwägung der Ursprünglichkeit der ontogenetischen Prozesse sehr schwierig und von geringer Aussicht auf Erfolg. Viel gewichtiger dagegen erscheint mir der Umstand, dass sich für gewisse Stadien des angenommenen phylogenetischen Entwicklungsganges jetzt oder früher Vertreter fanden, welche die Existenzmöglichkeit dieser Stadien erweisen. Endlich erscheint mir sehr bedeutungsvoll, dass die Veränderungen der angenommenen Formen leicht verständliche, und allmählich, nicht sprungweis, geschehende, so wie wirklich vortheilhafte seien. Speciell in letzterer

Hinsicht glaube ich, dass die gleich zu entwickelnde neue Ansicht einige Vortheile vor den seitherigen besitzt.

Den Ausgangspunkt für meine Betrachtungen bildeten die Kolonien der Flagellaten, denn wie schon häufig von mir und Anderen betont wurde, müssen wir sonder Zweifel die Ableitung der Metazoen an derartige Formen anknüpfen. Ich glaube, dass es hierbei weiterhin von ziemlich geringer Bedeutung erscheint, ob die betreffenden Flagellaten, welche wir zum Vergleich herbeiziehen, eine mehr thierische oder mehr pflanzliche Ernährungsweise besitzen, da die Physiologie der Ernährung ohne Rücksicht auf die Morphologie in der Abtheilung der Flagellaten vielfach wechselt. Nun finden wir zwar unter den Flagellatenkolonien nicht wenige, welche nach ihrem Bau einer sogenannten Blastulaform entsprechen, so unter den Volvocineen die Gattungen *Volvox* und *Eudorina*, weiterhin namentlich die Gattung *Uroglena* und annäherungsweise noch einige andere.

Doch scheint mir die Schwierigkeit der Ableitung einer zweiblättrigen Form aus derartigen Kolonien sehr erheblich und zwar sowohl nach der einen wie der anderen der früher erwähnten Hypothesen. Die Annahme der Invagination eines solchen Blastulastadiums setzt die Differenzirung einer Hälfte oder doch eines Abschnittes der Zellenkugel voraus. Die eine Hälfte wurde nutritorisch und daher zum Entoderm, die andere dagegen blieb wesentlich lokomotorisch. Schon diese Differenzirung wird sich nur schwierig mit der vorausgesetzten kugeligen Bildung in Harmonie setzen lassen. Eine solche Zellenblase wird in Zusammenhang mit ihrer allseitig gleichmäßig rotirenden Bewegung wenig Aussicht zum Eintritt einer Differenzirung in zwei verschiedene Kugelhälften darbieten. Sollte sich eine Differenzirung zweier Zellarten ausbilden, so würde es für einen derartigen Organismus gewiss viel vortheilhafter sein, wenn sich die verschiedenen Zellarten gleichmäßig durch einander über die Kugeloberfläche vertheilten.

Hierzu gesellt sich dann weiter noch, wie dies ja von METSCHNIKOFF und Anderen schon hervorgehoben wurde, dass die Vortheile einer beginnenden Invagination der einen Kugelhälfte in die andere nicht wohl einzusehen sind und diesem stimme auch ich ganz bei.

Vielleicht würden wir demnach besser die zweischichtige Form durch einen sogenannten Delaminationsprocess aus dem besprochenen Blastulazustand entstehen lassen, also in der Weise, welche METSCHNIKOFF und LANKESTER für die ursprünglichere halten. Doch scheint auch diese Anschauung sehr bedenkliche Schwierigkeiten aufzuwei-

sen. Ganz unplausibel scheint die s. Z. von LANKESTER entwickelte Vermuthung, dass die inneren Enden der Zellen der einschichtigen Blastula vorwiegend mit der Verarbeitung der Nahrung betraut würden und sich schließlich sogar als selbständige Entodermzellen abspalteten. Hierin einen Vortheil für die Gesamtheit zu erkennen ist schwierig. Die abgespaltene Entodermzelle ist ihrer besseren Hälfte, möchte man sagen, d. h. der ihr Nahrung zuführenden Ekto-dermpartie beraubt, ja man dürfte eigentlich mit Recht sagen, außer Thätigkeit gesetzt. Dafür tritt jedoch jetzt nach LANKESTER's Auffassung eine weitere Umbildung ein, d. h. die Nahrungsaufnahme concentrirt sich nun auf eine Stelle der Kugeloberfläche und die Nahrung dringt hier, vorerst noch ohne Existenz einer Mundöffnung, in die Darmhöhle nach innen durch. Zunächst wäre diese Lokalisation der Nahrungsaufnahme gewiss ein Nachtheil und kein Vortheil und dann soll diese tiefe Umbildung des gesammten Vorgangs der Nahrungsaufnahme ohne einen ersichtlichen Grund und dazu noch ganz plötzlich geschehen.

Ich glaube daher, dass wir die LANKESTER'sche Vermuthung über die Entstehung der doppelschichtigen Embryonalform nicht als zutreffend erachten dürfen. Auch die METSCHNIKOFF'sche Vorstellung scheint mir an inneren Unwahrscheinlichkeiten zu leiden, die in mancher Hinsicht denen entsprechen, welche auch gegen die LANKESTER'sche Hypothese herorgehoben wurden. METSCHNIKOFF stellt sich vor, dass aus dem Verbande der einschichtigen Zellwand einer blastulaartigen Urform einzelne Zellen in das Innere der Blase wanderten und zwar speciell solche Zellen, welche besonders reichlich Nahrung aufgenommen hatten. Diese anfänglich mehr gelegentliche Binnenwanderung der Zellen gab schließlich zu einer konstanten Ansammlung, einer centralen Zellmasse Veranlassung, d. h. zur Bildung eines Entoderms, welches ursprünglich weder eine centrale Urdarmhöhle umschloss, noch durch eine Mundöffnung zugänglich war. Da jedoch die Bildung eines Entoderms undenkbar ist, ohne dass damit wirkliche Vortheile für die Ernährung auftreten, mit welcher ja die Differenzirung dieses Keimblattes kausal verknüpft erscheint, so fragt es sich: lassen sich denn wirklich Vortheile für den Ernährungsvorgang nachweisen, welche die Einwanderung der Entodermzellen plausibel machten. Mir scheint aber, dass die Einwanderung der besonders mit der Nahrungsaufnahme betrauten Entodermzellen nicht als Vortheil betrachtet werden kann. Ohne die gleichzeitige und wie in der LANKESTER'schen Hypothese unverständ-

liche und nicht motivirte Bildung einer Mundöffnung würde die Einwanderung der Entodermzellen meiner Auffassung nach nur unvortheilhaft gewesen sein, weil sie sich ja, so zu sagen, selbst einen Riegel vorgeschoben hätten.

Diese und verwandte Betrachtungen, namentlich aber das Bestreben eine plausible Verknüpfung zwischen der Invagination und Delamination herzustellen, führten mich zu der Vorstellung, dass eben wahrscheinlich nicht die kuglige Blastula die Ausgangsform der ersten zweischichtigen Zustände gewesen sei und ich glaube, dass sich sowohl ontogenetisch wie unter den entwickelten Organismen Zustände darbieten, welche befriedigendere Ausgangspunkte für das zweischichtige Stadium darstellen als die Blastula.

Unter den Flagellatenkolonien giebt es eine Volvocineengattung, welche nach dem Typus der einschichtigen Zellplatte gebaut ist: *Gonium*, und eine sehr nahe Verwandte, welche in Gestalt eines einschichtigen Ringes auftritt. Nachdem in mir einmal der Gedanke aufgetaucht war, dass die Zweiblättrigkeit schon im Zustande einer solchen Zellplatte eingetreten sein könnte, schien mir diese Auffassung die meisten Vortheile für eine befriedigende Vorstellung über die Phylogenese der Gastrulabildung zu bieten.

Demgemäß scheint es mir annehmbar, dass der zweischichtige Zustand zunächst bei einer Protozoenkolonie eintrat, deren Zellen in einer Ebene zur Bildung einer einschichtigen Tafel neben einander gereiht waren. Indem sämtliche Zellen sich parallel der Tafelfläche theilten entstand zunächst eine zweischichtige Platte, deren beide Zellschichten vielleicht noch keinerlei Differenzirung zeigten. Wir wollen der leichteren Verständigung wegen, und weil dies seither ähnlich gehalten wurde, diesem Stadium der zweischichtigen Platte den Namen *Plakula* beilegen.

Immerhin ist es auch leicht vorstellbar, dass die beiden Seiten einer einschichtigen Platte verschiedene Thätigkeiten ausbildeten, dass sich die eine hauptsächlich der Lokomotion, die andere der Ernährung anpasste und dass schließlich bei dem Übergang in den doppelschichtigen Zustand diese beiden Funktionen sich auf die beiden Zelllagen lokalisirten¹.

¹ Manche aus dem Bau der Flagellaten und ihrer Kolonien zu entnehmende Gründe machen mir die ersterwähnte Ansicht wahrscheinlicher. Leider bin ich jedoch außer Stande plausible Vortheile für das Eintreten der Zweischichtigkeit der Platte aufzuführen, doch kann dieselbe wohl einfach durch besondere

Wir nehmen also eine solche zweischichtige Tafel zum Ausgangspunkt und wollen zunächst sehen, wie sich daraus eine gastrulaartige Form entwickeln konnte. Wie sofort verständlich einfach durch Einkrümmung einer derartigen Plakula nach der Entodermseite und schließliche Zusammenkuglung bis zur Bildung eines Blastoporus. Welche Vortheile aber, fragt es sich natürlich, wird eine solche Einkrümmung der Platte haben? Hierauf lässt sich wohl Verschiedenes anführen. Die zunächst nur schwache Einkrümmung der Platte und speciell ihrer Entodermlage wird es ermöglichen, dass größere Nahrungskörper gleichzeitig von einer Anzahl benachbarter Zellen in Angriff genommen werden und gleichzeitig wird die Höhlung der Unterseite wie eine Art Fangapparat wirken, in welchem Beute eingefangen und festgehalten werden kann, wenn sich die gekrümmte Platte über die auf einer Unterlage ruhende Beute senkt. Beide Vortheile werden sich mehr und mehr verschärfen, je mehr die Krümmung sich geltend macht und der Nachtheil, welcher darin liegt, dass die Invaginationsöffnung sich allmählich wieder verkleinert, wird wohl dadurch aufgewogen, dass die Sicherung der einmal aufgenommenen Beute damit sehr wächst.

Es fragt sich jedoch nun, ob ein Entwicklungsgang, wie wir ihn hypothetisch konstruirten, in der Ontogenie irgend wo vertreten ist und dies ist nun auch wirklich der Fall. Am meisten tritt derselbe bei gewissen Nematoden, so *Cucullanus* nach BÜTSCHLI¹ und in der Hauptsache entsprechend auch bei *Rhabdonema* nach GÖTTE² auf. In diesen Fällen ist eben das Resultat des Furchungsprocesses eine zweischichtige Zellplatte, eine aus Ekto- und Entoderm bestehende echte Plakula, welche sich später in geschilderter Weise einkrümmt und in das Gastrulastadium überführt. Anklänge an denselben Entwicklungsgang sehen wir noch häufig, wenn auch die Plattenform meist nicht so rein hervortritt, indem sich zwischen den beiden Schichten eine geringe Ansammlung von Flüssigkeit vorfindet, d. h. eine Furchungshöhle ausgebildet wurde, welche in den ersterwähnten Fällen vollständig fehlte. Ich führe hier einige Beispiele an, die ein solch plattenförmiges Stadium deutlich zeigen, so *Lumbricus* nach KOWALEVSKY, *Paludina*, *Chiton* nach den Untersuchungen KOWALEVSKY's, ferner auch *Sagitta*, bei der überhaupt die Furchungs-

Wachstumsverhältnisse eingetreten sein, wenigstens ist nicht ersichtlich, dass mit dem Eintreten der Zweischichtigkeit ein Nachtheil verknüpft sein konnte.

¹ Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XXVI. pag. 103.

² Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. Leipzig 1892.

höhle sehr wenig ausgebildet ist, schließlich noch *Phoronis* und *Ascidia mentula* nach METSCHNIKOFF. Natürlich lassen wir hier alle diejenigen Fälle außer Betracht, wo durch reichliche Nahrungsdotterentwicklung die ursprünglichen Verhältnisse getrübt erscheinen müssen.

Unsere Auffassung erfordert daher, dass wir die sogenannten Blastulastadien als nicht palingenetische Entwicklungsformen betrachten, entgegengesetzt der seither gewöhnlichen Anschauung. Wir begegnen uns hierin z. Th. mit LANKESTER und METSCHNIKOFF, welche Beide die sogenannte Invaginationsblastula, d. h. diejenige, welche durch Invagination zur zweiblättrigen Gastrula wird, als eine coenogenetische Form beurtheilen.

Meine Auffassung zieht jedoch ebenso die sogenannte Delaminationsgastrula in die Reihe der coenogenetischen Formen und diese Konsequenz dürfte im Allgemeinen nichts Widerstrebendes haben, wenn auch die bedeutsamen Unterschiede der beiderlei Blastosphaeren von meiner Ansicht eben so betont werden, wie von denjenigen der beiden anderen Forscher.

Die Entstehung der sogenannten Invaginationsgastrula aus der zweischichtigen Plakula, die wir als primären Zustand angenommen haben, ist nicht schwierig zu verstehen. Sie geschah einfach durch Ansammlung von Flüssigkeit zwischen den beiden Zelllagen, wodurch dieselben schließlich mehr und mehr von einander abgehoben und endlich bis zur Kugelgestalt aufgetrieben wurden, so dass die eine Hälfte der Kugelwand von dem Ektoderm, die andere von dem Entoderm gebildet wurde. Ein Recht, die Bildung der Invaginationsgastrula in dieser Weise aufzufassen, lässt sich darauf basiren, dass sich alle möglichen Übergangsgrade zwischen der einfachen zweischichtigen Platte und der mehr oder minder ansehnlichen kugligen Auftreibung derselben durch Entwicklung einer Furchungshöhle in der Ontogenie verschiedener Metazoen finden.

Jedenfalls ist es zunächst eben so erlaubt und berechtigt die Ableitung der Invaginationsblastula in der hier angedeuteten Weise aus der zweischichtigen Platte zu versuchen, wie umgekehrt den bis jetzt gewöhnlich durchgeführten entgegengesetzten Weg einzuschlagen und die Platte als ein coenogenetisches Umbildungsprodukt einer ursprünglichen Blastula zu betrachten. Unserer Anschauung gemäß müssen wir uns jedoch an dieser Stelle wieder die Frage vorlegen, konnte die Umbildung der sogenannten Plakula zur Blastulaform dem sich entwickelnden Embryo gewisse Vortheile gewähren, welche

den Eintritt eines derartigen coenogenetischen Processes wahrscheinlich zu machen im Stande sind. Hierauf vermag ich nur Weniges zu erwiedern und desshalb scheint mir gerade hier ein schwacher Punkt der Hypothese zu liegen. Einmal lässt sich hervorheben, dass die Ausbildung der Kugelgestalt eine erhöhte Beweglichkeit der Anfangsstadien der Entwicklung hervorgerufen habe, unter der Voraussetzung natürlich, dass ein sehr frühzeitiger Austritt des Embryo aus den Eihüllen Regel gewesen sei, was im Hinblick auf die Entwicklungsprocesse der jetzt lebenden einfachsten Metazoen nicht allzu unwahrscheinlich sein dürfte. Andererseits ließe sich auch ein Vortheil darin erkennen, dass eine blastulaartige Umbildung der Platte eine eventuell geschehende Ernährung des Embryo durch von außen zugeführte flüssige Nahrung sehr begünstige, indem durch die Aufblähung zur Kugel die aufnehmende Fläche vergrößert würde. Auf das Stattfinden derartiger Processe dürfte jedoch vielleicht gerade die Ansammlung von Flüssigkeit hinweisen, die so häufig zur Bildung einer Furchungshöhle hinführt, und welche doch jedenfalls auf ein Aufsaugen der Zellen von außen hindeutet.

Noch einen Punkt möchte ich hier betonen. den nämlich, dass die Entstehungsgeschichte der Blastula, welche wir bei gewissen Volvocineen dauernd erhalten sehen, durchaus nicht diejenige ist, welche wir bei der sogenannten Invaginationsblastula wahrnehmen. Die Blastula der Volvocineen entsteht nämlich nicht durch centrales Auseinanderweichen der Zellen eines Zellhaufens, sondern durch allmähliche Einkrümmung einer einschichtigen Zellplatte, wobei also die erst allmählich zum Abschluss gelangende Blastulahöhle bis zum letzten Augenblick der Einkrümmung durch eine Art Blastoporus geöffnet bleibt.

Ich wende mich nun noch mit einigen Worten zur Delaminationsgastrula, die, wie schon dargelegt wurde, unserer Hypothese zufolge gleichfalls keine ursprüngliche Form sein dürfte. Wie verständlich, ist der ursprüngliche Process, der die Doppelschichtigkeit unserer Plakula bewirkt, ein Delaminationsvorgang und wir haben daher jedenfalls die delaminative Entstehung des Entoderms als die ursprüngliche zu betrachten und können dies um so mehr als das invaginierte Entoderm der Invaginationsgastrula ursprünglich ja auch durch eine Theilung (Delamination) von den Ektodermzellen sich sonderte. Ob diese Trennung der Ekto- und Entodermelemente früher oder später erfolgt, erscheint ziemlich gleichgültig, wie auch schon R. LANKESTER ausreichend betonte, da sich ja leicht ver-

stehen lässt, wie eine Sonderung der beiderlei Elemente stets früher und früher eintrat, bis schließlich schon die erste Furchung die Ekto- und Entodermelemente dauernd schied, wie wir dies in dem interessanten Beispiel der Rhabdonema (nach GÖRTE) wirklich durchgeführt sehen. Während sich auf diese Weise eine Beschleunigung der Trennung der beiderlei Elemente als günstig erwies, erscheint es wohl denkbar, dass auch unter gewissen Verhältnissen eine Verlangsamung eintreten konnte und eine solche dürfte uns die Erscheinung der Delaminationsgastrula ausreichend erklären. In diesem Falle trat nämlich, ähnlich wie wir dies heut zu Tage noch bei der Volvoxblastula sehen¹, eine Zusammenkrümmung der noch einschichtigen Zellplatte vor der Bildung des Entoderms ein und erst nachträglich erfolgte dann die Bildung des Entoderms in der geschlossenen Blastula. Die Vortheile einer solchen vorgreifenden Kugelbildung dürften die nämlichen sein, welche schon oben für die Ausbildung der Invaginationsblastula geltend gemacht wurden. Sollte sich jedoch diese Auffassung der Delaminationsgastrula als richtig erweisen, so müsste sich in ihrer Entstehungsgeschichte ein wesentlicher Unterschied von der Invaginationsblastula zeigen oder doch zeigen können, da es auch denkbar ist, dass dieser Unterschied durch sekundäre Abänderungen verwischt werden kann. Während die Invaginationsblastula durch Abhebung, resp. Auseinanderweichen der Furchungszellen sich bildet (Taf. XX Fig. 2 a, 3 a—3 b), müsste dagegen die Delaminationsblastula durch einen ähnlichen Einkrümmungsprocess entstehen, wie er zur Bildung der Blastula von Volvox führt (Taf. XX Fig. 1 a—d). Die mir vorliegenden Materialien über die Bildungsgeschichte der Delaminationsblastula geben keinen sicheren Anhalt zur Beurtheilung dieser Frage, sprechen jedoch auch nicht gegen unsere Auffassung. Aus der Darstellung, welche FOL² von der Entstehung der Delaminationsgastrula der Geryoniden entwirft, dürfte sich vielleicht ein Anhalt für unsere Auffassung finden, wenigstens bildet FOL in Fig. 5 ein 16 zelliges Stadium ab, das mit dem entsprechenden von Volvox große Übereinstimmung besitzt. Obgleich

¹ Über die Entwicklung dieser siehe GOROSHANKIN, Genesis im Typus der palmellenartigen Algen. Mitth. d. k. russ.-Ges. naturf. Freunde z. Moskau. Bd. XVI (russisch) und KIRCHNER, Zur Entwicklungsgeschichte von Volvox minor. Beitr. zur Biologie der Pflanzen, herausgegeben von COHN. Bd. III. Eine zusammenhängende Darstellung der Fortpflanzung und Entwicklungserscheinung der Volvocineen und Verwandten findet man in dem demnächst erscheinenden Abschnitt über die Flagellaten in meinen Protozoen.

² Jenaische Zeitschrift f. Medic. u. Naturw. Bd. VII. pag. 471. T. XXIV.

es sich aus der Figur nicht ganz sicher entnehmen lässt, scheint es doch ziemlich wohl angedeutet, dass die vier Zellen der Unterseite nicht zusammenschließen, also die schon vorhandene Blastulahöhle durch eine untere Öffnung noch mit der Außenwelt communicirt, eben so wie bei *Volvox*. Im Allgemeinen wurde jedoch bis jetzt auf diese nicht unwichtige Frage der Blastulabildung wenig geachtet.

Im Speciellen fragt es sich noch, welchen Zustand der Delaminationsgastrula wir für den ursprünglicheren halten sollen, den mit ursprünglicher innerer Urdarmhöhle oder den mit solider Entodermmasse, die sogenannte Parenchymula METSCHNIKOFF's. Im Anschluss an unsere seither festgehaltene Hypothese müssen wir uns mit LANKESTER, wenngleich aus anderen Gründen, für die Ursprünglichkeit der ersteren Form entscheiden. Wir entschließen uns hierzu um so eher, als wir schon früher betont haben, dass die sogenannte Parenchymula uns als Primitivform große Schwierigkeiten hinsichtlich ihrer Erklärung darzubieten scheint.

Wir dürfen diese Betrachtung nicht schließen ohne hervorgehoben zu haben, dass wir absichtlich auf die Ontogenie der Spongien keinen Werth bei der Besprechung dieser Verhältnisse gelegt haben. In dieser Hinsicht denke ich gerade umgekehrt wie METSCHNIKOFF, welchem die Ontogenie der Spongien für seine Parenchymulatheorie besonders günstig erscheint. Da ich der Ansicht bin, dass die Gruppe der Schwämme eine gegen die übrigen Metazoen ganz abgeschlossene ist, die durchaus selbständig aus der Abtheilung der Choanoflagellata (SAV. KENT) hervorging, so scheint es mir unrichtig diese Gruppe bei der Erklärung der Phylogenese der übrigen Metazoen zu Rathe zu ziehen.

Schließlich bleibt noch die Erörterung eines Umstandes übrig, welcher unsere Hypothese vielleicht nicht unwesentlich unterstützt, nämlich die jüngst geschehene Entdeckung eines Organismus, der in vieler Hinsicht die Forderungen erfüllt, welche wir an das hypothetische tafelförmige zweischichtige Urstadium, unsere Plakula stellen müssen.

Dieser Organismus ist der seltsame marine *Trichoplax adhaerens*, den F. E. SCHULZE kürzlich beschrieb¹. Obgleich die Lebensgeschichte und namentlich die Fortpflanzungserscheinungen dieser Form

¹ Zoolog. Anzeiger 6. Jahrg. Nr. 132. 1883. p. 92.

noch nicht ausreichend aufgeklärt sind, scheint es mir doch wie SCHULZE sicher, dass sie eine entwickelte, ausgebildete und keine Larvenform ist. Dieser Trichoplax würde nun in jeder Hinsicht einen Vertreter unserer Plakula darstellen, wenn er nicht schon einen Schritt zu höherer Entwicklung gethan hätte, da er nämlich nicht eine zweischichtige sondern eine dreischichtige Platte darstellt. Zwischen das die Unterseite einnehmende cylinder-epithelartige Entoderm und das die Oberseite deckende dünne, plattzellige Ektoderm schiebt sich eine bindegewebige, ohne Zweifel aus dem Entoderm hervorgegangene Lage, welche einem Mesoderm wohl vergleichbar ist. Ich halte nun meinerseits die von F. E. SCHULZE schon angedeutete Vergleichbarkeit der Gewebsschichten dieses Trichoplax mit den Keimblättern der Metazoen für sehr wahrscheinlich, mit Ausnahme einer direkten Homologie des mittleren sogenannten Mesoderms, das doch wohl eher als eine selbständige analoge Bildung zu beurtheilen ist.

Im Übrigen erachte ich es für sehr wahrscheinlich, dass der Trichoplax adhaerens eine jener Übergangsformen zu den nach dem Gastrulaschema gebauten höheren Metazoen darstellt, wie sie auf Grund der dargelegten Hypothese zu erwarten sind.

Da ich die Grundzüge der Hypothese schon vor dem Bekanntwerden der SCHULZE'schen Entdeckung gefasst hatte, so war ich überrascht in letzterer bis zu einem gewissen Grade eine so unerwartete Bestätigung rein spekulativer Betrachtungen zu finden. Wenn daher auch der vorstehende hypothetische Versuch nicht auf den interessanten Trichoplax basirt ist, so hat dieser doch die Veranlassung gegeben, die Spekulation zu veröffentlichen. Ich bin zwar nicht überzeugt, dass unsere Wissenschaft direkten Gewinn aus der Verfolgung derartiger spekulativer Bestrebungen ziehen wird, doch liegt in ihnen vielleicht einige Anregung zu genauerer Untersuchung der ontogenetischen Bildungsgeschichte der Blastulae und Gastrulae, wodurch endlich die wahrscheinlichste Hypothese, d. h. diejenige welche die widerspruchsfreiste und zugleich meist erklärende ist, zum Siege gelangen wird.

Heidelberg, den 8. Oktober 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XX.

Auf beifolgender Tafel XX habe ich es versucht, die im Vorstehenden entwickelten Ideen über die Rückführung der verschiedenen Blastula- und Gastrulaformen auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt durch einige Schemata noch genauer zu erläutern. Derjenige Vorgang, welchen ich als den ursprünglichsten betrachte, ist auf Fig. 1 *a*—2 *a*—*d* dargestellt. Fig. 1 *a* Zweitheilung; Fig. 2 *a* achtzelliges Stadium; durch eine äquatoriale Furchung haben sich die roth schraffirten Entodermelemente von den weißen Ektodermelementen getrennt. Natürlich kann diese Trennung unter Umständen auch schon früher unter anderen dagegen erst später eintreten. Fig. 2 *b* (Schnitt). Die Ekto- und Entodermzellen haben sich vermehrt und bilden nun eine sehr deutliche Plakula. Auf Fig. 2 *c* beginnt dieselbe ihre Einkrümmung auf der Entodermseite und diese führt schließlich auf Fig. 2 *d* zu völliger Invagination des Entoderms.

Fig. 1 *a*, 2 *a*, 3 *a*—3 *c* zeigen die Entwicklung der sogenannten Invaginationsblastula. Die Weiterentwicklung des Stadiums Fig. 2 *a* gestaltet sich dadurch anders, dass sich die gesonderten Ekto- und Entodermzellen durch Ausbildung einer Furchungshöhle von einander abheben (Fig. 3 *a*) und schließlich zur Blastula führen. Dieselbe besteht natürlich aus zwei verschiedenen Antheilen, einem Ekto- und einem Entodermabschnitte. Besonders zu betonen ist jedoch noch, dass die relative Größe dieser Abschnitte bei den verschiedenen Invaginationsblastulae sehr verschieden zu sein scheint, was sich auf frühzeitigere oder spätere Sonderung der Ekto- und Entodermelemente zurückführen lässt, so wie auf die Quantitätsverhältnisse beider Elemente. Das Stadium Fig. 3 *b* führt schließlich in bekannter Weise durch Invagination (Fig. 3 *c*) in das Gastrulastadium über.

Fig. 1 *a*—1 *e* stellen die Delaminationsblastula dar. Fig. 1 *a* Zweitheilung, Fig. 1 *b* achtzelliges Stadium, jedoch nur vier Zellen gezeichnet in seitlicher Ansicht. Schon auf dem vierzelligen Stadium wird sich die Neigung zur Zusammenkrümmung aussprechen, welche zu einer Umlagerung der Zellen führt, so dass dieselben sich nun ihre Entodermportionen axial zuwenden. Dabei kann es wohl kommen, dass die Furche, die den Übergang aus dem vier- ins achtzellige Stadium bewirkt, nahezu oder völlig äquatorial läuft, wenn nämlich eine Umlagerung der vier ersten Furchungskugeln um einen rechten Winkel eingetreten ist. Durch weitere Theilungen, die eigentlich sämmtlich unter einander parallel laufen und nur durch die fortdauernde Zusammenkrümmung radial zum Centrum des Embryo gerichtet erscheinen, geht das Stadium der Fig. 1 *c* (Schnitt) hervor, das schon eine deutliche Höhle, die jedoch auf der Unterseite noch nicht abgeschlossen ist, aufweist. Schließlich geht dieses Stadium in leicht verständlicher Weise durch weitere Zellvermehrung und endlich in Verschluss in die Blastula über, die nach unserer Ansicht entsprechend der Volvocineenblastula entstand. Sämmtliche Zellen dieser Blastula sind noch aus den zwei Elementen, dem Ekto- und Entodermantheil, zusammengesetzt, welche sich nun sondern, indem eine äquatoriale Furche jede Zelle in einen äußeren und inneren Antheil trennt (Fig. 1 *e*). Nicht immer scheint die Abspaltung der Ento-

dermantheile der Delaminationsblastula so gleichmäßig zu verlaufen, wie dies hier gemäß dem bei den Geryoniden von FOL und METSCHNIKOFF konstatirten Verlauf dargestellt wurde. Wenigstens scheint die Schilderung, welche KOWALEVSKY von der Delamination bei Eucepe entwirft, darauf hinzudeuten, dass die Abspaltung zuweilen auch mehr successive geschieht und sich so die Centralhöhle der Blastula allmählich mit dem Entodermzellenmaterial erfüllt. Dass hier zunächst eine ganz solide Entodermausfüllung zu Stande kommt, in der erst nachträglich eine Urdarmhöhle auftritt, darf wohl sicher als eine sekundäre Abänderung aufgefasst werden. Eine andere Abänderung der Delaminationsblastula bieten dagegen die Siphonophoren dar, wo die Ausbildung einer Blastulahöhle unterdrückt ist und sich erst nachträglich eine Urdarmhöhle in der soliden Entodermzellenmasse ausbildet. Die Rückführung dieser Modifikation auf den von mir für den ursprünglichen gehaltenen Modus der Geryoniden scheint keine besondere Schwierigkeiten darzubieten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [9](#)

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

Artikel/Article: [Bemerkungen zur Gastraeatheorie. 415-427](#)