

# Ursprung und Entwicklung der thierischen Gewebe.

Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-Theorie.

Von

**Ernst Haeckel.**

## I. Phylogenetische und tectogenetische Theorien.

Die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Thiere hat sich während des letzten Decenniums zu so hoher Bedeutung emporgeschwungen, dass sie jetzt bereits als einer der wichtigsten Theile der wissenschaftlichen Zoologie erscheint. Dieser erfreuliche Aufschwung ist einerseits ihrem quantitativen Wachsthum zu verdanken, andererseits ihrer qualitativen Vervollkommnung. In erster Beziehung ist vor Allem fruchtbar und bedeutungsvoll geworden die Ausdehnung der ontogenetischen Forschung auf alle Gebiete des Thierreichs und ganz besonders auf die verschiedenen Abtheilungen der niederen Thiere; ihre gründliche und vielseitige Erforschung hat uns zu einer Reihe von wichtigen Erkenntnissen geführt, zu welchen wir durch die Beschränkung auf die Keimesgeschichte der höheren, früher fast ausschliesslich untersuchten Thiere niemals gelangt wären. Als lehrreiches Beispiel braucht bloss der Amphioxus genannt zu werden; dieses niederste Wirbelthier hat uns durch die Aufdeckung seiner palingenetischen Keimung mit einem Schatze von neuen Wahrheiten beschenkt, welche für die Einsicht in die Stammesgeschichte der Wirbelthiere und somit auch unsres eigenen Geschlechts von höchster Bedeutung sind; nimmermehr hätten wir den Weg zu diesen Wahrheiten gefunden, wenn wir uns in hergebrachter Weise auf die Untersuchung der cenogenetischen, stark modificirten Keimesgeschichte des Hühnchens beschränkt hätten, — das älteste und beliebteste, für viele Embryologen leider auch heute noch das wichtigste Object ontogenetischer Beobachtung.

Ein anderer Fortschritt unserer Wissenschaft wurde dadurch herbeigeführt, dass neben der älteren, ursprünglich fast allein die Embryologen beschäftigenden Ontogenie der Organe allmählich auch diejenige der Gewebe in den Vordergrund trat. Mit dem gelieferten Nachweise, dass das Thier-Ei überall eine einfache Zelle und die Furchung desselben eine Form der Zellspaltung (— bald Theilung, bald Knospung —) sei, erlangte naturgemäss die Frage vom Ursprung der Gewebe aus diesen „Furchungszellen“ die Bedeutung eines fundamentalen Problems. Nicht allein die Frage nach den „Primitiv-Organen“, sondern auch diejenige nach den „Primitiv-Geweben“, sowie nach dem Verhältniss beider zu einander, ferner die Entstehung der verschiedenen Gewebe aus letzteren, wurde daher besonders in den letzten Jahren discutirt.

Während so das quantitative Wachsthum der vergleichenden Entwicklungsgeschichte durch die Ausdehnung der ontogenetischen Beobachtungen mächtig gefördert wurde, geschah gleichzeitig ein noch bedeutenderer Fortschritt durch die qualitative Vervollkommnung ihrer Forschungs-Methoden. Durch die Ausbildung des Mikrotoms und die Anwendung einer raffirten Tinctions-Technik, durch die Vervollkommnung der mikroskopischen Hilfsmittel und die Erfindung einer Anzahl anderer technischer Praeparationsarten wurde es möglich, in viele dunkle und schwer zugängliche, früher ganz unbekannte Verhältnisse einzudringen; insbesondere wurde durch Herstellung successiver Schnitt-Serien eine Vollständigkeit der ontogenetischen Beobachtung erreicht, die früher für unmöglich galt<sup>1)</sup>.

Wichtiger jedoch als diese bewunderungswürdigen Fortschritte der empirischen Untersuchungs-Methoden, ist nach unserer Ueberzeugung für die Entwicklungsgeschichte die Ausbildung ihrer philosophischen Methode geworden, die Aufstellung bestimmter Theorien, welche in dem Chaos zahlloser und verwickelter Einzel-Beobachtungen das einheitliche bestimmende Gesetz zu entdecken suchen, und welche nach Erkenntniss der wahren Ursachen für die mannigfaltigen durch empirische Beobachtung ermittelten

<sup>1)</sup> Bei aller Anerkennung der Fortschritte, welche wir den „Schnitt-Serien“ verdanken, möchten wir es doch für nothwendig erklären, dass der Anfertigung derselben eine vollständige, vergleichend-anatomische Kenntniss des ganzen betreffenden Thieres vorausgehe; bei sehr vielen (— besonders jüngeren —) Embryotomen der neueren Zeit ist dies bekanntlich nicht der Fall; daher so viele Widersprüche und Missverständnisse.

Thatsachen streben. Die verschiedenen Versuche, welche nach dieser Richtung hin während der letzten beiden Decennien unternommen wurden, lassen sich sämmtlich in zwei entgegengesetzte Hauptgruppen bringen, welche wir kurz als die phylogenetische und die tectogenetische bezeichnen wollen.

Die phylogenetische Methode verzichtet darauf, die ontogenetischen Phaenomene aus sich selbst zu erklären, sondern glaubt deren causale Erklärung ganz oder doch grösstentheils in phylogenetischen Processen zu finden; d. h. sie nimmt einen direkten Causal-Nexus an zwischen den Keimungsvorgängen am Embryo und entsprechenden historischen Processen in der Ahnenreihe der betreffenden Thierarten. Ihren präzisesten Ausdruck findet diese Vorstellungsweise in unserem biogenetischen Grundgesetze: ein Theil der ontogenetischen Prozesse ist danach palingenetisch und beruht auf Vererbung von einer Reihe verschiedenartiger Vorfahren; der andere Theil hingegen ist cenogenetisch und durch Anpassung an besondere Bedingungen der embryonalen Entwicklung verursacht. Gleichviel, wie man diese Vorstellung sonst noch formuliren mag, so bleibt ihr wesentlicher Grundgedanke der ursächliche Zusammenhang zwischen Keimes- und Stammes-Entwicklung; sie ruht auf dem Fundamente der Descendenz-Theorie<sup>1)</sup>.

Die tectogenetische Methode nimmt im Princip einen völlig entgegengesetzten Standpunkt ein, indem sie die ontogenetischen Erscheinungen aus sich selbst erklären will, unabhängig von allen phylogenetischen Processen<sup>2)</sup>. Sie leugnet jeden direkten Causal-Nexus zwischen Keimes- und Stammesgeschichte, und steht zur Descendenz-Theorie entweder in offenem Widerspruch, oder sie macht mindestens von ihr keinerlei Gebrauch. Die Phaenomene der Vererbung und Anpassung werden von ihr entweder als unlösbare Räthsel betrachtet, oder doch nicht als Ursachen der Keimungsverhältnisse zugelassen; mithin ist auch die Unterscheidung der Palingenie und Cenogenie für sie ohne alle Bedeutung;

<sup>1)</sup> Phylogenetische Methoden sind alle diejenigen, welche zwischen Keimes- und Stammes-Entwicklung einen directen, durch Vererbung bedingten Zusammenhang annehmen. Vgl. die treffliche Rede von EDUARD STRASBURGER: „Ueber die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen“. Jena. Zeitschr. 1874, Bd. VIII, p. 56—80.

<sup>2)</sup> Tectogenetische Methoden, im principiellen Gegensatze zu den phylogenetischen, nennen wir alle diejenigen Methoden in der Entwicklungsgeschichte, welche die Ontogenie „aus sich selbst“, — ohne jede causale Beziehung zur Phylogenie — erklären wollen.

beide Begriffe sind leere Worte. Statt dessen sucht die tektogenetische Theorie die Ursachen der embryologischen Vorgänge entweder in grob-mechanischen Veränderungen des Keimes selbst (z. B. ungleichen Spannungs-Verhältnissen elastischer Platten und Röhren) oder in einem „grossen unbekanntem inneren Entwicklungsgesetz“, mit anderen Worten in einer „ontogenetischen Lebenskraft“.

Der vollständige Widerspruch, der zwischen den beiden entgegengesetzten Entwicklungs-Theorien, der phylogenetischen und der tektogenetischen besteht, und der von Jahr zu Jahr unveröhnlicher hervortrat, hat im Laufe der letzten beiden Decennien zu einer Reihe von lebhaften Kämpfen geführt. Jedenfalls haben diese das Gute gehabt, die principiellen Standpunkte auf beiden Seiten wesentlich zu klären und immer einleuchtender die entscheidende Alternative zwischen beiden in den Vordergrund zu stellen. So ist denn gegenwärtig jeder Embryologe, der sich nicht bloss mit descriptiver Ontogenie begnügt, sondern die wahren Ursachen der von ihm beobachteten Keimungs-Vorgänge zu erkennen strebt, zunächst zur Entscheidung der principiellen Vorfrage genöthigt: „Sind diese ontogenetischen Processe phylogenetisch oder tektogenetisch zu erklären? Haben sie eine causale, durch Vererbung bedingte Beziehung zu entsprechenden Vorgängen in der Stammesgeschichte, oder besitzen sie diese nicht?“

Die phylogenetische Methode in der „vergleichenden Entwicklungsgeschichte“ konnte natürlich erst wirksam angewendet werden, nachdem DARWIN 1859 durch seine Reform der Descendenz-Theorie die Biologie zum wahren Verständniss des Entwicklungs-Begriffes selbst geführt hatte. Indessen hat bekanntlich schon die ältere Natur-Philosophie zu Anfang des Jahrhunderts einen directen Causal-Nexus zwischen Ontogenie und Phylogenie angenommen — freilich in einer Formulirung, die wenig befriedigen konnte. Immerhin wurde von den Häuptern jener Schule dieser Causal-Nexus mehr oder weniger bestimmt anerkannt. Nachdem DARWIN im XIII. Capitel des „*Origin of Species*“ denselben aufs Neue zur Geltung gebracht, hat vor Allen FRITZ MÜLLER in seiner berühmten Schrift „Für Darwin“ (1864) jenen Gedanken praktisch verwerthet und an dem lehrreichen Beispiel der Crustaceen einleuchtend gezeigt, welche wichtigen phylogenetischen Schlüsse sich aus der Vergleichung der ontogenetischen Thatsachen ziehen lassen, und wie die letzteren umgekehrt wieder in den ersteren ihre Erklärung finden. In meiner „Generellen Morphologie“ wurde

sodann 1866 der erste Versuch unternommen, Ontogenie und Phylogenie als zwei coordinirte und gleichberechtigte Hauptzweige der organischen Entwicklungsgeschichte neben einander zu stellen und ihren engen Causal-Nexus durch die von mir aufgestellten Gesetze der Vererbung und Anpassung näher zu erläutern. Die Unterscheidung der Palingenie und Cenogenie führte mich weiter zu einer schärferen Fassung meines „biogenetischen Grundgesetzes“. Dasselbe ist näher erläutert im zweiten Hefte der „Studien zur Gastraea-Theorie“, deren allgemeinste Grundsätze bereits vor 12 Jahren, im ersten Bande meiner „Monographie der Kalkschwämme“ erschienen<sup>1)</sup>. Die Anschauungen, welche ich daselbst über „die Keimblätter-Theorie und den Stammbaum des Thierreichs“ aufstellte (l. c. p. 464), entwickelte ich weiter in einer Reihe von Abhandlungen, welche in den Jahren 1873—1877 in der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft veröffentlicht wurden<sup>2)</sup> und welche sodann gesammelt 1877 in den „Studien zur Gastraea-Theorie“ erschienen. Eine kurze Zusammenfassung dieser ausführlichen Erörterungen in gedrängterer und mehr allgemein-verständlicher Form gab ich im ersten und achten Vortrage meiner Anthropogenie (I. Aufl. 1874; III. Aufl. 1877). Die hier niedergelegten Anschauungen über die Homologie der Keimblätter, die phylogenetische Classification des Thierreichs, das Verhältniss der Palingenie zur Cenogenie, die verschiedenen Hauptformen der Eifurchung und Gastrulabildung u. s. w. fanden zwar anfangs wenig Beifall und enthielten natürlich — wie alle solche weitgreifenden Generalisationen — viele Irrthümer im Einzelnen; allein im Grossen und Ganzen gewannen sie doch mehr und mehr Anerkennung, und ich darf heute — nach vielen und lebhaften Kämpfen — wohl mit Genugthuung darauf hinweisen, dass die wichtigsten Principien der vergleichenden Entwicklungsgeschichte in der von mir behaupteten Richtung jetzt von der grossen Mehrzahl der betreffenden Forscher weiter verfolgt werden, und dass vor Allem die phylogenetische Bedeutung der ontogenetischen Thatsachen fast allgemein anerkannt wird.

Eine sehr dankenswerthe Unterstützung und Bestätigung erhielt meine Gastraea-Theorie durch den englischen Zoologen E.

<sup>1)</sup> E. HAECKEL, Philosophie der Kalkschwämme, 1872 (I. Band der Monographie der Calcispongien, p. 450—484); „das biogenetische Grundgesetz“ p. 471.

<sup>2)</sup> Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. VII, p. 555—560; Bd. VIII, p. 1—55; Bd. IX, p. 402—508; Bd. XI, p. 1—98.

RAY-LANKESTER, der gleichzeitig und unabhängig von mir sich mit denselben Problemen beschäftigte und nur wenig später (1873) die ersten Grundzüge seiner phylogenetischen Theorie veröffentlichte<sup>1)</sup>; 1877 gab derselbe eine ausführliche Anwendung derselben auf die Classification des Thierreichs<sup>2)</sup>.

Die wichtigste Lücke und das schwierigste Problem, welches ich in meiner Gastraea-Theorie und in den daran geknüpften Erörterungen noch offen gelassen hatte, betraf die Entwicklung der Leibeshöhle und des mittleren Keimblattes; diese wurde in der erwünschtesten Weise ausgefüllt durch die Coelomtheorie der Brüder OSCAR und RICHARD HERTWIG, welche das vierte Heft ihrer interessanten „Studien zur Blättertheorie“ bildet<sup>3)</sup>. Nachdem dieselben schon vorher in ihren Untersuchungen über die Entwicklung der Actinien, der Chaetognathen, der Ctenophoren und der Insecten eine Reihe von wichtigen Beiträgen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte geliefert hatten, gelang es ihnen in der „Coelomtheorie“, durch umfassende vergleichende Untersuchung der Ontogenie einerseits, durch gedankenreiche logische Beziehung derselben auf die Phylogenie andererseits eine Anzahl der dunkelsten noch offenen Fragen glücklich zu beantworten; sie lieferten damit den Beweis, wie fruchtbar das biogenetische Grundgesetz als heuristisches Princip sich auch bei Lösung der schwierigsten Entwicklungsprobleme bewährt. Einen weiteren Beweis dafür geben die Untersuchungen von OSCAR HERTWIG über „die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere“<sup>4)</sup>.

Mit Bezug auf die principiellen Hauptprobleme der vergleichenden Entwicklungsgeschichte gelangten die Gebrüder HERTWIG in ihrer Coelomtheorie bedeutend weiter, als der verdienstvolle englische, der Wissenschaft durch allzufrühen Tod entrissene Naturforscher FRANCIS BALFOUR, welcher 1879 in seinem „Handbuch der vergleichenden Embryologie“ den ersten Versuch unternahm, die bunte Masse der umfangreichen, in den letzten Decennien mächtig gewachsenen embryologischen Litteratur übersichtlich zusammenzustellen und vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus

1) RAY-LANKESTER, On the primitive cell-layers of the embryo. Ann. and Mag. N. Hist. 1873. Vol. XI, p. 321—338.

2) RAY-LANKESTER, Notes on embryology and classification. Quart. I. micr. sc. Vol. XVII. 1877.

3) OSCAR und RICHARD HERTWIG, Die Coelomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena, 1881.

4) Jenaische Zeitschrift für Naturw. 1882, XV, p. 286.

zu beleuchten. So grosse Anerkennung auch dieser schwierige erste Versuch als solcher verdient, so ist doch nicht zu leugnen, dass die kritische „Vergleichung“ in demselben im Ganzen sehr mangelhaft ausfällt. Das liegt einerseits daran, dass BALFOUR viel zu wenig die palingenetischen und cenogenetischen Prozesse auseinander hielt, andererseits daran, dass er viel zu sehr die Resultate der vergleichenden Anatomie aus den Augen liess. Dieses letztere Verfahren werden ihm allerdings gerade diejenigen Embryologen zum besondern Verdienste anrechnen, die (wie z. B. GÖTTE) überhaupt die vergleichende Anatomie vom Aufbau der Phylogenie ausschliessen wollen, und die Ontogenie allein als massgebend betrachten. Ich habe meine entgegengesetzte Ansicht in der Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte“ (1875) ausführlich begründet, und bin auch heute noch der Ueberzeugung, dass wir nur durch das Zusammenwirken der vergleichenden Anatomie und Ontogenie zu einer naturgemässen Behandlung der Phylogenie gelangen werden. Das grundlegende Lehrbuch der vergleichenden Anatomie von GEGENBAUR, die erste vollständige Anwendung der phylogenetischen Methode auf diese Wissenschaft, zeigt uns, wie viele wichtige Probleme der Phylogenie nur mit Hülfe jener morphologischen Disciplin zu lösen sind, und zwar besonders solche, in denen uns die Ontogenie (in Folge cenogenetischer Veränderungen) keine oder nur mangelhafte Auskunft giebt. Vergleicht man HERTWIG'S Coelomtheorie mit den entsprechenden Abschnitten in BALFOUR'S vergleichender Embryologie, so erkennt man deutlich das Uebergewicht der ersteren, dadurch bedingt, dass sie nicht bloss die Ontogenie, sondern in gleichem Maasse auch die vergleichende Anatomie für ihre phylogenetische Beurtheilung der Entwicklungsprozesse zu Rathe ziehen.

Die tektogenetische Theorie, welche die Berechtigung der phylogenetischen Theorie bestreitet und die ontogenetischen Phaenomene aus sich selbst, ohne Beziehung zur Phylogenie, erklären will, hat ihren bedeutendsten und energischsten Vertreter in WILHELM HIS gefunden. Dieser Anatom ging, wie so viele Andere vor ihm, zunächst ausschliesslich von der Keimesgeschichte des Hühnchens aus, demselben schwierigen und gefährlichen Object, welches seit Beginn der embryologischen Forschungen das beliebteste, weil anscheinend bequemste Paradigma war, und welches doch — vermöge seiner starken cenogenetischen Ab-

änderungen — unter allen Wirbelthieren mit am wenigsten geeignet ist, zu einer klaren Erkenntniss der massgebenden palingenetischen Vorgänge zu gelangen. Indem His die Keimscheibe des bebrüteten Hühneries auf das Genaueste — mit Hülfe von Massstab und Lineal — untersuchte und deren Veränderungen womöglich in mathematische Formeln zu bringen suchte, gelangte er zu der Ueberzeugung, dass die ganze individuelle Entwicklung des Thierkörpers durch verhältnissmässig sehr einfache mechanische Momente bedingt werde (Spannungen von elastischen Platten in Folge wechselnder Wachstumsgrössen gewisser Theile, Faltungen derselben in Folge von mechanischen Widerständen u. s. w.). Diese „mechanischen Kräfte“ stehen unter der Herrschaft „eines verhältnissmässig einfachen Wachstumsgesetzes, welches das einzig Wesentliche bei der Entwicklung ist“. Indem His die am Vogelei gewonnenen Anschauungen ohne Weiteres auf die anderen Wirbelthiere überträgt, stellt er den Satz auf, dass die ganze Mechanik der Embryogestaltung auf ein einfaches Problem zurückzuführen ist, auf das „Problem von den Formveränderungen einer ungleich sich ausdehnenden elastischen Platte“. Diesen Grundsatz suchte er mit einem grossen Aufwande von mathematisch-physikalischen Formeln näher zu begründen in seinen umfangreichen „Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes“ (1868). In mehr populärer Form erläuterte er jenes Princip in der Schrift über „Unsere Körperform“ (1875). Für seinen principiellen Standpunkt ist aber besonders bezeichnend die Rede „über die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte für die Auffassung der organischen Natur“ (1870).

Die tektologischen Theorien, die His in diesen Schriften entwickelt, zerfallen in zwei verschiedene Gruppen, welche in keinem inneren Zusammenhange stehen, und die wir kurz als die „Parablastentheorie“ und die „Sartricaltheorie“ bezeichnen wollen. Beide werden zunächst für die Wirbelthiergruppe geltend gemacht, im Princip aber auf das ganze Thierreich ausgedehnt. Die „Parablastentheorie“, die wir in ihrem heutigen Gewande im nächsten Abschnitte näher betrachten wollen, läuft im Grunde auf eine „Symbiose der Wirbelthiere“ hinaus. Die Sartricaltheorie hingegen behandelt jenes grosse unbekannte „Wachstumsgesetz“, welches das einzig Wesentliche bei der embryonalen Entwicklung sein soll. Ueber die eigentliche Natur desselben erfahren wir leider gar nichts; dagegen wird es an mehreren Beispielen drastisch

erläutert, welche ich als die „Briefcouverttheorie“, die „Höllentalpentheorie“ u. s. w. im 24sten Vortrage meiner „Anthropogenie“ vom phylogenetischen Standpunkte aus beleuchtet habe (III. Aufl. 1877, p. 53, 655). Eine ausführlichere Kritik derselben habe ich 1875 in meiner Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte“ gegeben<sup>1)</sup>.

Die Aufnahme, welche die tektogenetischen Theorien von His unter den Embryologen fanden, war von Anfang an sehr verschieden. Viele bewunderten darin den Beginn einer neuen Aera der Entwicklungsgeschichte, die jetzt als „exacte Naturwissenschaft“ mechanisch erklärt und mathematisch begründet werde. Vor Allen waren davon viele Physiologen entzückt, um so mehr als His selbst mit besonderem Nachdruck den „physiologischen“ Character seiner „mechanischen“ Entwicklungs-Theorie hervorhob<sup>2)</sup>. Da die Mehrzahl der heutigen Physiologen mit der vergleichenden Entwicklungsgeschichte unbekannt ist, erscheint jener Beifall sehr begreiflich; leider müssen wir nur hinzufügen, dass er auf einem grossen Irrthum beruht. Denn alle jene „mechanischen“ Erklärungs-Versuche von His, sammt den schönen dazu verwendeten mathematischen Formeln, passen auf

<sup>1)</sup> Sartricaltheorie oder „ontogenetische Schneidertheorie“ wird der ganze Complex „mechanischer“ Entwicklungstheorien von His schon seit längerer Zeit in morphologischen Kreisen deshalb genannt, weil „in seiner Vorstellung die bildende Mutter Natur weiter nichts als eine geschickte Kleidermacherin ist. Durch verschiedenartiges Zuschneiden der Keimblätter, Krümmen und Falten, Zerren und Spalten derselben gelingt es der genialen Schneiderin (— *Saratrix natura* —) leicht, alle die mannichfaltigen Formen der Thierarten durch *Entwicklung* zu Stande zu bringen“. (Anthropogenie, III. Aufl. 1877, p. 655).

<sup>2)</sup> Da His (— der Leipziger Anatom! —) auch noch in seiner neuesten bezüglichen Schrift („Parablast“, 1882, l. c. p. 89) die physiologische Tendenz seiner „mechanischen Entwicklungstheorie“ betont und sie den „morphologischen Gesichtspunkten“ der bisherigen Embryologie gegenüberstellt, möchten wir uns doch den Hinweis erlauben, dass eine wirkliche, exact-physiologische (d. h. chemisch-physikalische) Erklärung der morphologischen Entwicklungsphänomene bisher von ihm so wenig als von irgend einem anderen Embryologen gegeben worden. Es ist aber sehr charakteristisch für His, dass er die menschliche Anatomie, d. h. eine rein morphologische Wissenschaft, seit langer Zeit an einer der grössten deutschen Universitäten vertritt und sich dabei beständig bemüht, sie als Magd in den Dienst der Physiologie zu stellen, ähnlich wie im Mittelalter die Philosophie als Magd der Theologie fungirte.

die morphologischen Prozesse, welche sie exact erklären sollen, „wie die Faust aufs Auge“. Beide decken sich im besten Falle nur äusserlich, während im inneren Wesen der grösste Gegensatz besteht.

Nach meiner eigenen Ueberzeugung ist die tektogenetische Theorie von HIS — und zwar ebensowohl die Parablasten-Theorie als die Sartrical-Theorie — von Anfang bis zu Ende ein einziges grosses Labyrinth von Irrwegen und sowohl der principielle Standpunkt von HIS, als sämtliche daraus abgeleitete Folgerungen sind völlig falsch und naturwidrig. Ich habe diesem unversöhnlichen Gegensatze von Anfang an den entschiedensten Ausdruck gegeben, in der Biologie der Kalkschwämme (1872), in den Studien zur Gasträa-Theorie (1873), in der Anthropogenie (1874) und namentlich in den „Zielen und Wegen der heutigen Entwicklungsgeschichte“ (1875; Jen. Zeitschr. Bd. X, Suppl.). Ich kann heute nur noch hinzufügen, dass meine bisherigen Erfahrungen jene feste Ueberzeugung lediglich bestätigt haben. Uebrigens waren mehrere unserer ersten Morphologen — ich nenne nur GEGENBAUR und MAX SCHULTZE — von Anfang an derselben Ansicht, und gegenwärtig ist es wohl die grosse Mehrzahl.

Vielleicht das Meiste zur Anerkennung und Verbreitung der tektogenetischen Theorien von HIS hat KÖLLIKER beigetragen, der diese „genialen Conceptionen“ von Anfang an bewunderte und ihnen in der zweiten Auflage seiner weitverbreiteten „Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere“ (1876) an verschiedenen Stellen eine ausführliche Besprechung widmete. Er stimmt „im Wesentlichen mit HIS überein und weicht offenbar mehr nur in der Auffassung der Einzelvorgänge ab, als in den Grundanschauungen“ (1876, l. c. p. 397). Die Sartrical-Theorie oder der Versuch von HIS, die ganze Ontogenie auf rein mechanische Verhältnisse zu begründen, verdient nach KÖLLIKER „nicht bloss deshalb alle Beachtung, weil sie der erste Versuch ist, die Formbildung im Sinne der neueren Naturforschung logisch zu begründen, sondern weil sie auch unstreitig viel Wahres an sich trägt“ (p. 28). „Da eine mathematische Begründung das Endziel der Wissenschaft ist, verdient schon aus diesem Grunde der Versuch von HIS alle Beachtung“ (p. 394). Die Parablasten-Theorie begrüsst KÖLLIKER als eine „neue Bahn der Entwicklungsgeschichte —, die, wenn sie als richtig sich ergäbe, nicht nur die Bildung der Keim-

blätter aufklären, sondern auch der ganzen Embryologie eine neue Grundlage geben würde“ (p. 24).

Da ich die Parablasten-Theorie und ihre neuesten Wandlungen nachstehend ausführlicher besprechen werde, will ich hier nur über die Sartrical-Theorie von His noch einige Worte sagen. Entkleiden wir diese wunderbare „geniale Conception“ des mathematisch-physikalischen Aufputzes, der zu ihrem wahren Wesen in keiner Weise passt, so lässt sich der übrig bleibende Kern wohl hinlänglich in folgenden Sätzen characterisiren:

1) Das universale „Wachstums-Gesetz“ von His, welches als „einzig wesentliche Ursache“ alle embryonale Entwicklung bedingen soll, ist nichts Anderes als eine „Ontogenetische Lebenskraft“ (*natura sartrix*); es gleicht in dieser Beziehung dem „grossen unbekanntem Entwicklungsgesetz“ von KÖLLIKER, welches eine phylogenetische Lebenskraft repräsentirt. 2) Da über die eigentliche Natur dieser beiden „grossen Unbekannten“ nichts weiter gesagt wird, als dass sie „mechanische Principien“ sind, ihre Zurückführung auf bekannte Naturkräfte aber in keiner Weise geschieht, so tragen dieselben Nichts zur wahren Erklärung der organischen Entwicklung bei. 3) Eine causale Beziehung zwischen den beiden „grossen Unbekannten“ ist völlig ausgeschlossen; sowohl His als KÖLLIKER sind entschiedene Gegner der phylogenetischen Methode und perhorresciren das „biogenetische Grundgesetz“. In dieser Beziehung denkt der erstere klarer und consequenter als der letztere. Als entschiedener Gegner der Descendenz-Theorie verwirft His die Phylogenie überhaupt, und verurtheilt ihre Anwendung auf die Ontogenie als einen „weiten Umweg“, dessen die ontogenetischen Thatsachen („als unmittelbare Folgen physiologischer Entwicklungs-Principien“) zu ihrer Erklärung gar nicht bedürfen“<sup>1)</sup>.

Man kann in der That His nur Dank wissen, dass er selbst hier und an andern Orten seinen Gegensatz zu unserer phylogenetischen Auffassung der ontogenetischen Phänomene so scharf formulirt und zu einer entscheidenden Wahl zwischen den beiden möglichen Erklärungsweisen der letzteren gedrängt hat. Auf der einen Seite steht unsere ganze heutige Entwicklungslehre mit

<sup>1)</sup> In gleichem Sinne legt auch KÖLLIKER (im Vorwort zu seiner „Entwicklungsgeschichte“ 1879, p. VII) „das Hauptgewicht darauf, dass die Entwicklung aller Einzelwesen aus sich zu begreifen und gesetzmässig abzuleiten ist“, mit Ausschluss der Stammesgeschichte.

dem biogenetischen Grundgesetz und Allem was dazu gehört: Causal-Nexus zwischen Ontogenie und Phylogenie, Unterscheidung von Palingenie und Cenogenie, Wechselwirkung der Vererbung und Anpassung. Auf der andern Seite steht die „mechanische“ Sartrical-Theorie von His und Alles was dazu gehört (— unter völligem Ausschluss der Phylogenie! —), als: Höllenlappen-, Briefcouvert-, Gummischlauch-Theorie etc.

Ueberblicken wir die gesammte ontogenetische Litteratur der Gegenwart, so glauben wir wohl nicht in der Annahme irre zu gehen, dass die grosse Majorität der Naturforscher ihre Wahl zwischen jenen beiden entgegengesetzten Wegen bereits getroffen hat, und zwar zu Gunsten des ersteren. Sind doch selbst viele Freunde von His's Sartrical-Theorie, welche anfänglich dieselbe mit Jubel begrüsst und sich durch die mathematischen Formeln ihres äusseren Gewandes blenden liessen, später an ihr gänzlich irre geworden und haben sie zuletzt stillschweigend aufgegeben. Um so mehr mussten wir erstaunen, als in neuester Zeit von mehreren Seiten her der Versuch gemacht wurde, die interessante Leiche der *Natura saratrix* aufs Neue zu galvanisiren und einige Zuckungen, welche hierbei die Parablasten-Theorie zeigte, für werthvolle Symptome wirklicher Lebens-Reste auszugeben. Sehen wir nun etwas näher zu, wie es sich mit dieser Auferstehung verhält, und ob wirklich jene „genialen Conceptionen der ganzen Embryologie eine neue Grundlage geben“.

---

## II. Archiblast und Parablast.

In einer ausführlichen Abhandlung über „Archiblast und Parablast“ hat im vorigen Jahre WALDEYER <sup>1)</sup> die Frage vom Ursprung der Gewebe aus den Keimblättern eingehend besprochen und dabei den Versuch gemacht, die scharfen, hierbei hervorgetretenen Gegensätze zu vermitteln. Wir können diesen Versuch nicht für gelungen halten und halten überhaupt jeden derartigen Vermittlungs-Versuch für aussichtslos; aus dem einfachen Grunde, weil es sich hierbei um tiefgreifende Gegensätze in der allgemeinen Auffassung der wichtigsten Entwicklungs-Principien handelt. Entweder — Oder! — Entweder sind alle Gewebe des Thierkörpers archiblastisch, d. h. ihre Zellen sind sämmtlich Abkömmlinge

---

<sup>1)</sup> Arch. für mikrosk. Anat. 1883, Bd. 22, p. 1—77.

der befruchteten Eizelle, — oder dies gilt nur für einen Theil derselben, während der andere Theil ganz unabhängig davon aus fremden, in den Keim eingewanderten Zellen hervorgegangen ist: der Nebenkeim von His oder der Parablast.

Die wichtigsten Principien der „Parablasten-Theorie“ lassen sich in folgenden fünf Sätzen zusammenfassen: 1) Der Wirbelthier-Keim besteht aus zwei völlig verschiedenen und von einander unabhängigen Theilen, dem Hauptkeim (*Archiblastus*) und dem Nebenkeim (*Parablastus*). 2) Der Archiblast allein entsteht aus dem Bildungsdotter der befruchteten Eizelle, und alle Zellen, welche denselben zusammensetzen, sind Abkömmlinge der Furchungszellen. 3) Der Parablast hingegen entsteht aus dem weissen Nahrungsdotter, völlig unabhängig vom Archiblasten, und alle Zellen, welche denselben zusammensetzen, sind Abkömmlinge von Follikel-Zellen der Membrana granulosa, welche aus dem mütterlichen Körper in den Dotter des Eies eingedrungen sind. 4) Der Archiblast (ein Erbtheil von beiden Eltern) entwickelt das gesammte Nervengewebe, das Gewebe der quergestreiften und der glatten Muskeln, sowie dasjenige der echten Epithelien und der Drüsen. 5) Der Parablast hingegen (— „eine rein mütterliche Mitgift“ —) entwickelt keines der erstgenannten Gewebe, sondern ausschliesslich die sämmtlichen Gewebe des Blutsystems (Blutzellen, Endothel der Gefässe) und die sämmtlichen Bindsustanzen.

In einem Punkte müssen wir zunächst His unsere volle Anerkennung zollen, darin nämlich, dass er mit heroischer Energie und mit der grössten Consequenz alle Folgerungen aus den eben angeführten Hauptpunkten seiner Parablasten-Theorie von Anfang an bis heute durchgeführt hat und mit unerschütterlicher Festigkeit sie auch heute noch vertheidigt. Keinen Zweifel darüber lässt sein letzter, 1882 erschienener „Rückblick“ auf dieselbe<sup>1)</sup>, in welchem er seine theoretischen Betrachtungen, „zunächst für die Wirbelthiere, nochmals in aller Schärfe“, in folgendem Satze zusammenfasst: „die Wandungen der primitiven Gefässe, das Blut und die Anlagen sämmtlicher Bindsustanzen des Körpers stammen aus einem eigenen, von früh ab räumlich geschiedenen Keim, dem Nebenkeim oder Parablast. Sie treten secundär in den Körper des Embryo ein und durchwachsen successive die offen stehenden Lücken desselben, theilweise dieselben erfüllend, theils sie wandständig bekleidend. Eine

<sup>1)</sup> WILHELM HIS, Die Lehre vom Bindsustanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten. Arch. für Anat. u. Physiol. 1882, p. 62.

scharfe Trennung zwischen parablastischen und archiblastischen Geweben besteht sonach in genetischer Hinsicht ebenso wohl als in histologischer und physiologischer“.

Der durchgreifende Gegensatz zwischen den beiden, von einander völlig unabhängigen Keimtheilen, den Hrs hier nochmals in aller Schärfe aufstellt, betrifft also 1.: die völlig verschiedene Herkunft beider; 2.: ihre völlig verschiedenen histologischen Producte; und 3.: ihre völlig verschiedenen physiologischen Eigenschaften. Das Hauptgewicht wird dabei aber auf den ganz verschiedenen Ursprung beider gelegt, wie aus folgenden Worten hervorgeht: „die Zellen der Granulosa sind nichts Anderes, als die innerste Schicht von Bindegewebs-Zellen, welche die aus Spindelgewebe gebildete Follikelwand überschritten haben. Aus den Granulosa-Zellen geht nun aber der gesammte Nebendotter, also auch der Nebenkeim hervor. Wir haben sonach in der That zwei Gewebefamilien, von welchen jede seit der Zeit der ersten Entstehung in geschlossener Reihenfolge sich fortgepflanzt hat, jeweilen mit der anderen Familie zu gemeinsamen Bau sich vereinigend, niemals aber dem Character untreu werdend, den sie einmal erhalten. Es ist dies, wie man sieht, eine Complication auf einem Gebiete, auf welchem die neueren Arbeiten über die Entstehung organischen Lebens sie am wenigsten hätte erwarten lassen“.

Schon vor zehn Jahren (im 24. Vortrage meiner „Anthropogenie“) habe ich auf die ontogenetischen Thatsachen hingewiesen, welche mit der Parablasten-Theorie unvereinbar sind. Selbstverständlich kann ja nur dann ein solcher Antagonismus beider Keimbestandtheile existiren, wenn von Anfang an eine vollständige und deutliche Sonderung des archiblastischen Bildungsdotters und des parablastischen Nahrungsdotters ausgeprägt ist; also bei „meroblastischen“ Eiern. Dahin gehören unter den Wirbelthieren die diseoblastischen Eier der Selachier, Teleostier, Reptilien und Vögel. Hier wäre wenigstens die Möglichkeit gegeben, dass wirklich Granulosa-Zellen in den Nahrungsdotter einwanderten und als selbstständige Grundlagen des Parablasten sich ganz unabhängig von den Furchungszellen des Bildungsdotters weiter entwickelten. Diese Möglichkeit fehlt aber bei den holoblastischen Eiern der Acranier, Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien und Säugethiere, wo die Furchung zwar eine inaequale, aber doch eine totale ist, und wo alle späteren Gewebs-Elemente nachweislich von diesen

Furchungszellen abstammen; gleichviel ob ein wirklicher „Dotter-sack“ sich eine zeitlang weiter erhält oder nicht. Die sogenannten „Dotterzellen“ des letzteren sind ja echte Entoblastzellen und ganz verschieden von den parablastischen „Dotterkugeln“, welche His in den meroblastischen Eiern von Granulosa-Zellen ableitet.

Die stärksten Argumente gegen die Parablasten-Theorie liefert unter den Wirbelthieren der palingenetische *Amphioxus*, dessen ausserordentliche Bedeutung, als letzter überlebender Rest der alten Acranier-Gruppe, auch hier sich bewährt. Zwar ist die Eifurchung des *Amphioxus* nicht, wie ich früher nach den bahnbrechenden Untersuchungen von KOWALEWSKY (1866) annahm, vollständig aequal (oder primordial), sondern bereits ein wenig inaequal, wie die genaueren Beobachtungen von HATSCHKE (1882) ergeben haben. Indessen die Amphigastrula, die daraus hervorgeht, steht der reinen Archigastrula noch ganz nahe, und — was das Wichtigste ist — die Blastula des *Amphioxus* ist eine Hohlkugel, deren Wand, das Blastoderm, eine einzige einfache Epithel-Schicht bildet; durch Invagination derselben entsteht eine Gastrula, die lediglich aus zwei einfachen Epithel-Schichten besteht, den beiden primaeren Keimblättern. Diese gehen unmittelbar und vollständig in den Amphioxus-Körper über, ohne dass es irgendwo zur Bildung eines Dottersackes oder eines andern Körpertheiles käme, an welchen sich auch nur der entfernte Verdacht einer parablastischen Einwanderung von Granulosa-Zellen knüpfen könnte; ohnehin ist diese ja durch die besonderen Verhältnisse, unter denen sich die Gastrula des *Amphioxus* entwickelt, völlig ausgeschlossen. Und dennoch besitzt der *Amphioxus* alle die angeblich „parablastischen“ Gewebe, wie alle übrigen Wirbelthiere: Blutgefäße und Blut, Bindegewebe verschiedener Form. Alle diese Gewebe entstehen hier gleich allen übrigen einzig und allein aus Zellen, welche directe Abkömmlinge jener beiden einfachen Epithelblätter der Gastrula sind<sup>1)</sup>. Ganz dasselbe, was so unzweideutig durch die archi-

<sup>1)</sup> Ich war daher vollkommen berechtigt, schon vor 10 Jahren in der Anthropogenie zu sagen: „Die Gastrula des *Amphioxus* wirft für sich allein schon die ganze künstliche Parablasten-Theorie von His über den Haufen. Denn diese Gastrula lehrt uns, dass alle verschiedenen Organe und Gewebe des ausgebildeten Wirbelthieres ursprünglich sich einzig und allein aus den beiden primären Keimblättern entwickelt haben. Der ausgebildete *Amphioxus* besitzt ein differenzirtes Gefässsystem und ein

blastische Gastrula des Amphioxus bewiesen wird, das gilt auch von der stärker modificirten und mehr „cenogenetischen“ Gastrula der amphiblastischen Cyclostomen, Ganoiden und Amphibien. Denn auch hier unterliegt es gar keinem Zweifel, dass sämtliche Zellen, welche den Körper der Blastula und nachher der Gastrula zusammensetzen, echte Furchungszellen, d. h. Abkömmlinge der einfachen Eizelle sind. Von eingewanderten Granulosa-Zellen, die sich selbstständig zu parablastischen „Dotterzellen“ entwickeln und den ersteren gegenüberstellen, kann hier gar keine Rede sein. Wie ich bereits in der Gastraea-Theorie betonte, und wie auch neuerdings WALDEYER (p. 36) mit Recht hervorhebt, ist diese Thatsache von grösstem Gewichte; und es bleibt geradezu unbegreiflich, wie HIS — trotz langjähriger Beschäftigung mit diesem Gegenstande — dieselbe einfach ignorirt und ohne Weiteres die echten kernhaltigen „Dotterzellen“ der Amphibien und der anderen amphiblastischen Wirbelthiere mit den kernlosen „Dotterkugeln“ der Vögel und der anderen discoblastischen Vertebraten identificirt; die ersteren sind echte „Furchungszellen“ und entstehen erst in Folge der Furchung; die letzteren sind blosse geformte Dottertheile und bestehen vor wie nach der Furchung. Mit vollem Nachdruck schliesst sich auch WALDEYER dieser Auffassung an, indem er hervorhebt, dass „man niemals eine Amphibien-Dotterzelle und deren Abkömmlinge mit einer Dotterkugel vom Vogel, Knochenfisch etc. vergleichen kann.“

Wie ich in diesen principiell wesentlichen Punkte mich mit WALDEYER in Übereinstimmung befinde, so auch in Bezug auf das ganze Verhältniss des Bildungsdotters zum Nahrungsdotter, und in Bezug auf die Einheit der zusammenhängenden Reihe, welche alle verschiedenen Eier je nach dem verschiedenen Gehalte an Nahrungsdotter darstellen. „Es besteht kein principieller Unterschied zwischen holoblastischen und meroblastischen Eiern, sondern nur eine graduelle Verschiedenheit, je nach der Quantität des an der Bildung des Eies participirenden Nahrungsdotters“ (l. c. p. 36—45). Wie ich schon in der An-

---

im ganzen Körper ausgebreitetes Gerüste von Geweben der Binde-substanz, so gut wie alle anderen Wirbelthiere, und doch ist ein Nebenkeim, aus dem diese Gewebe im Gegensatze zu den übrigen hervorgehen sollen, hier überhaupt gar nicht vorhanden!“ (1874, l. c. p. 629).

thropogenie hervorhob <sup>1)</sup> und ausführlicher in meinen vergleichenden Untersuchungen über die Eifurchung begründete <sup>2)</sup>, ist ja „der Nahrungsdotter ein secundäres cenogenetisches Product, welches den primaeren palingenetischen Entwicklungsgang des Keimes zwar vielfach abändern und verdecken, aber dessen morphologische Bedeutung nicht im Mindesten abschwächen kann“. (Gastraea-Theorie p. 76). Fünf principielle Punkte von grosser Bedeutung sind hierbei vor allem festzuhalten:

1. Das Ei bleibt in allen Fällen eine einfache Zelle, gleichviel ob dasselbe eine kaum merkliche Menge von Nahrungsdotter aufgenommen hat (*Amphioxus*) oder eine mässige Quantität (*Cyclostomen*, Amphibien) oder eine colossale Masse (Reptilien, Vögel); dass in allen diesen Fällen das Ei wirklich eine einfache Plastide oder ein selbständiger „Elementar-Organismus“, ein einziges „Individuum erster Ordnung“ bleibt, ergibt sich einfach erstens aus seiner Entstehungsgeschichte, zweitens aus seinem Verhalten beim Furchungs-Process selbst; denn alle Kerne der Furchungszellen sind ja Abkömmlinge des Eikernes. Bei Thieren mit sehr grossem Nahrungsdotter kann dieser direct durch Aufnahme von Follikelzellen, Leucocyten oder andern Zellen des mütterlichen Körpers wachsen; aber diese „gefressenen“ Zellen verlieren damit ihre Selbständigkeit und dienen bloss als Proviant für die Eizelle.

2. Der Nahrungsdotter ist nicht eine äussere Zugabe zur Eizelle (im Gegensatze zum Bildungsdotter), sondern wird stets in das Innere desselben aufgenommen; gleichviel ob das Protoplasma mehr gleichmässig den Dotter einschliesst (bei den periblastischen Eiern der Gliederthiere) oder einseitig sich grösstentheils um das peripherisch gelegene Keimbläschen anhäuft (bei den discoblastischen Eiern der Vögel etc.). Mit Recht hebt auch WALDEYER dies besonders hervor: „da die Ablagerung des Dotters in das Innere des ursprünglichen Ei-Protoplasma geschieht, so wird letzteres zugleich auch allseitig nach der Peripherie verschoben, und es wird immer um den Dotter eine dünne Protoplasmarine gelagert bleiben, welche Alles einschliesst und in den rundlichen oder linsenförmigen Keim übergeht. Ge-

<sup>1)</sup> Anthropogenie, 1874, p. 137—166; VIII. Vortrag: Die Eifurchung und die Keimblätterbildung.

<sup>2)</sup> Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jena, Zeitschr. 1875; Bd. IX, p. 402. Gastraea-Theorie, II; p. 61, Taf. II—VIII.

nau so ist es ja auch bei der Fettzellenbildung.“ (l. c. p. 12.) Schon vor 18 Jahren ist dieselbe Auffassung des Nahrungsdotters — nach unserer Überzeugung die allein richtige — von GEGENBAUR ganz klar begründet worden<sup>1)</sup>. Auch die grosse gelbe Dotterkugel des Hühner-Eies bleibt bis zur Befruchtung und Furchung eine einfache Zelle, indem von der excentrischen Hauptmasse des discoidalen „Bildungsdotters“ eine dünne protoplasmatische „Dotterrinde“ ausgeht, welche die ganze colossale Proviand-Kugel einschliesst; die äussere Oberfläche der (unbefruchteten) gelben Dotterkugel des Huhns ist die äussere Oberfläche einer kolossal ausgedehnten kugeligen Zelle, vollkommen vergleichbar einer sehr grossen Fettzelle.

3. Die Furchung betrifft in allen Fällen das ganze Ei; strenggenommen sind alle Eier holoblastisch. Wie WALDEYER mit Recht hervorhebt und GÖTTE speciell für die Wirbelthiere nachwies, wie ich selbst bereits in der Gastraea-Theorie zeigte, ist eine scharfe Grenze zwischen der inaequalen und discoidalen Furchung überhaupt nicht zu ziehen; nur die grössere Quantität des Nahrungsdotters unterscheidet die letztere von der ersteren. In allen Fällen kommt, — wie bei jeder anderen Zelltheilung — als wirklich activer Bestandtheil des Eies allein das Protoplasma und der Kern in Betracht, während der Nahrungsdotter, als aufgenommener Proviand-Vorrath, sich vollkommen passiv verhält. Bei der inaequalen Furchung lässt sich meistens unmittelbar darthun, dass die grossen vegetativen oder entoblastischen, durch den ansehnlichen Nahrungsdotter aufgeblähten Furchungszellen ebenso gut ihren Kern besitzen und ebenso gut echte Zellen sind, als die kleinen animalen oder exoblastischen Furchungszellen (ohne Nahrungsdotter). Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung jene Eier (vieler niederen Wirbellosen), bei welchen bereits die beiden ersten Furchungszellen von sehr verschiedener Grösse sind und schon die erste Theilung die Eizelle in eine kleine animale Segmentelle (die Mutterzelle des Exoblast) und eine grosse vegetative Segmentelle (die Mutterzelle des Entoblast) zerlegt. Die erstere theilt sich viel rascher und öfter, die letztere weit langsamer und seltener. Wird diese letztere durch weitere Aufnahme von viel Nahrungsdotter noch grösser und träger, so wird ihre Theilung sehr bedeutend ver-

<sup>1)</sup> GEGENBAUR, Wirbelthier-Eier mit partieller Dottertheilung. Arch. f. Anat. u. Phys. 1866.

zögert, und die inaequale Furchung geht in die discoidale über. Es lässt sich daher mit Sicherheit annehmen, (— was oft nur schwer durch directe Beobachtung zu beweisen sein dürfte —) dass auch bei der discoidalen Furchung die ganze träge und schwerfällige vegetative Hälfte dem Furchungs-Process unterliegt und durch fortgesetzte Kerntheilung (— wenn auch spät und langsam —) entoblastische Furchungszellen bildet: echte „Dotterzellen“. WALDEYER bezeichnet diese verspätete oder oft lange Zeit nach vollendeter Furchung des Exoblast noch fortdauernde Zelltheilung im Entoblast als „secundäre Furchung“ im Gegensatze zur primären; ich komme hierauf gleich zurück.

4. Je mehr die Masse des Nahrungsdotters und damit der Gegensatz zwischen exoblastischen und entoblastischen Furchungszellen zunimmt, desto mehr verliert die Zellspaltung, welche wir Eifurchung nennen, den Character der Zelltheilung; desto mehr wird sie zur Zellknospung<sup>1)</sup>. Strenggenommen würde eigentlich nur die aequale (reguläre oder primordiale) Furchung als „Theilung der Eizelle“ anzusehen sein, alle anderen Formen derselben als „Knospung.“ Indessen wird es wohl praktischer erscheinen, nur jene Furchungs-Formen als Gemination zu bezeichnen, in welchen von Anfang an die beiden ersten Furchungszellen einen deutlichen Gegensatz zeigen und die beiden Pole der Ei-Axe characterisiren; in diesem Falle erscheint die grosse vegetative (dotterreiche) Zelle am unteren Pole der Ei-Axe (oder die „Mutterzelle des Entoblast“) als die mütterliche Zelle, aus der durch Knospung am entgegengesetzten oberen Pole eine kleine animale (dotterarme) Zelle entsteht (die „Mutterzelle des Exoblast“). Sehr auffällig und deutlich ist diese Erscheinung bei jener inaequalen Furchung vieler Wirbellosen (Würmer, Mollusken etc.), wo die erste Furchungs-Ebene (— senkrecht zur Ei-Axe —) eine grössere vegetative von einer kleineren animalen Zelle trennt, und letztere als „Knospe“ der ersteren angesehen werden kann. Da aber zwischen dieser inaequalen und der discoidalen Furchung

---

<sup>1)</sup> Zelltheilung und Zellknospung, als die beiden Hauptformen der „Zellspaltung“ sind begrifflich in derselben Weise auseinander zu halten, wie Theilung und Knospung des vielzelligen Organismus, d. h. die Producte der Theilung sind coordinirt, von gleichem Alter und Formwerthe (Geschwister); hingegen die Producte der Knospung sind subordinirt, von ungleichem Alter und Formwerthe (Mutter und Tochter). Gen. Morphol. Bd. II, p. 38, 44.

alle Zwischenstufen existiren, und da die letztere phylogenetisch aus der ersteren entstanden ist, so darf man annehmen, dass auch von den discoblastischen Eiern (der Vögel, Reptilien, Fische, Cephalopoden) dasselbe gilt. Gleichviel ob die Eifurchung in diesem Sinne als Zellknospung oder (bei den archiblastischen Eiern) als Zelltheilung aufgefasst wird, in allen Fällen bleibt sie ein Spaltungs-Process, welcher die ganze Eizelle, nicht bloss den „Bildungsdotter“ derselben betrifft.

5. Der Dottersack der Thiere ist ein Bestandtheil des Embryokörpers und zwar ein Anhang des Urdarms; in gleicher Weise wie der Nahrungsdotter ein Bestandtheil der Eizelle ist. Diese Auffassung — schon in der Gastraea-Theorie begründet — steht in principiellern Gegensatz zu der älteren, auch jetzt noch von vielen Embryologen festgehaltenen Anschauung, wonach Dottersack und Embryo als unabhängige Theile einander gegenüber gestellt werden. Viele Missverständnisse und noch jetzt fortdauernde Streitigkeiten über den Ursprung der Gewebe würden sofort verschwinden, wenn man jene irrthümliche Anschauung fallen liesse. Eine grosse Rolle spielt dieselbe insbesondere noch bei den discoblastischen Eiern der Vögel; hier betrachten Viele das *Labium prostomii* oder den Lippenwulst des Urmundes (Keimwulst von KÖLLIKER, Randwulst von GÖTTE) als die scharfe Grenze zwischen dem Keim und dem Dotter; der erstere soll erst später den letzteren umwachsen und so den „Dottersack“ bilden. Diese „Umwachsung“ ist nach meiner Auffassung nur die nothwendige Folge der Invagination, mit welcher die Bildung der Discogastrula beginnt. Die Masse des Dotters ist aber von Anfang an ein Bestandtheil der vegetativen Körperhälfte, welche den Urdarm bildet; alle Zellen, welche früher oder später aus diesem Theil hervorgehen, (gleichviel ob durch primäre oder secundäre Furchung) sind nach ihrem Ursprung Entoderm-Zellen.

In allen angeführten Hauptpunkten stimmt WALDEYER vollkommen mit meiner bereits in der Gastraea-Theorie ausführlicher begründeten Auffassung vollständig überein und stellt sich ebenso entschieden der Parablasten-Theorie von HIS gegenüber. Gleich mir leitet er alle Zellen, welche den Thierkeim zusammensetzen und die Gewebe aufbauen, ohne Ausnahme von Furchungszellen ab und betrachtet sie alle als Descendenten der einfachen Eizelle. Die beiden primären Keimblätter sind auch für ihn die einzige Quelle der Gewebe-Bildung. Auch den mei-

sten einzelnen Argumenten, die WALDEYER in den ersten fünf Abschnitten seiner Abhandlung für diese Auffassung und gegen HIS geltend macht, kann man im Wesentlichen beipflichten. Umsomehr muss man erstaunen, in den beiden letzten Abschnitten derselben (VI. und VII.) die vorher gründlich widerlegte Parablasten-Theorie nicht allein aufs Neue wieder aufgenommen, sondern auch in gleicher Weise zur Classification der Gewebe verwendet zu sehen (p. 61); und am Schlusse endlich (p. 77) zu hören, dass „wir in dieser von HIS begründeten Lehre sicherlich einen bedeutenden Fortschritt der allgemeinen Embryologie und Anatomie erblicken dürfen.“

Dieser auffallende Widerspruch lässt sich nur dadurch erklären, dass WALDEYER unter „Parablasten“ in den ersten fünf Abschnitten seiner Abhandlung dasselbe, in den letzten beiden aber ganz etwas anderes versteht, als HIS; und so ist es auch in der That. Der Parablast von WALDEYER ist ein Theil seines Archiblasten, nämlich die Summe aller derjenigen Furchungszellen, welche die parablastischen Gewebe liefern: Blut- und Bindegewebe; diesen stellt er gegenüber den „eigentlichen“ Archiblasten, welcher Epithel-, Muskel- und Nervengewebe liefert. Aber alle Zellen des letzteren ebenso wohl wie des ersteren leitet er von Furchungszellen ab, und findet schliesslich den einzigen wesentlichen Unterschied beider Gewebs-Gruppen darin, dass die archiblastischen durch primäre, die parablastischen durch secundäre Furchung entstehen. Wie weit diese Auffassung berechtigt ist, werden wir nachher sehen. Hier wollen wir nur constatiren, dass der Parablast von WALDEYER seinen Namen nicht vermöge seines Ursprungs, sondern nur bezüglich seiner histologischen Producte verdient, dass er somit identisch ist mit dem besonderen „Bindegewebs-Blatt“, welches zuerst RAUBER. 1877 als *Desmoblast* unterschieden hatte <sup>1)</sup>.

In dem brennenden Hauptpunkte, der schliesslich der ganzen Parablasten-Theorie ihren eigenthümlichen „bestechenden“ (p. 8) Character giebt, nämlich in der dualistischen Lehre von dem selbständigen Ursprung des „Parablasten“, ist WALDEYER ein ebenso entschiedener Gegner von HIS, als wir selbst. Wir fürchten daher auch sehr, dass es „verlorene Liebesmühe“ ist, wenn WALDEYER die bittere Wahrheit, dass jene „bestechende“ Theorie von

<sup>1)</sup> RAUBER, Über den Ursprung des Bluts und der Binesubstanzen. Sitzungsber. Naturf.-Ges. Leipzig 1877, p. 27.

Anfang bis zu Ende ein grosser Irrthum ist, durch die liebenswürdigsten Wendungen His gegenüber zu versüssen sucht. Andererseits hoffen wir, dass dadurch sich His nicht irre machen lassen, sondern wie bisher mit der löblichsten Energie und Consequenz seine unverfälschte Parablasten-Theorie aufrecht erhalten wird, die bei Lichte betrachtet nichts Anderes ist, als eine Theorie von eigenthümlicher „Symbiose der Wirbelthiere.“

### III. Die Symbiose der Wirbelthiere.

Der lebhafteste Beifall, den die Parablasten-Theorie sowohl als die Sartrical-Theorie von His gleich anfänglich bei vielen Embryologen fand, der reiche Aufwand von mathematisch-verbrämter Schein-Gelehrsamkeit, welchen er zu ihrem „exakten“ Aufputz verwendete, ferner die Masse von Schriften, welche dieselben seit nunmehr 16 Jahren hervorgerufen haben, werden ihnen vermuthlich eine bleibende Stelle in der ontogenetischen Litteratur-Geschichte bewahren. Wie das vorige Jahrhundert sich bis zum Ende lebhaft mit den seltsamen Praeformations-Theorien von HALLER, BONNET, LEIBNITZ u. s. w. beschäftigte, trotzdem CASPAR FRIEDRICH WOLFF bereits 1759 den einzig wahren Weg der Epigenesis klar gezeigt hatte, so scheint auch unser Jahrhundert sich fortdauernd mit den noch seltsameren tectologischen Theorien von His beschäftigen zu wollen, trotzdem die diametral entgegenstehenden Grundsätze von DARWINS' Descendenz-Theorie von Jahr zu Jahr auch unter den Embryologen immer allgemeinere Anerkennung gewinnen.

Die Erinnerung an diese historische Parallele ist hier vielleicht nicht überflüssig. Denken wir nur daran, dass WOLFF in seiner „*Theoria generationis*“ nicht allein durch naturgemässe philosophische Reflexionen den Grund zu der wahren, auch heute noch allein gültigen Theorie der individuellen Entwicklung legte, sondern dass er auch diese Theorie durch eine bewunderungswürdige Reihe der besten Beobachtungen stützte. Er entdeckte zuerst die blattförmige Anlage des Embryo, die anfangs einfach, dann aber aus mehreren Schichten zusammengesetzt ist; er zeigte, wie diese blattförmigen Schichten (— die späteren Keimblätter —) zu Röhren verwachsen; und wie ein Organsystem nach dem andern entsteht; er betrachtete kleine mikroskopische Bläs-

chen (die späteren Zellen) als die eigentlichen Elementartheile, aus denen sich jene Schichten aufbauten.

Alle diese erstaunlichen Entdeckungen, durch welche die wissenschaftliche Ontogenie eigentlich erst begründet wurde, und in denen die wichtigsten Anschauungen der späteren Coryphäen von BAER bis SCHWANN theilweise schon prophetisch anticipirt wurden, veröffentlichte WOLFF bereits 1759. Und dennoch blieben sie über ein halbes Jahrhundert fast wirkungslos und wurden beinahe vergessen; aus dem einfachen Grunde, weil die herrschenden Autoritäten sie als unbequeme Neuerungen verwarfen und es vorzogen, die unterhaltende Discussion der hergebrachten Praeformations-Theorien fortzusetzen. Die fundamentale Frage, ob die präformirten Keime sämmtlicher Menschenkinder im Spermarium des Stammvaters Adam oder im Ovarium der Urmutter Eva eingeschachtelt gewesen seien, wurde allgemein für viel wichtiger und bedeutungsvoller gehalten, als die Theorie der Epigenesis von WOLFF, dessen grundlegende empirische Beobachtungen von keinem einzigen „exacten Physiologen“ nachuntersucht, vielmehr einfach bei Seite geschoben wurden.

Die angesehenste unter jenen Autoritäten und der einflussreichste Gegner der Epigenesis-Theorie war bekanntlich ALBRECHT von HALLER, jener „exacte Physiologe“, der in seinen berühmten *Elementa Physiologiae* den Machtspruch that: „*Nulla est epigenesis. Nulla in corpore animali pars ante aliam facta est, et omnes simul creatae existunt.*“ Sein vielbeliebter, von GOETHE bereits so treffend beantworteter Wahlspruch: „In's Innere der Natur dringt kein erschaffener Geist — Glückselig wem sie nur die äussere Schale weist —“ kann heute als eine bewundernswürdige Anticipation der Berliner „*Ignorabimus-Philosophie*“ von DU-BOIS-REYMOND angesehen werden. — Wir möchten glauben, dass eine gewisse Wahlverwandtschaft HIS antreibt, neuerdings jene Naturbetrachtung HALLER's zu vertheidigen. Hat doch auch der letztere seine vielbewunderte Praeformations-Theorie nach „exact-physiologischer Methode“ mathematisch begründet, indem er die Zahl der Menschenkinder berechnete, welche Gott am sechsten Tage seines Schöpfungswerkes auf einmal geschaffen und im Ovarium der Mutter Eva eingeschachtelt hatte. Indem er das Alter der Erde auf 6000 Jahre und die Summe der gleichzeitig lebenden Menschen auf 1000 Millionen anschlägt, taxirt er jene Zahl auf 200 000 Millionen. Diese grossartige mathematische Leistung

steht auf gleicher Werth-Stufe mit den mathematischen Formeln, welche HIS neuerdings in die Embryologie eingeführt hat<sup>1)</sup>.

Sehen wir von einem weiteren Eingehen auf diese „exacten“ Berechnungen der „mechanischen“ Sartrical-Theorie von HIS aber hier ab, und betrachten wir lieber näher den werthvollen „physiologischen“ Kern, der seiner Parablasten-Theorie ein so hohes Interesse verleiht. Wie schon vorher bemerkt, ist dieser eigentliche Kern nichts Geringeres, als eine vollständige Symbiose der Wirbelthiere. Jedes Wirbelthier, vom Amphioxus und Cyclostomen an bis hinauf zum Affen und Menschen, ist nach HIS ein Doppelwesen, zusammengesetzt aus zwei verschiedenen Thieren, dem Archiblasten und Parablasten; beide völlig selbständig und unabhängig von einander, beide „scharf getrennt sowohl in genetischer Hinsicht, als in histologischer und physiologischer“ (HIS, 1882, l. c. p. 88). Wie nach der bahnbrechenden Entdeckung von DE BARY jede Flechte aus zwei völlig verschiedenen Pflanzen zusammengesetzt ist, aus einem Pilz und einer Alge, so ist nach HIS jedes Wirbelthier zusammengesetzt aus zwei völlig verschiedenen Thieren, aus einem Archiblasten und einem Parablasten. Was diese Symbiose, für welche in den letzten Jahren so zahlreiche und interessante Beispiele aus dem Gebiete der niedern Thiere und Pflanzen bekannt geworden sind, gegenwärtig für eine Bedeutung gewonnen hat, ist am Besten aus dem zusammenfassenden Vortrage von OSCAR HERTWIG zu ersehen<sup>2)</sup>. Eine ungeahnte Ausdehnung würde dieselbe jedoch erlangen, wenn wirklich die Parablasten-Theorie von HIS begründet wäre; diese letztere würde dann nicht nur, wie KÖLLIKER rühmt, „der ganzen Embryologie eine neue Grundlage geben“, sondern zugleich der ganzen Biologie der Wirbelthiere, ja der ganzen Anthropologie. Jener Dualismus der menschlichen Natur, dessen Räthsel seit Jahrtausenden so zahlreiche Denker und Dichter beschäftigt hat, würde dann in der einfachsten Weise sich „mechanisch“ und ontogenetisch erklären lassen, indem die eine Hälfte auf Rechnung des Archiblasten, die andere auf Rechnung des Parablasten gesetzt würde<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> Vergl. den II. Vortrag meiner Anthropogenie. (GOETHE, pag. 32.)

<sup>2)</sup> OSCAR HERTWIG, Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Thierreich. Jena, 1883.

<sup>3)</sup> HIS würde dann nicht nur der eigentliche Entdecker der Symbiose sein, sondern zugleich in ein näheres Verhältniss zu

Hoffentlich werden jene berühmten Coryphäen der „Deutschen Gesellschaft für Anthropologie“, welche in ihren alljährlich wiederkehrenden Standreden gegen die Descendenz-Theorie und die daraus folgende „Anthropogenie“ so viel eigenthümlichen Scharfsinn und so gründliche zoologische Sachkenntniss verrathen, von dem hier gegebenen Hinweis Nutzen ziehen, und von nun an die „exacte“ Parablasten-Theorie von HIS benutzen, um das wahre Wesen und die Entstehung der dualistischen Menschen-Natur durch die Symbiose von Archiblast und Parablast „mechanisch“ zu erklären.

Prüfen wir jedoch noch etwas näher, wie sich die von HIS entdeckte Symbiose der Wirbelthiere zu den übrigen, jetzt allgemein anerkannten Formen der Symbiose verhält. DE BARY definirt dieselbe als „das gesetzmässige Zusammenleben von ungleichartigen Organismen, welche verschiedenen Arten, meist sogar verschiedenen Abtheilungen des Thier- und Pflanzenreichs angehören.“ HERTWIG bestimmt sie näher in folgendem Satze: „Ungleichartige Organismen sind hier unter einander so innig verbunden, dass sie einen einzigen Organismus auszumachen scheinen, und für einen solchen auch bis in die jüngste Zeit gehalten worden sind.“ Dieser Satz würde ganz gut auf den Wirbelthier-Begriff von HIS passen, nicht jedoch unbedenklich der folgende Zusatz von HERTWIG: „Von vornherein muss betont werden, dass der Anschein eines einheitlichen Organismus überhaupt nur dann in uns erweckt werden kann, wenn entweder beide Arten der zusammenlebenden Geschöpfe oder nur die eine von ihnen sehr einfach gebaut ist.“ Das letztere lässt sich weder vom Archiblasten noch vom Parablasten behaupten. Ausserdem erhebt sich eine noch grössere Schwierigkeit, wenn wir die ursprüngliche Selbstständigkeit der beiden Symbionten in Betracht ziehen.

In allen wohlbekanntem und anerkannten Fällen von Symbiose handelt es sich um das innige Verwachsen und Zusammenleben

---

GOETHE treten, der jenem Dualismus schon vor einem Jahrhundert so schönen Ausdruck in den Worten des FAUST gegeben hat:

„Zwei Seelen wohnen, ach, in meiner Brust,

Die eine will sich von der andern trennen;

Die eine hält, in derber Liebeslust,

Sich an die Welt mit klammenden Organen (— der Archiblast! —)

Die andere hebt gewaltsam sich vom Dust

Zu den Gefilden hoher Ahnen“. (— der Parablast! —)

von zwei Organismen, die ursprünglich als selbstständige Arten lebten, und zeitweise auch noch jetzt unabhängig von einander leben können. Einzellige Algen und Pilze sind völlig selbstständige Organismen, die sich unabhängig erhalten und fortpflanzen, nur unter gewissen Verhältnissen treten dieselben als Symbionten in das innige Wechselverhältniss oder den beiden Theilen nützlichen Mutualismus, aus welchem die Flechte entsteht. Ebenso können auch die Radiolarien und die Zooxanthellen völlig selbstständig leben und sich fortpflanzen, ohne dass sie nothwendig durch Symbiose verbunden sind. Wenden wir diese unleugbare Thatsache auf die Doppelnatur der Wirbelthiere an, so wird wohl weder deren Entdecker, HIs, noch irgend ein anderer Naturforscher behaupten, dass Archiblast und Parablast, wie sie heutzutage im Vertebraten-Körper als Symbionten vereinigt sind, ursprünglich als solche selbstständig hätten leben und sich fortpflanzen können. Was der unglückliche nackte Parablast, der bloss aus Blut und Bindegewebe, Knochen und Knorpel besteht, in dieser „schlechtesten aller Welten“ hätte thun sollen, ist schlechterdings nicht einzusehen; höchstens könnte man ihn als das verkörperte Symbol der Vergänglichkeit betrachten, welches in der bildenden Kunst des Mittelalters bis auf die Gegenwart als „Gerippe“ eine so traurige Rolle spielt. Hingegen würde die unabhängige Existenz eines Archiblasten, mit Epidermis, Medullarrohr, Darmrohr und Gonaden, allenfalls denkbar sein.

Es bleibt also für HIs nur die eine Ausflucht übrig, dass in früheren Perioden der Erdgeschichte einfache (— und zur Zeit noch völlig unbekannt —) Organismen aus zwei gänzlich verschiedenen Klassen gelebt hätten, die secundär zur Bildung der ersten Wirbelthiere zusammengetreten seien. Diese Hypothese liesse sich phylogenetisch so formuliren, dass die eigentlichen Vorfahrer der Wirbelthiere reine Archiblasten waren, deren Körper weder Blut noch Bindegewebe enthielt, sondern bloss aus Epithelien, Nerven- und Muskel-Gewebe bestand (ähnlich den Chaetognathen). In diese wanderten dann Parablasten ein, deren Organismus ausschliesslich aus Bindegewebe (und Blut?) bestand, hingegen weder Epithelien noch Muskeln, noch Nerven besass. Solche Thiere, deren ganzer Körper bloss aus Bindegewebe besteht, sind jedoch bisher der Zoologie unbekannt geblieben<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Allerdings könnte man hiergegen einwenden, dass solche „reine Bindegewebsthier“ (*Connectivaria*) mit Meteor-Stein-

#### IV. Die Coelom-Theorie und die Parablasten-Theorie.

Durch vergleichende Untersuchungen über die Ontogenie von Thieren verschiedener Typen, durch kritische Sichtung des umfangreichen, darüber vorliegenden Materials, und durch phylogenetische Beurtheilung desselben wurden die Gebrüder OSCAR und RICHARD HERTWIG 1881 zu ihrer Coelom-Theorie geführt. Eine Vergleichung derselben mit meiner 9 Jahre früher aufgestellten Gastraea-Theorie ergibt am besten die Bedeutung der weitreichenden Fortschritte, welche während dieses Decenniums in der vergleichenden Ontogenie durch die Bemühungen zahlreicher trefflicher Forscher und durch die Anwendung der phylogenetischen Methode herbeigeführt wurden.

Da die sämtlichen Sätze der Coelom-Theorie, ebenso wie diejenigen der Gastraea-Theorie auf dem Boden der Descendenz-Lehre erwachsen sind und die wahre Erklärung der ontogenetischen Thatsachen in phylogenetischen Ursachen suchen, so stehen sie selbstverständlich schon aus diesen principiellen Grunde in schroffstem Gegensatze zur Parablasten-Theorie von HIS, welche von einer derartigen Erklärung Nichts wissen will. Wir können es daher nur als ein merkwürdiges Missverständniß betrachten, dass HIS 1882 in seiner Abhandlung über „die Lehre vom Binde-substanzkeim (Parablast)“ in HERTWIG'S Coelom-Theorie „eine erfreuliche, von unerwarteter Seite herkommende Wendung zum Besseren findet“ und sich bemüht zu zeigen, „dass sich diese Forscher mit ihm in einer ganzen Reihe von Gesichtspunkten begegnen.“ OSCAR HERTWIG hat bereits 1883 in seiner trefflichen Abhandlung über „Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere“ darauf geantwortet und jenes Missverständniß aufgeklärt, indem er zeigt, dass die von HIS betonte Übereinstimmung rein äusserlich ist: „Die zwei von HIS und uns aufgestellten Kategorien enthalten verschiedene Gewebe; unsere genetischen Erklärungs-Principien haben auch nicht das Geringste mit einander gemein; in den sich anschliessen-

nen von anderen Weltkörpern auf die Erde herabgefallen und in Vertebral-Archiblasten „eingewandert“ seien. Ähnliche Hypothesen (von Dr. HAHN u. A.) haben bekanntlich nicht allein bei vielen Laien, sondern auch bei „exacten“ Physiologen grossen Beifall gefunden. Wir unsrerseits bedauern sehr, wegen unseres „beschränkten morphologischen Standpunktes“ diesen Beifall nicht theilen zu können.

den allgemeinen Fragen über das Wesen der histologischen Differenzirung und über die Art, wie zwischen histologischer und embryonaler Entwicklung eine gesetzliche Beziehung vorhanden ist, nehmen wir einen verschiedenen Standpunkt ein; endlich sind auch in äusserlicher Beziehung die Mesenchym- und die Parablast-Theorie verschieden, insofern diese sich allein auf die Wirbelthiere bezieht, jene für das ganze Thierreich ein gesetzmässiges Verhältniss festzustellen sucht; und insofern, wie HIS selbst hervorhebt, sowohl unsere empirischen als theoretischen Ausgangspunkte völlig andere gewesen sind.“

Der principielle Gegensatz zwischen der phylogenetischen Coelom-Theorie von HERTWIG und der tectogenetischen Parablasten-Theorie von HIS tritt klar und unvermittelt hervor, sobald man von der angeführten äusserlichen Ähnlichkeit eines einzelnen Gesichtspunktes absieht und statt dessen die allgemeinen Hauptsätze beider Theorien einander gegenüber stellt. Als solche möchten wir vor allen die folgenden vier Sätze ansehen:

1) Die allgemeine Homologie der beiden primären Keimblätter bei sämtlichen Metazoen, welche ich zuerst 1872 aufgestellt habe<sup>1)</sup>, sehen die Gebrüder HERTWIG mit mir als die erste Grundlage der vergleichende Ontogenie der Thiere an, und leiten demnach mit mir sämtliche Zellen und Gewebe derselben ausschliesslich von ihnen ab. Schon hierdurch stellen sie sich in unversöhnlichen Gegensatz zu HIS, der nur den Archiblasten aus den beiden primären Keimblättern ableitet, den Parablasten hingegen aus den eingewanderten Granulosa-Zellen.

2. Das Mesoderm oder das mittlere Keimblatt lassen sowohl HERTWIG als HIS aus zwei verschiedenen Quellen hervor-

---

<sup>1)</sup> WALDEYER schreibt in seiner oben besprochenen Abhandlung über „Archiblast und Parablast“ (1883, p. 73) die Unterscheidung der primären und secundären Keimblätter GÖTTE zu, indem er sagt: „GÖTTE hat mit Recht zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass man streng zwischen dem Mesoblasten und den beiden zuerst auftretenden Keimblättern unterscheiden müsse.“ Indessen ist der betreffende, von ihm citirte Aufsatz GÖTTE's („Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere“) vom März 1873 datirt und in der That ein Jahr später erschienen, als meine Monographie der Kalkschwämme, in welcher ich (1872) zuerst diese Homologie der beiden primären Keimblätter bei sämtlichen Metazoen aufgestellt und ihren principiellen Unterschied von dem secundären Mesoderm betont hatte. (Vergl. meine „Philosophie der Kalkschwämme“, Bd. I, p. 464—471.)

gehen; allein das „tertium comparationis“ beider Theorien ist nur ihre rein äusserliche Übereinstimmung, dass eben jene Quelle zweifach verschieden ist. HERTWIG zeigt, dass bei der grossen Mehrzahl der Thiere (bei den Wirbelthieren, Tunicaten, Gliederthieren, Echinodermen und den meisten Würmern) das Mesoderm sich aus einem Mesoblasten und einem Mesenchym zusammensetzt; der Mesoblast entsteht aus den beiden Coelomsäcken, die sich als paarige Seitentaschen vom Urdarm abschnüren und deren beide epitheliale Wände (das parietale und das viscerele Blatt) demnach entoblastischen Ursprungs sind; das Mesenchym hingegen ist nicht epithelial und entsteht durch Auswanderung einzelner Zellen aus den epithelialen Blättern, welche in eine zwischen den letzteren ausgeschiedene Intercellular-Substanz hineingerathen und in derselben als zerstreute Ernährungs- und Fortbildungscentren liegen bleiben. Nach HIS hingegen sind die beiden Mesoderm-Quellen ganz anderen Ursprungs und Umfangs; sein Mesoblast (— die „Nebenplatte oder Muskelplatte“ —) entsteht allein aus den primären Keimblättern (der obere oder parietale aus dem Exoblast, der untere oder viscerele aus dem Entoblast), während sein Parablast ganz unabhängig von den ersteren ist, ein fremder Organismus, der als Symbion zwischen die Theile des Archiblasten von aussen hineinwächst.

3. Die histologische Potenz der beiden Mesoderm-Bestandtheile ist ebenfalls bei HERTWIG und HIS ganz verschieden; bei dem ersteren können die verschiedensten Gewebe sowohl aus den vier secundären Keimblättern als aus den Zellen des Mesenchyms hervorgehen; nach dem letzteren entstehen die Epithelien, Nerven- und Muskelgewebe ausschliesslich aus dem Archiblast, hingegen die Blut- und Bindegewebe ebenso exclusiv aus dem Parablast.

4. Die echte Leibeshöhle oder das Coelom, deren Entwicklung mit derjenigen des Mesoderms im engsten Zusammenhang steht, und als der eigentliche Mittelpunkt der widersprechendsten Behauptungen mit Recht der Coelom-Theorie ihren Namen verleiht, nimmt ebenfalls in beiden Theorien eine völlig verschiedene Stellung ein. Nach HERTWIG ist das Coelom bei allen Wirbelthieren, ebenso wie bei allen Tunicaten, Gliederthieren, Echinodermen und höheren Würmern, ein echtes Enterocoel, also entstanden durch Ausstülpung von ein paar lateralen Taschen aus dem Urdarm, die sich später völlig von ihm abschnürten; mithin ist ihr Epithel — das Coelom-Epithel — ein directer

Abkömmling des Darm-Epithels oder Entoblasts. Nach HIS hingegen ist das Coelom der Wirbelthiere ein parablastischer Spalt-raum, ebenso wie die Hohlräume der Gelenke, Schleimbeutel, Blutgefäße, Lymphräume u. s. w.; und ist gleich diesen ausgekleidet von Endothel, also von einer epithel-ähnlichen Membran, deren Zellen keine echten (archiblastischen) Epithelien, sondern abgeplattete (parablastische) Bindegewebszellen ohne Zwischensubstanz sind. Um die Behauptung, dass das Coelom mit solchem „Endothel“ und nicht mit „Epithel“ ausgekleidet sei, zu rechtfertigen, stellt HIS eine neue Hypothese auf, die höchst charakteristisch für seine vielgepriesene exacte Forschungs-Methode ist; nach dieser merkwürdigen Hypothese der „parablastischen Invasion“ durchbrechen einwandernde Bindegewebs-Zellen des Parablasten massenhaft die Muskelwände der Darmwand und Leibeswand, um sich zwischen beiden auszubreiten und als seröse Häute die Leibeshöhle auszukleiden. Und leichten Herzens fügt HIS hinzu, dass diese „Bildungsweise seröser Flächen recht leicht verständlich und auch leicht durch die Beobachtung zu controlliren“ sei. Bekanntlich spricht dafür nicht eine einzige zuverlässige Beobachtung und die rein aus der Luft gegriffene Hypothese ist an sich völlig unwahrscheinlich. Mit Recht fragt daher OSCAR HERTWIG am Schlusse seiner Abhandlung über das mittlere Keimblatt der Wirbelthiere (p. 127), ob diese luftige Hypothese eine Probe für „die wirklich exacte, nicht auf blosse Schein-Eindrücke hinarbeitende Forschung“ sei, für welche HIS nur allzusehr die mit Maassstab und Zirkel bewaffnete Embryologie allein zu halten geneigt ist?

Wie man sieht, besteht zwischen der Coelom-Theorie von HERTWIG und der Parablasten-Theorie von HIS in keinem einzigen wesentlichen Punkte eine wirkliche innere Übereinstimmung; vielmehr stehen sich beide in allen principiellen Fragen ebenso schroff gegenüber, wie meine Gastraea-Theorie und HIS' Sartrical-Theorie. Ebenso wenig besteht aber eine innere Übereinstimmung zwischen den Ursachen, welche beide annehmen. Indem die Gebrüder HERTWIG am Schlusse ihrer Coelom-Theorie ihre Ansichten „Über die Erscheinungen und Ursachen der thierischen Formbildung“ darlegen, gelangen sie zu dem Ergebniss, dass alle verschiedenartigen ontogenetischen Prozesse sich in zwei Hauptgruppen zusammenfassen lassen: „Alle thierischen Formen sind 1) durch Lageverschiebung und 2) durch histologische Differenzierung von Zellen entstanden“ (p. 123); betreffend die Lagever-

schiebung, so sind vor Allem „Ausstülpung und Faltenbildung wichtig, als der Ausdruck für ein ungleichmässiges Wachsthum epithelialer Lamellen“; und darauf fügen sie hinzu (p. 125): „Die hier ausgesprochenen Gesichtspunkte, welche auch HIS in seinen „Briefen an einen befreundeten Naturforscher“ entwickelt hat, bedürfen keines näheren Commentars, so selbstverständlich erscheinen sie.“

Diesen letzteren Satz von HERTWIG greift nun HIS triumphirend heraus und folgert daraus (p. 89) irrthümlich einen Übergang der Gebrüder HERTWIG von ihrem phylogenetischen zu seinem tektogenetischen Standpunkte: „Ich freue mich sehr dieser Äusserung; denn noch ist es nicht so lange her, seitdem der gefeierte Lehrer der Gebrüder HERTWIG gemeint hatte, derartige Vorstellungen seien „nur einer humoristischen Beleuchtung, keiner ernsthaften Widerlegung fähig“ (Kalkschwämme I, p. 462). Dieser Satz von HIS zeigt nur aufs Neue, dass ihm für die verschiedenen Standpunkte Anderer alles Verständniss abgeht, und dass er sich nur an die äussere Schale der Erscheinung hält. Was HERTWIG's dort mit Recht als selbstverständlich erklären, ist die Zurückführung der ontogenetischen Faltenbildung auf ungleichmässiges Wachsthum epithelialer Lamellen; als die wahre Ursache dieser ontogenetischen Erscheinungen aber betrachten sie verwickelte phylogenetische Processe; HIS hingegen, der die letzteren leugnet, erblickt darin die unmittelbare Folge von einfachen mechanischen Ursachen, Elasticität, Spannung u. s. w.

## V. Leptogastrula und Pachygastrula.

### Primäre und secundäre Eifurchung.

Wie oben bereits gezeigt wurde, ist der falsche „Parablast“ von WALDEYER (1883, l. c.) identisch mit dem „Desmoblast“ von RAUBER (1877, l. c.) und etwas ganz anderes, als der echte Parablast von HIS (1868, l. c.). Beide Begriffe decken sich nur äusserlich, hinsichtlich des Gewebe-Materials (Blut- und Bindegewebe), welches aus einem besonderen Theile des Keims hervorgeht. Dieser Theil — der echte Parablast — ist nach HIS ein völlig selbständiger Organismus, der mit dem andern Keimtheile, dem Archiblasten, keinerlei primären Zusammenhang hat, aus ganz anderer Quelle entsteht, und erst secundär, durch Symbiose, mit ihm in Verbindung tritt. Nach WALDEYER hingegen stammen

sämmtliche Zellen des Keims, ebensowohl der ganze Parablast wie der ganze Archiblast, ausschliesslich von Zellen der beiden primären Keimblätter ab, wie ich in der Gasträa-Theorie 1872 zuerst behauptet habe; d. h. mit anderen Worten, der Parablast ist nur ein Theil des Archiblasten. Dieser Theil soll sich von dem anderen Theil genetisch nur dadurch unterscheiden, dass er durch secundäre, der letztere hingegen durch primäre Eifurchung entsteht. WALDEYER fasst das Wesentliche dieser Anschauung in folgenden Worten zusammen (l. c. p. 47): „Die Furchung sämtlicher Eier derjenigen Thiere, bei denen überhaupt eine Blut- und Bindesubstanz vorkommt, läuft nicht in gleichmässiger Weise bis zu Ende ab, sondern man muss eine primäre und secundäre Furchung unterscheiden. Die erstere zerlegt das Ei, soweit es überhaupt furchungsfähig ist, in eine Anzahl Zellen, welche reif zur Gewebebildung sind. Diese bilden dann die primären Keimblätter. Ein Rest von unreifen Furchungszellen (bei den holoblastischen Eiern) oder von Ei-Protoplasma, welches noch nicht in Zell-Form übergeführt wurde (bei den meroblastischen), bleibt übrig. Weder diese unreifen Zellen, noch das nicht zu Zellen umgeformte Protoplasma treten für jetzt in den Bestand der Keimblätter ein. An diesem Material vollzieht sich vielmehr erst später eine weitere Zellbildung, die „secundäre Furchung.“ Die Kerne aller dieser, durch secundäre Furchung neugebildeten Elemente stammen in letzter Instanz vom Furchungskern ab. Das so (secundär) gewonnene Zellen-Material wandert zwischen die primären Keimblätter ein und wird zur Blut- und Bindesubstanz.“

Diese Unterscheidung der primären und secundären Furchung, die man im Princip billigen könnte, besitzt in Wirklichkeit nicht entfernt die Bedeutung, welche ihr WALDEYER zuschreibt; denn sie gilt nur für die sogenannten meroblastischen Eier (im engeren Sinne) und für einen kleinen Theil der holoblastischen, nämlich für diejenigen, welche durch die stärkere Volumszunahme des Nahrungsdotters den Übergang zu den ersteren bilden; eine scharfe Grenze zwischen beiden ist ja ohnehin nicht zu ziehen. Hingegen giebt es keine secundäre Furchung bei einer sehr grossen Anzahl von niederen Thieren, bei denen WALDEYER eine solche annimmt.

Die Frage, welche hier zunächst zu beantworten ist, lautet: „Wann ist die primäre Furchung abgelaufen?“ Ich beantworte diese Frage in Übereinstimmung mit WALDEYER dahin: „Sobald die beiden primären Keimblätter gebildet

sind.“ Die darauf folgende „secundäre Furchung“ soll nun betreffen den übrig gebliebenen „Rest von unreifen Furchungszellen“ (oder von Ei-Protoplasma, welches noch nicht in Zellform übergeführt wurde). Einen solchen „übrig bleibenden Rest von unreifen Furchungszellen“, welche „für jetzt in den integrierenden Bestand der Keimblätter nicht eintreten, vielmehr erst später eine weitere Zellenbildung, die „secundäre Furchung“ bewirken“, nimmt WALDEYER nun für sämtliche Thiere an, „bei denen überhaupt eine Blut- und Bindsesubstanz vorkommt.“ Diese Annahme ist aber ganz irrthümlich, indem sehr zahlreiche derartige Thiere keine Spur eines solchen Restes von unreifen Furchungszellen besitzen, vielmehr nach Ausbildung der Gastrula mit den beiden primären Keimblättern sämtliche Furchungszellen vollständig darin aufgegangen sind. Da nun WALDEYER aus jener irrthümlichen Annahme weitreichende allgemeine Schlüsse zieht, wird es nöthig sein, sie hier im Einzelnen zu widerlegen.

Um volle Klarheit in dieser etwas verwickelten Frage zu schaffen, wird es gut sein, zunächst rein anatomisch (— ganz abgesehen von der Modalität der Eifurchung —) zwei verschiedene Hauptformen der Gastrula zu unterscheiden, welche nicht mit den früher unterschiedenen Arten derselben zusammenfallen<sup>1)</sup>. Ich will diese beiden Hauptformen der Kürze halber als *Leptogastrula* und *Pachygastrula* bezeichnen. Unter *Leptogastrula* verstehe ich alle diejenigen Gastrula-Formen, deren beide primäre Keimblätter ganz einfache einschichtige Epithelien sind, und deren Körper nach abgelaufener Furchung keinerlei andere Elemente enthält, weder Reste von unreifen Furchungszellen, noch Reste von ungefurchtem Eiprotoplasma. Hingegen fasse ich unter dem Begriffe *Pachygastrula* alle diejenigen Gastrula-Formen zusammen, welche jenem Begriffe nicht entsprechen, bei denen also entweder *a*, eines der beiden primären Keimblätter (— oder beide, gewöhnlich nur das gastrale —) schon während der Gastrulation nicht einschichtig bleibt, sondern mehrschichtig wird; oder *b*, ein Rest von unreifen Furchungszellen neben oder zwischen den beiden primären Keimblättern übrig bleibt; oder *c*, nach abgelaufener Furchung ein kleinerer oder grösserer Rest von unverbrauchtem Ei-Protoplasma und Nahrungsdotter übrig bleibt (Meroblastische Eier).

<sup>1)</sup> Über die Hauptformen der Gastrula vergl. *Gastraea-Theorie* p. 65 ff. und *Anthropogenie*, VIII. Vortrag.

A. Die *Leptogastrula* umfasst, mit Rücksicht auf meine frühere Eintheilung, 1) sämtliche *Archigastrulae*, durch primordiale oder aequale Furchung entstanden; und 2) einen grossen Theil der *Amphigastrulae*, durch inaequale Furchung entstanden. Es gehört hierher also der grösste Theil der holoblastischen Eier (— aber nicht alle! —). Nach WALDEYER würden zu dieser Kategorie alle Eier zu rechnen sein, bei denen nur primäre, keine secundäre Furchung stattfindet. Besonders hervorzuheben ist noch, dass die verschiedene Grösse der Furchungszellen, die bei manchen Formen der *Leptogastrula* (namentlich im Entoblast) sehr beträchtlich wird, von keiner Bedeutung für ihren Begriff ist, dieser vielmehr allein bestimmt wird durch die Einschichtigkeit der beiden epithelialen primären Keimblätter, und den völligen Mangel jeglicher Furchungsreste, seien es unreife, später erst sich theilende Furchungszellen, oder Dotterreste u. s. w.

B. Die *Pachygastrula* umfasst 1) sämtliche Gastrula-Formen der meroblastischen Eier (*Merogastrula*), gleichviel ob dieselben durch discoidale Furchung (*Discogastrula*) oder durch superficiale Furchung (*Perigastrula*) entstanden sind, 2) aber auch einen grossen Theil der *Amphigastrulae* (durch inaequale Furchung entstanden); nämlich jene Amphigastrula-Formen, bei denen schon während der Gastrulation eines oder beide primäre Keimblätter ihren einfachen einschichtigen Character verlieren. Während diese letzteren sich einerseits unmittelbar durch zahlreiche Übergangsformen an die *Merogastrula* der meroblastischen Eier anschliessen, so anderseits durch viele Zwischenstufen an die *Archigastrula* der archiblastischen Eier mit regulärer totaler Furchung; diese letztere halte ich phylogenetisch für die älteste Form und für den gemeinsamen Ausgangspunkt aller anderen Formen (vergl. meine Anthropogenie, III. Aufl. p. 150, 194, Taf. II, III). Nach WALDEYER würden alle Eier, welche eine secundäre Furchung erleiden, zur Kategorie der *Pachygastrula* gehören.

Gehen wir nun in rascher Uebersicht die ganze Reihe der Metazoen durch, um uns zu überzeugen, ob wirklich, WALDEYER'S Ansicht entsprechend, bei allen Thieren, „bei denen überhaupt eine Blut- und Bidesubstanz vorkommt“, eine secundäre Furchung, d. h. eine *Pachygastrula* existirt (l. c. p. 47). Hier treffen wir nun zunächst bei ihm die auffallende Behauptung, „dass die parablastischen Gewebe, und besonders die Bidesubstanzen, erst im Vertebraten-Stamme ihre volle Ausbildung erreichen; den niede-

ren Formen der Coelenteraten fehlt dagegen noch jede Bindesubstanz, und es ist sogar fraglich, ob man bei ihnen überhaupt von parblastischen Bildungen reden darf“ (l. c. p. 73). Hierauf ist zu erwidern, dass bei der Hauptmasse der Coelenteraten, — nur eine geringe Zahl ältester Formen ausgenommen — echte Bindesubstanz (in sehr mannichfaltigen Modificationen) bei weitem den grössten Theil des Körpers bildet<sup>1)</sup>, so bei allen Korallen, den acraspeden Medusen, den Ctenophoren u. s. w.<sup>2)</sup>. Wie besonders RICHARD HERTWIG gezeigt hat, spielt gerade in diesem Stamme — trotzdem Blutgefässe völlig fehlen — das Mesenchym (oder der unechte Parblast von WALDEYER) die grösste Rolle und erzeugt z. B. bei den Ctenophoren eine Menge der verschiedensten Bildungen; isolirte Mesenchym-Zellen wandern massenhaft (theils erst nach vollendeter Gastrulation, theils schon während derselben) aus den beiden primären Keimblättern aus, treten in die mesodermale, zwischen beiden abgeschiedene Gallerte ein und geben zahlreichen verschiedenen Formen der Bindesubstanz (Gallertgewebe, Schleimgewebe, Fasergewebe, Netzgewebe etc.) den Ursprung. Die Gastrula scheint bei der Mehrzahl der Coelenteraten eine Pachygastrula (— und zwar meistens eine mässig modificirte Amphigastrula —) zu sein; daneben kommt jedoch auch vielfach eine echte Leptogastrula vor; so bei vielen Spongien, Hydropolyten, Medusen etc.

In dem vielgestaltigen Stamme der Würmer tritt meistens die Entwicklung der Bindesubstanz viel weniger auffällig hervor als bei den Coelenteraten. Dagegen treffen wir hier zum ersten Male die Haemal-Gewebe, unter welcher Bezeichnung wir kurz die charakteristischen histologischen Elemente des Blutgefäss-Systems (Lymphzellen, Blutzellen, bindegewebige und musculöse Wand der Lymph- und Blutgefässe, sowie endotheliale Auskleidung derselben) zusammenfassen wollen. Nur die coelomlosen Scoleciden (Platoden, Bryozoen, Rotatorien) und ein kleiner Theil der Coelminthen entbehren noch des Haemal-Gewebes, gleich sämmtlichen Coelenteraten, besitzen aber zum Theil eine sehr entwickelte Bindesubstanz. Die Gastrula scheint auch hier (alle Würmer übersichtlich zusammengenommen) meistens eine mehr oder minder modificirte Amphigastrula zu sein; sie fällt

<sup>1)</sup> KÖLLIKER, Die Bindesubstanz der Coelenteraten. Icones histologicae II. Abtheil. 1866.

<sup>2)</sup> RICHARD HERTWIG, Ueber den Bau der Ctenophoren. Jena 1880.

theils unter den Begriff der Pachygastrula, theils der Leptogastrula; durch eine typische primordiale Leptogastrula ist z. B. Sagitta ausgezeichnet.

Die Mollusken zeigen die Entwicklung des Connectiv-Gewebes (— worunter wir alle verschiedenen Formen der Binde-substanz verstehen —) in reichlicher und mannigfaltiger Ausbildung, und ebenso besitzen alle ein entwickeltes Haemal-System. Die Mesenchymbildung, welche die Quelle von beiden ist, spielt bei diesen Pseudocoeliern wiederum die grösste Rolle und geht von den beiden bilateralen „Urzellen des Mesenchyms“ an der Ur-mundlippe aus, deren hohe Bedeutung durch die trefflichen Arbeiten von CARL RABL nachgewiesen worden ist <sup>1)</sup>. Dennoch besitzen viele Mollusken (z. B. *Unio*, *Limnaeus*) eine reine Leptogastrula; bei der Mehrzahl scheint eine Pachygastrula vorzukommen (meistens als modificirte Amphigastrula, bei den Cephalopoden als Discogastrula). Je grösser der Nahrungs-Dotter wird, desto früher treten jene Mesenchym-Urzellen aus dem Entoderm aus.

Die Echinodermen widerlegen die Behauptung von WALDEYER am klarsten; denn in diesem Thierstamm spielt wiederum das Connectiv die grösste Rolle; das eigenthümliche Skelet-Gewebe dieser Thiere mit seiner charakteristischen Gitterstructur, welches wir kurz Clathral-Gewebe nennen wollen, und welches eines ihrer wichtigsten Organ-Systeme aufbaut, ist nur eine eigenthümliche Verkalkungsform der Binde-substanz. Ebenso ist auch das Haemal-System hier allgemein entwickelt. Und dennoch besitzen viele Echinodermen eine reine Leptogastrula; bei vielen anderen geht dieselbe in die Pachygastrula über, indem schon während der Gastrulation Mesenchym-Zellen aus dem einfachen Epithelial-Verbande der beiden primären Keimblätter ausscheiden und in die homogene, zwischen beiden abgesonderte Gallertmasse eintreten („Secret-Gewebe“ von HEUSEN). Man vergleiche hierüber besonders die ausgezeichneten neuesten Abbildungen von SELENKA, die nebst denjenigen von RABL mit Bezug auf Genauigkeit der Beobachtung und Naturtreue der künstlerischen Darstellung vielleicht alle bisherigen Gastrulations-Tafeln übertreffen <sup>2)</sup>.

Bei den Gliederthieren ist Connectiv- und Haemal-Ge-

<sup>1)</sup> CARL RABL, Entwicklungsgeschichte der Süsswasser-Pulmonaten, der Tellerschnecke und der Malermuschel. Jenaische Zeitschr. f. Nat. 1875—1877 Bd. VII—X.

<sup>2)</sup> EMIL SELENKA, Studien zur Entwicklungsgeschichte. II. Heft: Die Keimblätter der Echinodermen. 1883.

webe meistens schwach entwickelt (in Correlation zu der starken Ausbildung der stellvertretenden Cuticular-Skelete). Dennoch tritt hier meistens frühzeitig Mesenchymbildung auf. Bei der grossen Mehrzahl liefern die mesoblastischen Eier eine stark modificirte Pachygastrula; aber dennoch hat sich in einzelnen Gruppen (sowohl bei Crustaceen als auch bei Tracheaten) die Leptogastrula erhalten.

Die Tunicaten zeichnen sich vor allen anderen Thierstämmen dadurch aus, dass Mesenchym-Zellen an der äusseren Oberfläche des Exoblasten aus dessen Epithel-Verband austreten und mit der abgesonderten Cellulose-Cuticula zusammen jene merkwürdige äussere Tunica bilden, die histologisch betrachtet unzweifelhaft ein Connectiv darstellt; ein exodermales „Exenchym“, dessen verschiedene Modificationen diejenigen der gewöhnlichen, mesenchymatösen Binde substanz wiederholen. Ausserdem besitzen die Tunicaten auch ein entwickeltes Haemal-Gewebe. Und trotzdem finden wir bei vielen Ascidien und anderen Tunicaten eine reine Leptogastrula, ohne Spur von secundärer Furchung, während bei vielen anderen eine Pachygastrula mehr oder minder frühzeitig erscheint.

Die Wirbelthiere endlich, welche hier natürlich besonders ins Gewicht fallen, gehören gleich den Echinodermen (— und in besonderem Gegensatze zu den Gliederthieren —) zu denjenigen Thierstämmen, bei denen das Connectiv als skeletbildende Substanz die grösste Rolle spielt und bei denen ausserdem noch das Haemal-Gewebe besonders entwickelt ist. Hier stossen wir nun zunächst auf die entscheidende Thatsache, dass die Acranier trotzdem eine Leptogastrula besitzen. Nach den ausgezeichneten Untersuchungen von HATSCHKE<sup>1)</sup>, welche die Entdeckungen von A. KOWALEVSKY in erwünschtester Weise ergänzen, kann es nicht mehr zweifelhaft sein, dass *Amphioxus* eine reine Leptogastrula besitzt; ihr Körper besteht nach vollendeter Furchung einzig und allein aus den beiden primären Keimblättern, und jedes derselben bildet eine einzige, ganz einfache Epithelschicht. Von übrig gebliebenen Furchungsresten (unreifen Furchungszellen oder Dotterzellen) ist nicht die geringste Spur vorhanden. Die Mesenchym-Zellen, welche Blut- und Bindegewebe erzeugen, treten erst viel später auf, nachdem bereits die beiden lateralen Coelom-

<sup>1)</sup> HATSCHKE, Entwicklung des *Amphioxus*. Arb. Zoolog. Institut. Wien 1881. Tom. IV.

Taschen aus dem Urdarm hervorgewachsen sind. Der palinogenetische *Amphioxus* zeigt also auch hier wiederum auf das Deutlichste die Urquelle, von welcher wir die cenogenetische Keimform der *Craniota* abzuleiten haben; alle diese übrigen Wirbelthiere zeigen eine mehr oder minder modificirte *Pachygastrula*, und es ist von hohem Interesse, dass selbst heute noch die verschiedenen Formen derselben eine zusammenhängende phylogenetische Reihe darstellen: einerseits die wenig modificirte *Amphigastrula* der Cyclostomen und Ganoiden, anderseits die stärker modificirte der Amphibien, welche zu der meroblastischen *Discogastrula* der Reptilien und der aus ihnen hervorgegangenen Vögel hinüberführt. Die analoge *Discogastrula* der Teleostier ist aus der *Amphigastrula* der Ganoiden hervorgegangen. Die eigenthümliche *Amphigastrula* der Säugethiere bereitet zur Zeit noch die grössten Schwierigkeiten, indem die interessanten Untersuchungen von ED. VAN BENEDEN, RAUBER, KUPFFER, SELENKA u. A. in wichtigen Punkten sich widersprechen. Indessen stimmen sie doch fast Alle darin überein, dass auch bei den Säugethiern eine echte *Gastrula* vorhanden sei. Jedenfalls ist dieselbe stark cenogenetisch modificirt; ich leite sie (— wie ich schon 1877 bemerkte —) phylogenetisch von einer *Discogastrula* älterer Mammalien-Ahnen (— vielleicht der gemeinsamen Stammform der Amnioten? —) ab, deren mächtiger Nahrungsdotter rückgebildet wurde, seitdem die Ernährung des Embryo durch die mütterlichen Blutgefässe in seine physiologische Function eintrat. Nach meiner Ueberzeugung waren die älteren Vorfahren der Säugethiere ovipare Amnioten mit grossem Nahrungsdotter.

Die vorstehende Uebersicht über die Gastrulation der verschiedenen Thierstämme (— für welche die einzelnen Belege leicht in den zahlreichen ontogenetischen Monographien des letzten Decenniums zu finden sind —) zeigt, dass der weitreichende, oben angeführte Satz, in welchem WALDEYER das Wesentliche seiner Anschauung zusammenfasst, völlig unhaltbar ist. In sämtlichen Stämmen des Thierreichs finden sich nahe verwandte Formen, von denen die einen eine *Leptogastrula* (ohne secundäre Furchung) und die anderen eine *Pachygastrula* (mit secundärer Furchung) bilden; und dennoch entwickeln die erstern dieselben Bindegewebe (und zum grössten Theile auch Blutgewebe), wie die letzteren. Der besondere, nach Bildung der beiden primären Keimblätter „übrig gebliebenen Rest von unreifen Furchungszellen“, aus welchen diese „parablastischen Gewebe“ ausschliesslich hervorgehen

sollen, findet sich nur bei den letzteren, nicht bei den ersteren. Zugleich geht aber daraus klar hervor, dass der „Desmoblast“, den WALDEYER „Parablast“ nennt, nicht der Parablast von HIS ist, sondern unter den Begriff des „Mesenchyms“ im weiteren Sinne fällt.

Auffallender Weise geht WALDEYER (l. c. p. 51) über diesen wichtigsten Punkt flüchtig hinweg und bemüht sich nur auf einer Seite ganz kurz, die Unterschiede seiner „in manchen Punkten mit der Lehre HERTWIG's übereinstimmenden Auffassung“ hervorzuheben, während er fünfzig Seiten dem vergeblichen Versuche widmet, seine Uebereinstimmung mit HIS „in der Hauptsache“ nachzuweisen. Seine entscheidenden Worte lauten: „Darin liegt eben der Hauptunterschied meiner Auffassung von der der Brüder HERTWIG, dass meine Parablast-Zellen von Elementen abstammen, welche noch zum Furchungs-Material gehören, während ihre Mesenchym-Zellen schon Bestandtheile der Keimblätter waren oder doch von solchen herrühren“. Wir haben soeben gezeigt, dass jene Auffassung für die Wirbelthiere ebenso wenig als für irgend einen anderen Stamm des Thierreichs berechtigt ist, dass vielmehr überall Mesenchym-Zellen ebensowohl aus dem bereits gebildeten Epithel-Verbande der fertigen Keimblätter austreten, als sie in gewissen Abtheilungen aus „unreifen Furchungszellen“ direct entstehen können.

Ein weiterer Differenz-Punkt betrifft die histologischen Producte des Mesenchyms. Die Gebrüder HERTWIG lassen daraus nicht allein Bindegewebe und Blut entstehen, sondern Muskel-, Nerven- und andere Gewebe; sie betrachten die Mesenchym-Zellen als indifferente Bildungszellen, die durch Anpassung an verschiedene Functionen — nach dem Princip der Arbeits-Theilung der Zellen oder der Gewebs-Differenzirung — sich ebenso zu verschiedenen Special-Geweben entwickeln können, wie die Bildungszellen der primären Keimblätter. WALDEYER hingegen theilt die Ansicht von HIS, dass sein „Parablast“ — RAUBERS „Desmoblast“ — ausschliesslich Blut- und Bindegewebe entstehen lasse. Dass die phylogenetisch motivirte und durch zahlreiche sorgfältige Beobachtungen begründete Ansicht von HERTWIG auch hier im Recht ist, scheint mir nicht mehr zweifelhaft angesichts der zahlreichen zustimmenden Angaben, welche die vergleichend-ontogenetischen Untersuchungen der letzten Jahre bei den Medusen, Ctenophoren, Würmern, Mollusken, Echinodermen u. s. w. zu Tage gefördert haben.

## VI. Die Primitiv-Organе der Thiere.

Die Entwicklungs-Probleme, welche in den vorhergehenden Abschnitten erörtert wurden, haben naturgemäss mehr und mehr zu einer der wichtigsten Fragen der allgemeinen Entwicklungsgeschichte der Thiere hingeführt, zur Frage nach der Bedeutung und Entstehung der Primitiv-Organе der Thiere, und so sehen wir denn auch in den neuesten bezüglichlichen Schriften von HERTWIG, KÖLLIKER, WALDEYER, HIS u. s. w. diese Frage mehr oder minder eingehend erörtert. Die vielen und auffallenden Widersprüche, welche hierbei zu Tage treten, und welche zum Theil die wichtigsten Principien berühren, veranlassen uns, auch hier darauf zurückzukommen und den Versuch zu einer Klärung derselben zu unternehmen. Nach unserer Ansicht muss es sich dabei vor allem um die Entscheidung der Frage handeln, was man eigentlich unter einem Primitiv-Organ versteht?

Der Begriff des Primitiv-Organѕ wird von den genannten und anderen Autoren abwechselnd bald in histologischem, bald in morphologischem, bald in physiologischem Sinne gebraucht; und viele Unklarheiten und Missverständnisse sind dadurch entstanden, dass man diese verschiedenen Seiten der Frage nicht gehörig aus einander gehalten hat. Viel wichtiger aber, und nach meiner Ansicht vor allem Anderen zu entscheiden, ist die Frage, ob man den Begriff des Primitiv-Organѕ in rein ontogenetischem Sinne gebraucht, wie KÖLLIKER und HIS, oder ob man demselben zugleich eine causale phylogenetische Bedeutung beimisst, wie HERTWIG und ich. Die Entscheidung dieser Frage ergibt sich sofort, wenn man die Beziehung der beiden entgegengesetzten Standpunkte zur Descendenz-Theorie und vor Allem zum biogenetischen Grundgesetz in Betracht zieht.

Alle Biologen, welche das Primitiv-Organ in rein ontogenetischem Sinne auffassen, und von einer phylogenetischen Bedeutung desselben Nichts wissen wollen, sind entweder entschiedene Gegner der Descendenz-Theorie als solcher (wie HIS), oder sie fassen dieselbe in einem Sinne auf, welcher ihrer Widerlegung gleich kommt (wie KÖLLIKER). Von HIS habe ich schon 1875 in meiner Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte“ und weiterhin im 24. Vortrage meiner Anthropogenie gezeigt, dass seine tectogenetische Auffassung der

Keimungs-Processe der Descendenz-Theorie auf das Schroffste gegenüber steht und eine Vermittlung zwischen beiden undenkbar ist. Nicht anders steht es aber im Grunde mit KÖLLIKER, obgleich es nach einzelnen widersprechenden Aeusserungen desselben scheinen könnte, als ob er wenigstens ein bedingter Anhänger derselben wäre.

Um diese principiellen Gegensätze in der Beurtheilung der Entwicklungsgeschichte richtig zu würdigen, darf man sich nicht durch die unmotivirten Lobsprüche blenden lassen, welche KÖLLIKER und HIS gelegentlich DARWIN spenden; es sind das äusserliche Concessionen an die mächtig fortschreitende Ausbreitung und Vertiefung des Darwinismus, welche dieser weder wünscht noch bedarf<sup>1)</sup>. Die sämmtlichen Schriften der genannten Naturforscher beweisen, dass ihnen das innere Verständniss desselben fremd geblieben ist; am deutlichsten geht dies daraus hervor, dass sie den Causal-Nexus zwischen Ontogenie und Phylogenie nirgends verwerthen. Statt die zahlreichen und werthvollen Ursachen, welche die phylogenetische Theorie — und vor Allem das biogenetische Grundgesetz — zur mechanischen Erklärung der ontogenetischen Thatsachen darbietet, anzuerkennen und anzuwenden, schliessen sie dieselben völlig aus, und versuchen sich statt dessen in pseudomechanischen Erklärungen, welche mit jeder Descendenz-Theorie unvereinbar sind.

Was nun zunächst KÖLLIKER's Entwicklungs-Theorie betrifft, so bin ich in meinen früheren Schriften flüchtig darüber hinweggegangen, und habe den Kampf gegen dieselbe absichtlich vermieden. Da jedoch KÖLLIKER neuerdings (1882, l. c. p. 43, 44) seinen principiellen Gegensatz gegen den Darwinismus schärfer formulirt und seit zwei Jahren überdies für zweckmässig erachtet, meine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte — das Product vieljähriger angestrenzter Arbeiten — überhaupt aus der Littera-

---

<sup>1)</sup> Viele von diesen Lobeserhebungen auf DARWIN sind reichlich gewürzt mit Seitenhieben auf mich und auf andere Anhänger des Darwinismus, denen „Uebertreibung und Entstellung“ desselben vorgeworfen wird. Es wäre doch sehr erwünscht, wenn endlich einer dieser Gegner einmal näher erörterte, worin dieser sogenannte „Hyper-Darwinismus“ eigentlich besteht? Entweder giebt es eine Phylogenie oder es giebt keine! Entweder entwickelt sich die organische Welt phylogenetisch oder nicht! Zwischen dieser Alternative giebt es keine ehrliche Vermittlung!

tur zu eliminiren<sup>1)</sup>, liegt für mich kein Grund mehr vor, jenen fundamentalen Gegensatz schweigend zu übergehen; vielmehr halte ich es im Interesse der Sache für geboten, nunmehr die Unvereinbarkeit beider Standpunkte auch meinerseits anzuerkennen. KÖLLIKER behauptet zwar, selbst ein Anhänger der Descendenz-Theorie zu sein; er versteht darunter aber ganz etwas Anderes, als der heutige Transformismus, und als DARWIN, zu dem er sich selbst in ausgesprochenen Gegensatz stellt.

Die ganz eigenthümliche „polyphyletische“ Descendenz-Theorie von KÖLLIKER ist zuerst 1864 in seinem Aufsätze „über die DARWIN'sche Schöpfungs-Theorie“<sup>2)</sup> aufgestellt und sodann sehr ausführlich in seinen „Schlussbemerkungen zur Anatomisch-systematischen Beschreibung der Alcyonarien“ (I. Penatuliden) dargelegt worden<sup>3)</sup>. Die sorgfältige Lectüre dieser beiden Schriften — und besonders der zusammenfassenden ersteren — ist allen Naturforschern sehr zu empfehlen, welche sich für die hier erörterten Probleme interessiren. Der Kern derselben lässt sich kurz etwa in folgenden Sätzen zusammenfassen: 1. Die organischen Arten oder Species sind nicht durch allmähliche Umbildung aus gemeinsamen Stammformen hervorgegangen, sondern durch sprungweise Entwicklung. 2. Die Ursachen dieser Entwicklung liegen nicht in der Wechselwirkung der Anpassung und Vererbung, sondern in einem unbekanntem grossen allgemeinen Entwicklungsgesetze. 3. Unter dem Einflusse dieses unbekanntem Entwicklungsgesetzes „bringen die Geschöpfe aus von ihnen gezeugten Keimen andere abweichende hervor“ (— „Theorie der heterogenen Zeugung“ —).

1) In seinen beiden neuesten Schriften über Entwicklungsgeschichte, in der Würzburger Festschrift über „die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens“ (1882) und in der Abhandlung über „die embryonalen Keimblätter und die Gewebe“ (1884) ignoriert KÖLLIKER meine ausführlichen, darauf bezüglichen Arbeiten absichtlich vollständig, trotzdem die sonstige betreffende Litteratur eingehend berücksichtigt wird. Weder mein Name, noch irgend eine meiner Schriften wird darin genannt, obwohl die in beiden Abhandlungen behandelten allgemeinen Probleme grösstentheils von mir zuerst (vor 12 Jahren) formulirt, und in meiner „Gastraea-Theorie“ und „Anthropogenie“ zuerst vom phylogenetischen Standpunkte aus beleuchtet worden sind.

2) Zeitschr. für wiss. Zool. XIV, p. 175.

3) Abhandl. der Senkenberg. Gesellsch. Bd. VII, VIII, p. 384—453. Frankfurt a. M. 1872.

4. Die morphologische Aehnlichkeit der Organe, welche die vergleichende Anatomie bei Thieren einer natürlichen Hauptgruppe (z. B. Wirbelthieren) als Homologie bezeichnet, liefert keine Beweise für eine gemeinsame Abstammung derselben. 5. Die morphologische Uebereinstimmung in der Anlage der Organe, welche die vergleichende Ontogenie bei allen Gliedern einer solchen Hauptgruppe (z. B. Wirbelthieren) nachweist und welche im „biogenetischen Grundgesetze“ ihre causale Erklärung findet, liefert keine Beweise für eine gemeinsame Abstammung derselben; „die Phylogenie wirft in keinerlei Weise ein bestimmtes Licht auf die Ontogenie“ (und umgekehrt!). 6. Aus den That-sachen der Vererbung und Anpassung „ergibt sich nicht die geringste Einsicht in die Gesetze der Entwicklung“.

Schon aus diesen wenigen Sätzen ergibt sich, dass KÖLLIKER die ganze Entwicklung der organischen Welt völlig anders auf-fasst, als wir. Als weiterer Beleg dafür sei nur noch angeführt, dass nach seiner Ansicht „DARWIN im vollsten Sinne des Wortes Teleolog ist“ und dass der Hauptfehler des Darwinismus seine vollendete Teleologie ist. Nach der Ansicht vieler Anderer, zu denen auch ich gehöre, ist umgekehrt KÖLLIKER'S Entwicklungs-Theorie die nackte Teleologie und es bleibt ein Hauptverdienst DARWIN'S, durch seine mechanische Selections-Theorie die landläufige Teleologie gründlichst vernichtet zu haben. Indessen ist der Hauptpunkt, um den es sich hier handelt, nicht die Selections-Theorie (— welche KÖLLIKER für verfehlt hält —), sondern die brennende Frage, ob es einen directen ursächlichen Zusammenhang zwischen Ontogenie und Phylogenie giebt? Nach KÖLLIKER ist ein solcher, durch die Wechselwirkung der Vererbung und Anpassung bedingter Causal-Nexus zwischen der embryonalen Entwicklung des Individuums und der Stammes-Entwicklung seiner Vorfahren absolut nicht vorhanden, während er nach meiner Ueberzeugung die allerhöchste Bedeutung besitzt.

Um KÖLLIKER'S Ansicht über diesen wichtigsten Punkt klar zu verstehen, ist vor Allem auf die merkwürdige Erörterung zu verweisen, die er in der II. Auflage seiner „Entwicklungsgeschichte des Menschen“ (1876, p. 390—399) meinem biogenetischen Grundgesetze, und im Gegensatze dazu der mathematischen Begründung der Ontogenie durch HIS widmet. Während er mit HIS „im Wesentlichen übereinstimmt und offenbar mehr nur in der Auffassung der Einzelvorgänge abweicht“ (p. 397),

behauptet er gleichzeitig, dass die „Darwin-Haeckel'schen Lehren sicherlich nicht durch Thatsachen bestätigt sind“, und durch seine „Lehren von einer sprungweisen Entwicklung aus inneren Ursachen“ widerlegt werden; endlich führt er „als letztes und gewichtigstes Argument nun noch das in's Feld, dass nach seiner Meinung die Darwin-Haeckel'sche Phylogenie der Wahrheit nicht entspricht“ (p. 393).

Vor diesem „letzten und gewichtigsten Argument“ muss ich allerdings leider die Waffen strecken; denn wenn unsere Phylogenie nicht richtig ist, dann „entspricht sie auch nicht der Wahrheit“. Jedenfalls ist sie völlig unvereinbar mit der entgegengesetzten Theorie KÖLLIKER'S von der „sprungweisen Entwicklung aus inneren unbekanntem Ursachen“<sup>1)</sup>. An irgend eine „Vermittelung“ zwischen meiner phylogenetischen Entwicklungstheorie und der tectogenetischen von KÖLLIKER ist eben so wenig zu denken, als an eine Vermittelung zwischen der ersteren und der „mathematischen“ Sartrical-Theorie von HIS. Freilich scheint mir auch eine Vermittelung zwischen dieser letzteren und der „heterogenen Saltuar-Theorie“ völlig ausgeschlossen. Ich kann zwischen beiden nur das Gemeinsame finden, dass sie auf jede Erklärung der Ontogenie durch phylogenetische Prozesse Verzicht leisten.

Viele und grosse Naturforscher haben seit Jahrhunderten ihre Vorstellung von einer stetigen und zusammenhängenden Entwicklung der Natur in dem Satze ausgedrückt: „*Natura non facit saltus*“. KÖLLIKER bestreitet dessen Gültigkeit und stellt ihm gegenüber für die ganze Entwicklung der organischen Wesen das umgekehrte Princip auf: „*Natura ubique facit saltus*“. Und was das Wichtigste ist, diese „sprungweise Entwicklung“ (— nach unserer Ansicht eine „*contradictio in adjecto*“ —) geschieht nach

---

<sup>1)</sup> Da der sprungweise Gang der Entwicklung, im Gegensatz zum continuirlichen, von KÖLLIKER selbst als das Hauptmoment seiner tectogenetischen Theorie angesehen wird, so bezeichnen sie einige Morphologen neuerdings kurz als die „phylogenetische Sprung-Theorie“ (*Theoria saltuaris*). Ich muss leider gestehen, dass ich trotz wiederholten und aufmerksamen Lesens aller Abhandlungen, welche KÖLLIKER seit 20 Jahren über seine „Saltuar-Theorie“ veröffentlicht hat, ausser Stande bin, ihren Gedankengang zu verstehen. Es geht mir in dieser Beziehung ebenso, wie KÖLLIKER mit meinem biogenetischen Grundgesetz.

„einem unbekanntem grossen Entwicklungsgesetz“. Der berühmte Würzburger Histologe nimmt also DARWIN gegenüber eine ähnliche Stellung ein, wie vor 54 Jahren CUVIER gegenüber GEOFFROY ST. HILAIRE; seine „Saltuar-Theorie“ steht auf demselben Boden wie die Katastrophen-Theorie CUVIER'S, die in L. AGASSIZ ihren letzten Vertreter gefunden zu haben schien.

Gleichviel übrigens, wie man die Stellung der Saltuar-Theorie und der Sartrical-Theorie zur Phylogenie beurtheilt, jedenfalls machen die Urheber jener tectogenetischen Theorien nur in seltenen Fällen einen ernstlichen Versuch, dieselben durchgreifend für die Ontogenie als Erklärungs-Princip zu verwerthen. Die einzigen derartigen Versuche von KÖLLIKER und HIS haben meines Wissens keinen nachhaltigen Erfolg gehabt, trotz ihres hohen philosophischen Interesses. Vergeblich hat KÖLLIKER als Beweise für seine „heterogene Sprung-Theorie“ den Generationswechsel, die Metamorphose, die Formverschiedenheit beider Geschlechter, den Polymorphismus der coloniebildenden Insecten angeführt (1864 l. c. p. 183); alle diese Thatsachen führen uns nicht zur Erklärung der Ontogenie, sondern können selbst nur mit Hülfe der Phylogenie erklärt werden. Vergeblich hat HIS zum Beweise seiner „exacten Schneider-Theorie“ die rudimentären Organe auf Höllenlappen, die 4 Wirbelthier-Beine auf die 4 Ecken eines Brief-Couverts, die Form des Medullarrohrs auf einen gebogenen und geknickten Gummischlauch zurückgeführt u. s. w.; alle diese „genialen Conceptionen“ haben absolut Nichts zur Erklärung der Ontogenie beigetragen, und mit jeder Phylogenie sind sie ohnehin unverträglich. Natürlich ist auch in sämtlichen ontogenetischen Arbeiten von HIS und KÖLLIKER bei keinem einzigen Organ der ernstliche Versuch einer phylogenetischen Erklärung gemacht, insbesondere nicht bei den vielumstrittenen Primitiv-Organen.

Grade die Streitigkeiten über diese fundamentalen Primitiv-Organen zeigen aber auf das Schlagendste, wie die Ontogenie der Phylogenie gar nicht mehr entbehren kann, sobald sie vergleichend eine grössere Summe von ähnlichen Entwicklungsvorgängen bei verschiedenen Thieren zusammenfasst und sich nicht auf die monographische Ontogenie eines einzelnen Thieres beschränkt: Die vergleichende Ontogenie wird von selbst zur Phylogenie; denn sie ist gezwungen, die palinogenetischen Erscheinungen von den cenogenetischen zu unterscheiden; die ersteren, die auf der Abstammung von gemeinsamen Vorfahren beruhen, sind durch Vererbung von diesen

auf die verschiedenen stammverwandten Nachkommen übertragen (z. B. bei den Wirbelthieren die Chorda, die Kiemenbogen, Urnie- ren u. s. w.); die cenogenetischen Veränderungen hingegen, welche als „Störungen oder Fälschungen“ den ursprünglichen, palingenetischen Entwicklungsgang mehr oder weniger modificiren, beruhen auf der Anpassung an verschiedene äussere Bedingungen der Entwicklung (z. B. Nahrungsdotter, Amnion, Allantois etc.)<sup>1)</sup>.

Indem wir jetzt zu einer näheren Bestimmung der Primitiv- Organe übergehen, wollen wir zunächst die Frage zu beantworten versuchen, ob es ein gemeinsames ältestes Primitiv-Or- gan für sämtliche Metazoen giebt — also für sämtliche Thiere, nach Ausschluss der Protozoen. Wir müssen hierbei bis auf die äusserste Grenze dieser beiden Reiche zurückgehen, also phylogenetisch aufgefasst, bis zu jenem Stadium, in welchem zu- erst der einfachste Metazoen-Organismus sich aus den Protozoen hervorbildete. Als eine solche Grenzform beider Zustände be- trachte ich die Blastaea<sup>2)</sup>, deren einstige Existenz durch die heutige Keimform der Blastula (oder *Blastosphaera*) bewiesen wird: eine einfache Hohlkugel (mit structurloser Gallerte oder Flüssigkeit erfüllt), deren Wand von einer einzigen Schicht gleich- artiger Zellen gebildet wird; diese Zellschicht ist ein Flimmer- Epithel einfachster Art und wird bei den entsprechenden Keim- formen als Keimhaut oder *Blastoderma* bezeichnet. Dieses „Urkeimblatt“ oder Blastoderm ist das älteste ge- meinsame Primitiv-Organ aller Metazoen<sup>3)</sup>. Histo-

1) Der Ausdruck „Fälschung“ zur Bezeichnung der cenogenetischen Abänderungen, welche durch embryonale Anpassung in den ursprünglichen und erblichen, palingenetischen Entwicklungsgang eingeführt werden, hat zu vielen seltsamen und bedauerlichen Missverständnissen Veranlassung gegeben. Es wäre daher zweckmässiger, den Begriff jener „Fälschung“, den ich FRITZ MÜLLER'S bahnbrechender Schrift „Für Darwin“ entnommen hatte, durch „cenogenetische Störung“ zu ersetzen.

2) Die Blastaea hatte ich anfänglich als *Planaea* bezeichnet, um dadurch Anschluss an die früher herrschende Bezeichnung meiner *Blastula* als *Planula* zu erhalten (Anthropogenie I. Aufl. 1874, p. 391). Da jedoch der ontogenetische Begriff der *Blastula* sehr bald allgemeinen Eingang fand, habe ich bald darauf die entsprechende phylogenetische Form mit dem Namen *Blastaea* belegt (Anthropogenie, III. Aufl. 1877, p. 426); Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 1875, Bd. IX, p. 493.

3) Ueber den Begriff des „Urkeimblattes“ vergl. meine Mono-

graphisch betrachtet ist das Blastoderm ein einfaches Epithel, histogenetisch das gemeinsame Urgewebe, aus welchem alle anderen thierischen Gewebe direct oder indirect abzuleiten sind. Aber auch in morphologischem Sinne ist das Blastoderm das erste und einfachste Primitiv-Organ, insofern es allein den ganzen individuellen Körper zusammensetzt; und zugleich in physiologischem Sinne, insofern die gleichartigen Zellen desselben alle Functionen des individuellen Metazoen-Körpers gleichzeitig vollziehen.

Wenn wir demnach als das einfachste Primitiv-Organ sämtlicher Metazoen das Blastoderm hinstellen, so haben wir dabei zunächst diejenige reinste Form der Blastula im Auge, welche aus der primordialis, d. h. der vollkommen regulären und äqualen Eifurchung hervorgeht, die *Archiblastula* oder primäre Blastosphäera<sup>1)</sup>. Hier sind alle Zellen, welche die einfache Epithel-Schicht der regulären Hohlkugel zusammensetzen, noch vollkommen gleich. Aus dieser palingenetischen, ursprünglichen und reinen Form lassen sich aber alle anderen cenogenetischen Formen derselben durch Arbeits-Theilung der Blastoderm-Zellen, und insbesondere durch allmähliche (phylogenetische) Zunahme des Nahrungsdotters ableiten, wie ich in meinem Aufsätze über „die Gastrula und die Eifurchung der Thiere“ hinreichend nachgewiesen zu haben glaube.

Die „*Blastula* oder *Blastosphaera*“, als die ontogenetische (durch Vererbung conservirte) Wiederholung der ursprünglichen, phylogenetischen *Blastaea*, darf nicht verwechselt werden mit der ähnlichen Keimform, welche die ältere Embryologie als Keimblase oder *Vesicula blastodermica* bezeichnete. Diese Bezeichnung wurde zuerst 1837 von COSTE auf die eigenthümliche kugelige Keimblase der Säugethiere angewendet, welche schon vor mehr als 200 Jahren (1677) von REGNER DE GRAAF entdeckt, aber erst von BAER (1827) der Vergessenheit entrissen und von BISCHOFF

---

graphie der Medusen, II, 2 (1881), p. 140: Generelle Histologie der Medusen.

<sup>1)</sup> Ueber die *Archiblastula* und ihre hohe phylogenetische Bedeutung vergl. meine *Anthropogenie*, III. Aufl., 1877, p. 157, 195, 424; Fig. 171 und Taf. II, Fig. 4. Die Existenz dieser vollkommen regulären *Blastula* und der regulären Furchung, aus der sie hervorgeht, wird neuerdings von WALDEYER bezweifelt (1883, l. c. p. 41). Sie ist aber durch zahlreiche und sorgfältige Beobachtungen, auch aus neuester Zeit, vollkommen sicher gestellt: bei Polypen, Medusen, *Sagitta* und anderen Würmern, einzelnen Echinodermen u. s. w.

(1842) genauer beschrieben wurde. Als man später ähnliche „Keimblasen“ (— Hohlkugeln mit einschichtiger Epithel-Wand —) bei vielen niederen Thieren entdeckte, glaubte man sie zunächst mit jener „Keimblase der Säugethiere“ ohne weiteres identificiren zu können. Hieraus entwickelte sich dann die wichtige, zuerst von BAER (1828) mit prophetischem Genius formulirte Vorstellung, dass „die einfache Blasenform die gemeinschaftliche Grundform ist, aus der sich alle Thiere nicht nur der Idee nach, sondern historisch entwickeln“. Sein berühmter Satz: „Beim ersten Auftreten sind vielleicht alle Thiere gleich und nur hohle Kugeln“ — erscheint in der That als eine kühne Anticipation unserer Blastaea-Hypothese. Man darf jedoch nicht übersehen, dass diese prophetische Generalisation jener irrthümlichen Auffassung der Säugethier-Keimblase entsprang. Das wahre Verständniss der letzteren wurde uns erst möglich, nachdem EDUARD VAN BENEDEN 1875 die Gastrulation der Säugethiere entdeckt hatte<sup>1)</sup>. Daraus ergab sich unzweifelhaft, dass „die sogenannte Keimblase der Säugethiere und die echte Keimhautblase des Amphioxus und vieler Wirbellosen gänzlich verschiedene Keimzustände sind“. Die letztere, meine *Blastula*, geht der Gastrulation voraus; die erstere, meine *Gastrocystis*, folgt ihr nach. In meinem Aufsatz über die „Gastrulation der Säugethiere“ (1877) habe ich diesen wesentlichen Unterschied ausführlich erörtert<sup>2)</sup>.

Auffallender Weise hat KÖLLIKER auch nach den Entdeckungen von RAUBER und VAN BENEDEN die frühere irrthümliche Vergleichung der wahren *Blastula* und der Säugethier-*Gastrocystis* noch beibehalten und weiter geführt. In seinen „Allgemeinen Betrachtungen über die Keimblätter und die Primitiv-Organen“<sup>3)</sup> sagt er darüber (p. 383): „Bei den Säugethiern entsteht nach der

<sup>1)</sup> Gleichzeitig mit E. VAN BENEDEN (1875) hat bekanntlich auch RAUBER, der sich um unser Verständniss der Gastrulation der Wirbelthiere so grosse Verdienste erworben hat, die schwierige Keimblätter-Bildung der Säugethiere untersucht, ist aber theilweise zu anderen Resultaten gekommen, ebenso wie auch später KUPFFER und SELENKA. Welche Deutung hier die richtige ist, lässt sich zur Zeit wohl kaum sicher entscheiden. Alle aber stimmen darin überein, dass die „Keimblase“ der Säugethiere und die *Blastula* des Amphioxus und der Wirbellosen zwei gänzlich verschiedene Keimformen sind.

<sup>2)</sup> Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1877, Bd. XI, p. 78—86. Vergl. ferner die III. Aufl. meiner Anthropogenie (1877), p. 157, 170—175, 234, 426, 744 (Note 61).

<sup>3)</sup> KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte, II. Aufl. 1876, p. 377—399.

Furchung sofort eine doppelblättrige Keimblase. Will man diese Keimblase mit den HAECKEL'schen Typen vergleichen, so kann man sie nur eine Blastula nennen; dagegen fehlt hier, ebenso wie beim Hühnchen, eine invaginirte Blastula oder eine Gastrula ganz“. Unmittelbar vorher sagt KÖLLIKER von den Vögeln: „Somit ist hier weder eine Discoblastula, noch eine Discogastrula vorhanden, und ist, wie ich schon anderswo angedeutet habe, die einzige Grundform, die mit den Zuständen niederer Thiere verglichen werden könnte, die Blase, die später entsteht, nachdem das Ectoderma und Entoderma den Dotter umwachsen haben“. Ich muss diese Vergleichung für ganz unzulässig halten. Die echte Blastula geht der Gastrula voraus. Uebrigens dürfte KÖLLIKER mit seiner Ansicht heutzutage ziemlich isolirt dastehen, nachdem in den letzten Jahren durch eine Reihe von ausgezeichneten Untersuchungen (ED. VAN BENEDEN, RAUBER, KUPFFER, SELENKA, GÖTTE, SCOTT, HATSCHKE u. A.) die Existenz der Gastrula und ihre Entstehung durch Invagination der Blastula bei allen Wirbelthier-Klassen nachgewiesen worden ist.

Die echte Archiblastula vieler niederer Thiere (z. B. *Gastrophysema*, *Monoxenia*, *Limnaeus*, *Sagitta*)<sup>1)</sup> und die nahe verwandte und nur wenig verschiedene Amphiblastula vieler amphiblastischen Thiere (z. B. *Echinus*, *Ophioglypha*, *Synapta*, *Amphioxus*)<sup>2)</sup> zeigen uns noch heute das reine Urbild des primordialen Metazoon, und lassen keinen Zweifel übrig, dass das Blastoderma das gemeinsame älteste Primitivorgan der Metozoen ist, und das einfache Epithelium somit das älteste Gewebe der Thiere. Das Verständniss dieser wichtigen Thatsache wird uns sehr erleichtert durch den Umstand, dass auch heute noch verschiedene einfachste Metozoen existiren, deren völlig entwickelter Körper permanent eine wesentlich gleiche Form darstellt: einerseits mehrere Volvocinen (*Synura* etc), andererseits die Catallacten (*Magosphaera*): Gallertkugeln, deren Oberfläche von einer einzigen einfachen Zel-

1) Ueber die Archiblastula, bei der sämtliche Epithelzellen des einfachen Blastoderms gleichartig sind, vergl. meine „Gastraeatheorie“ (p. 81, Taf. VIII, Fig. 116, 117); Anthropogenie, III. Aufl., Fig. 171); ferner O. HERTWIG, *Sagitta*.

2) Ueber die Amphiblastula, bei der bereits der spätere Unterschied der kleineren animalen und der grösseren vegetativen Zellen (besonders an beiden Polen der Axe) mehr oder weniger angedeutet ist, vergl. SELENKA, die Keimblätter der Echinodermen (Fig. 16, 44, 61, 79) und HATSCHKE, *Amphioxus*, Fig. 19, 20).

lenschicht eingeschlossen wird. Diese merkwürdigen Flagellaten werden zwar gewöhnlich noch zu den Protisten gerechnet (von vielen Zoologen zu der *Protozoa*, von vielen Botanikern zu der *Protophyta*); sie stehen aber vollkommen auf der Grenze zwischen den Protisten und Histioten, und zeigen uns aufs Deutlichste den Weg, auf welchem die letzteren aus den ersteren hervorgegangen sind <sup>1)</sup>.

Aus dem Blastoderm der Blastula, dem einheitlichen „Primitivorgan ersten Ranges“, gehen zunächst bei den Metazoen die beiden primären Keimblätter (*Blastophylla*) hervor, die wir jenem gegenüber als zwei „Primitivorgane zweiten Ranges“ anzusehen haben. Die neuerdings so weit ausgedehnten, vergleichenden Untersuchungen über den ontogenetischen Ursprung derselben haben mit fast vollkommener Sicherheit den vor sieben Jahren von mir aufgestellten Satz bestätigt, dass sie ursprünglich überall durch Invagination der Blastula entstanden sind; und dass vereinzelte Ausnahmen, die scheinbar noch jetzt von diesem Gesetze existiren, entweder durch cenogenetische Modification zu erklären oder auf Beobachtungsfehler zurückzuführen sind <sup>2)</sup>. Ebenso ist durch jene Untersuchungen mein Versuch gerechtfertigt worden, alle verschiedenen Formen der Gastrula auf eine einzige ursprüngliche zurückzuführen, auf die palingenetische *Archigastrula*. Daraus ergibt sich dann ferner unmittelbar die allgemeine Homologie der beiden primären Keimblätter

---

<sup>1)</sup> Wenn ich unter dem Begriffe Histiota die echten vielzelligen und gewebebildenden Thiere und Pflanzen zusammenfasse, und beide vereinigt den einzelligen und nicht gewebebildenden Protista gegenüberstelle, so will ich durch diese Zweitheilung der organischen Welt meiner schon früher begründeten Ansicht Ausdruck geben, dass vom morphologischen sowohl als vom rein histologischen Gesichtspunkte aus der Unterschied zwischen Protisten und Histioten viel grösser ist, als der Unterschied zwischen Pflanzen und Thieren.

<sup>2)</sup> Eine unbefangene Vergleichung der zahlreichen vortrefflichen Untersuchungen über Gastrulation, welche uns das letzte Decennium geliefert hat, lässt kaum mehr einen Zweifel übrig, dass dieselbe wirklich überall ursprünglich auf einer Invagination der Blastula beruht. Wir legen hierauf deshalb so grosses Gewicht, weil sie uns die gesetzmässige Einheit für diesen wichtigen und unendlich mannichfaltig modificirten Process darthut, gleichviel, ob man diese im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes als Argument für den monophyletischen Ursprung der Metazoen verwerthet oder nicht.

bei sämtlichen Metazoen, eine nothwendige Folge ihrer gemeinsamen Abstammung von der *Gastraea* — und umgekehrt auch ein Beweis für diese letztere! — Jene wichtige Homologie ist jetzt so allgemein anerkannt, ebenso wohl von den Anhängern, als von den Gegnern der Gastraeatheorie, dass wir darüber kein Wort mehr zu verlieren brauchen. Wird dieselbe doch mit grosser Bestimmtheit sogar von KÖLLIKER vertreten, obgleich derselbe gleichzeitig zu zeigen sucht, dass die Keimblätter bei verschiedenen Thieren auf ganz verschiedene Weise entstehen<sup>1)</sup>.

Wenn wir demnach, in Uebereinstimmung mit fast allen Zoologen der Gegenwart, die beiden primären Keimblätter als homologe Primitivorgane sämtlicher Metazoen — und demgemäss die *Gastrula* als gemeinsame Keimform derselben — betrachten, so müssen wir unsererseits doch das Hauptgewicht dieser Auffassung darauf legen, dass diese Homologie nicht bloss ontogenetische, sondern zugleich phylogenetische Bedeutung hat. Gleichviel ob man alle Metazoen in monophyletischem Sinne von einer einzigen gemeinsamen *Gastraea*, oder nach der polyphyletischen Hypothese von verschiedenen, ähnlichen aber unabhängig entstandenen *Gastraea*-formen abstammen lässt, in jedem Falle bleiben die beiden primären Keimblätter phylogenetische Primitivorgane, und die anerkannte Thatsache, dass sie auch ontogenetisch als solche auftreten, erklärt sich einfach durch Vererbung, als eine nothwendige Folge des biogenetischen Grundgesetzes.

Von diesem phylogenetischen Gesichtspunkte aus ist nun die vielumstrittene Frage, ob die primären Keimblätter „Primitivorgane in morphologischem, physiologischem oder histologischem Sinne“ sind, mit voller Klarheit zu entscheiden, und zwar in jedem Sinne zu bejahen. Ohne Weiteres ist das klar bei der reinen palingenetischen *Leptogastrula*. Da wir aber die cenogenetische, mehr oder weniger modificirte *Pachygastrula* stets auf die erstere zurückführen, und sie durch (phylogenetisches) Wachsthum des Nahrungsdotters von derselben ableiten, so gilt jene einheitliche positive Auffassung von der *Gastrula* sämtlicher Metazoen. In

<sup>1)</sup> In seinen „Allgemeinen Betrachtungen“ über die Primitivorgane (§ 29 der „Entwicklungsgeschichte“, II. Aufl. 1876, p. 377 bis 399) stehen die Ansichten KÖLLIKER's über die „von ihm urgirte Homologie der Keimblätter“ in schneidendem Widerspruch zu der unmittelbar vorhergehenden Behauptung, dass „bei den Säugethieren und Vögeln von einer *Gastrula* nicht die Rede sein kann“.

allen Fällen ist ja diese ontogenetische Gastrula nur das stetig wiederholte, durch Vererbung übertragene, durch Anpassung bald mehr bald minder modificirte Abbild der phylogenetischen Gastraea, der gemeinsamen Stammform aller Metazoen.

Morphologische Primitivorgane sind die beiden primären Keimblätter überall insofern, als sie bei der Gastraea überhaupt die einzigen Organe waren, aus denen der ganze Körper dieser Stammform bestand, und als sie bei der Gastrula dem entsprechend die einzigen Organe sind, welche diese Keimform zusammensetzen; der Exoblast (— oder das Ectoderm im früheren Sinne —) bildet die äussere oder dermale, der Entoblast (— oder das frühere Entoderm —) die innere oder gastrale Zellschicht des becherförmigen Körpers. In den Physemarien<sup>1)</sup>, den Orthonectiden, den einfachsten Formen der Spongien (*Archolythus*) und der Hydropolyphen besitzen wir noch jetzt lebende Repräsentanten solcher einfachster Metazoen, deren Körper entweder nur aus diesen beiden Primitivorganen besteht oder doch nur wenig modificirt ist.

Physiologische Primitivorgane sind die beiden primären Keimblätter bei der Gastraea unzweifelhaft ebenfalls gewesen, wie sie es bei den eben genannten einfachsten Formen der Coelenteraten noch heute sind: der Ektoblast das animale oder sensomotorische Primitivorgan der Bewegung und Empfindung, der Entoblast das vegetative oder trophische Organ der Ernährung und des Stoffwechsels; das letztere bildet zusammen mit dem von ihm umschlossenen Hohlraum den Urdarm, das erstere das Urtegument oder die Urdecke (*Protegumentum*). Den Urdarm habe ich zuerst 1872 als das wahre älteste Primitivorgan des Thierkörpers unterschieden und *Progaster* genannt, seine Oeffnung Urmund oder *Prostoma*<sup>2)</sup>. 3 Jahre später hat RAY-LANKASTER<sup>3)</sup>, welcher unabhängig von meiner Gastraeatheorie zu ähnlichen Folgerungen gekommen war, den Urdarm als *Archen-*

<sup>1)</sup> Die *Physemarien* (*Haliphysema*, *Gastrophysema*), welche ich in den Studien zur Gastreatheorie (p. 171—226) als „Gasträden der Gegenwart“ beschrieben habe, werden neuerdings häufig mit ähnlichen echten Rhizopoden verwechselt (z. B. in der vortrefflichen Darstellung der „Foraminiferen von Mauritius“ in Moebius: „Meeresfauna der Insel Mauritius“, 1880). Die Aehnlichkeit zwischen beiden Formen ist rein äusserlich und beweist ebenso wenig ihre Identität, als die vollständige äussere Aehnlichkeit vieler Caementskelete von Röhrenwürmern und Phryganidenlarven etc.

<sup>2)</sup> *Biologie der Kalkschwämme*, 1872, p. 468.

<sup>3)</sup> *Quarterly Journ. of microsc. sc.* 1875, Vol. XV, p. 163.

teron und den Urmund als *Blastoporus* bezeichnet. Diese spätere Bezeichnung wird gegenwärtig meiner früheren von vielen Embryologen vorgezogen, vielleicht desshalb, weil sie Nichts über die ursprüngliche physiologische Bedeutung dieses Primitivorgans präjudicirt; ich muss jedoch meiner älteren Bezeichnung eben desshalb den Vorzug geben, weil ich an der phylogenetischen Vorstellung festhalte, dass der Urdarm (*Proyaster*) wirklich die verdauende Cavität der ältesten Metozoen in physiologischem, wie in morphologischem Sinne war, und ihre Oeffnung, der Urmund (*Prostoma*) wirklich als Mundöffnung fungirte. So ist es ja heute noch bei vielen palingenetischen Gastrularlarven niederer Thiere der Fall, welche sich frei lebend im Wasser entwickeln. Aber auch bei vielen cenogenetischen Gastrulaformen, die sich innerhalb der Eihüllen entwickeln und durch den Nahrungsdotter ernähren, bleibt jene ursprüngliche Function des Urmundes bestehen; selbst bei den discoblastischen Eiern der Vögel und Reptilien, wo der colossale Nahrungsdotter die flache Ausbreitung der „Keimscheibe“ (oder *Discogastrula*) bedingt, fungirt deren verdickter Lippenrand (oder der „Keimwulst“) als wirklicher, Nahrung aus dem Dotter aufnehmender Urmund<sup>1)</sup>.

Histologische Primitivorgane endlich sind die beiden primären Keimblätter ganz allgemein insofern, als sie allein das primäre Gewebe des Thierkörpers herstellen, das einfache Epithelium (der Exoblast das primäre Dermalepithel, der Entoblast das primäre Gastralepithel); und als alle anderen Gewebe des Thierkörpers als secundäre aus den ersteren direct oder indirect hervorgegangen sind, und zwar ebensowohl in phylogenetischem als in ontogenetischem Sinne. Dagegen sind die zwei primären Keimblätter nicht „histologische Primitivorgane“ hinsichtlich ihrer histogenetischen Potenz — nicht also in dem Sinne (— in welchem sie noch heute bei vielen Histologen gelten —), dass bestimmte verschiedene Gewebe aus ihnen hervorgehen. Vielmehr lässt sich aus den heutigen Resultaten der

---

<sup>1)</sup> WALDEYER schreibt die Unterscheidung der Urdarmhöhle (meiner *Proyaster*, RAY-LANKESTER's *Archenteron*) irrthümlich BALFOUR zu (1883, l. c. p. 64), Offenbar ist er durch die Darstellung BALFOUR's selbst irre geleitet worden, der in seiner vergleichenden Embryologie sowohl diese, wie manche andere Ergebnisse meiner Gastraeatheorie verwerthet, ohne dieselbe als Quelle anzugeben. Vergl. meinen Aufsatz über „Urdarm und Urmund, Primitivorgane“, in Jena. Zeitschr. 1877, Bd. XI, p. 86—92.

vergleichenden Ontogenie mit vollkommener Sicherheit der Schluss ziehen, dass aus jedem der beiden primären Blätter, aus dem Exoblast ebensowohl als aus dem Entoblast, die verschiedensten Gewebe hervorgehen können: Epithelien, Nerven, Muskeln, Bindegewebe u. s. w. Die einzelnen Stämme und Klassen des Thierreichs zeigen darin beträchtliche Verschiedenheiten.

Das Blastoderm der *Blastula* und die beiden (— durch Invagination daraus entstandenen —) Blastophylle oder „primären Keimblätter“ der *Gastrula* sind die einzigen wahren „Primitiv-Organen“ der Metazoen, die wir als solche anerkennen können. Alle anderen embryonalen Bildungen, — vor allen das mittlere Keimblatt oder der Mesoblast — verdienen nicht mehr den Namen von Primitiv-Organen. Alle früheren Versuche, auch noch die drei oder vier secundären Keimblätter, die aus den beiden primären hervorgehen, als Primitiv-Organen zu deuten, von BAER und REMAK bis auf die Gegenwart fortgesetzt, sind als vergebliche Bemühungen anzusehen. Einen solchen vergeblichen Versuch habe ich selbst gemacht, als ich vor zehn Jahren in der Gastraea-Theorie und Anthropogenie es unternahm, die Theorie von den vier secundären, zuerst von BAER unterschiedenen Keimblättern auf's Neue zu stützen. Ich gebe alle diese Bemühungen jetzt völlig verloren, seitdem durch die glänzenden Entdeckungen der vergleichenden Ontogenie im letzten Decennium nachgewiesen worden ist, dass jene secundären Keimblätter in den verschiedenen Thierstämmen eine völlig verschiedene Bedeutung haben, und dass das Mesoderm nach Inhalt und Umfang des Begriffs, mit Bezug auf seinen Ursprung sowohl als seine Produkte, die mannigfaltigsten Verschiedenheiten zeigt. Die überzeugenden Beweise dafür enthält HERTWIG's Coelom-Theorie, der ich mich ganz besonders in diesem Punkte vollständig anschliesse.

---

## VII. Classification der Gewebe.

In meinem Aufsätze über die „histologische Bedeutung der Gastraea-Theorie“<sup>1)</sup> (Studien p. 227) hatte ich 1877 den Nachweis zu führen versucht, dass das Epithelium allein das primäre Gewebe sei, und dass alle anderen Gewebe als secundäre

---

<sup>1)</sup> Nachträge zur Gastraea-Theorie. Jena 1877. Jena. Zeitschr. Vol. XI, p. 55.

zu betrachten seien, direct oder indirect aus dem ersteren hervorgegangen. Dieser Satz, der in seinen Consequenzen für die vergleichende Histologie vielleicht die Bedeutung eines massgebenden Grundsatzes beanspruchen kann, ergibt sich ganz einfach als ein nothwendiger Folgeschluss aus der Gasträa-Theorie. Denn da nach dieser alle Gewebe der Metazoen direct oder indirect aus den beiden primären Keimblättern entstanden sind, und da die letzteren bei der reinen, palingenetischen Form der Gastrula, bei unserer „Leptogastrula“, einfache Epithelien sind, so muss nothwendig das Epithelium das einzige primäre Gewebe sein, und zwar ebenso wohl in phylogenetischem als in ontogenetischem Sinne. In der dritten Auflage meiner Anthropogenie hatte ich (p. 657—666) diesen Satz weiter ausgeführt und insbesondere gezeigt, wie derselbe mit der Parablasten-Theorie von His unvereinbar ist.

In neuester Zeit hat KÖLLIKER in seiner Abhandlung über „die embryonalen Keimblätter und die Gewebe“<sup>1)</sup> eine Anzahl von allgemeinen Sätzen aufgestellt, denen er mit Recht eine weittragende Bedeutung für die allgemeine Histologie und die vergleichende Ontogenie zuschreibt. Je mehr ich diesen Sätzen im Allgemeinen beistimme, desto mehr glaube ich hier daran erinnern zu dürfen, dass ich dieselben bereits sieben Jahre früher in dem angeführten Aufsätze zum grössten Theile begründet habe. Allerdings ist dies aus KÖLLIKER'S Abhandlung nicht zu ersehen, da er in derselben keine einzige meiner bezüglichen Arbeiten auch nur erwähnt. Obgleich er seine Abhandlung mit einer historischen Uebersicht über die Fortschritte der Keimblätter-Theorie beginnt und die bezügliche Litteratur sonst eingehend berücksichtigt, wird weder die Gasträa-Theorie noch die Anthropogenie genannt; wahrscheinlich desshalb, weil KÖLLIKER es für das „Zweckmässigste“ hält, „nur die Thatsachen sprechen und die Gasträa-Theorie ganz ausser dem Spiele zu lassen“<sup>2)</sup>. Um so eingehender bespricht derselbe auch hier wieder die Parablasten-Theorie von His, die als „die wichtigste unter den ganz neuen Gesichtspunkten und überraschenden Hypothesen“ der neueren Ontogenie zu bezeichnen sei (l. c. p. 181). Der Leser dieser interessanten Abhandlung wird demnach erwarten, dass

<sup>1)</sup> KÖLLIKER in: Zeitschr. für wissensch. Zool. 1884. Bd. XL, p. 179.

<sup>2)</sup> KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte, II. Aufl. 1876, p. 383.

KÖLLIKER nunmehr sich jener „genialen Conception“ anschliesst und „den wichtigsten Fortschritt der neueren Embryologie seit REMAK“ adoptirt; er wird aber in dieser Erwartung getäuscht und statt dessen durch eine eingehende Widerlegung derselben überrascht, und zwar mit denselben Gründen, welche ich seit zehn Jahren energisch dagegen geltend gemacht habe<sup>1)</sup>.

Natürlich kann es mir nur sehr erfreulich sein, dass eine so bewährte und berühmte histologische Autorität wie KÖLLIKER sich jetzt entschieden zu den Grundsätzen bekennt, die ich seit einem Decennium lebhaft vertrete, und vor denen er noch vor nicht langer Zeit „warnen zu sollen glaubte“. Indessen möchte ich doch darauf aufmerksam machen, dass die von mir 1877 aufgestellten und von ihm 1884 adoptirten Grundsätze über Ursprung und Ableitung der Gewebe insofern eine verschiedene Tragweite haben, als ich dieselben sowohl im phylogenetischen als im ontogenetischen Sinne verstehe, KÖLLIKER hingegen bloss in letzterem.

Bei jedem Versuche einer weiteren Classification der thierischen Gewebe ist zunächst der principielle Standpunkt festzustellen, aus welchem man dieselbe unternehmen will. Mit vollem Recht hat RAUBER in seiner neuesten Arbeit über „Die histologischen Systeme“ die Nothwendigkeit hervorgehoben, sich vor Allem über das histologische Eintheilungs-Princip klar zu werden<sup>2)</sup>. Hierbei ist in erster Linie entscheidend, ob man die Entwicklungsgeschichte der Gewebe als massgebend betrachtet oder nicht. Im letzteren Falle kann man entweder rein histographisch verfahren und die Gewebe nach ihren anatomischen Merkmalen

1) Da KÖLLIKER meine Arbeiten über diesen Gegenstand völlig mit Stillschweigen übergeht, muss ich den Leser bitten, die „Hauptpunkte“, in denen er am Schlusse der citirten Abhandlung (p. 211) seine Anschauung zusammenfasst, sorgfältig zu vergleichen mit meinen vorher angeführten Arbeiten, insbesondere mit dem 24. Vortrag der Anthropogenie und den „Nachträgen zur Gasträa-Theorie“.

2) RAUBER, Ueber die Entwicklung der Gewebe des Säugethierkörpers und die histologischen Systeme. Sitzungsber. der naturforsch. Gesellsch. zu Leipzig. 1883. Bd. X, p. 13. RAUBER theilt die thierischen Gewebe ein: A) nach dem genetischen Standpunkte im Gewebe 1. des äusseren, 2. des inneren, 3. des mittleren Keimblattes und 4. des Desmalblattes; — B) nach der Function in 1. arterhaltende oder Germinal-Gewebe (Ovarium und Hoden), 2. individuelle oder Personal-Gewebe (alle übrigen); — C) nach der Form und Lagerung in: 1. Cellulares-Gewebe (Epithelien etc.), 2. Gewebe mit Intercellular-Substanz (Blut- und Bindegewebe), 3. Plasmodial-Gewebe (Quergestreifte Muskeln).

eintheilen, oder die physiologischen Eigenschaften der Gewebe in den Vordergrund stellen und ihre Funktionen als massgebend ansehen. Im ersteren Falle, wenn man die Entwicklung der Gewebe als wichtigstes Eintheilungs-Princip ansieht, kann man entweder bloss ontogenetisch die Entstehung der Gewebe im Keim als Grundlage des Systems ansehen, oder zugleich phylogenetisch ihre historische Entwicklung ins Auge fassen, durch welche die vorhergehende ja erst ursächlich bedingt ist. Die meisten Versuche, zu einem histologischen System zu gelangen, halten allerdings keinen dieser vier möglichen Standpunkte als exclusives Princip fest, sondern lassen sich zugleich mehr oder minder auch von anderen beeinflussen. Natürlich können wir in dem engen Rahmen dieses Aufsatzes nicht alle verschiedenen derartigen Versuche kritisch vergleichen, sondern wollen hier bloss untersuchen, wie sich ein System der thierischen Gewebe von jedem dieser vier Principien aus bei dem gegenwärtigen Entwicklungszustand unserer Kenntniss von den Geweben des ganzen Thierreichs gestalten wird.

A. Histographisches System der Gewebe. Ein solches System, welches vom rein anatomischen Gesichtspunkte bloss die Formverhältnisse der Gewebe, die Form, Struktur und Verbindungsweise der sie zusammensetzenden Zellen in's Auge fasst, ist anerkanntermassen nicht durchführbar. Man könnte z. B. zunächst an die Unterscheidung folgender Hauptgruppen denken: 1. Epithelien oder Schichtgewebe: Zellen ohne Zwischensubstanz, in Schichten geordnet; 2. Fibrosen oder Fasergewebe: Zellen ohne Zwischensubstanz, in Fasern oder Stränge geordnet (Nervenfasern, Muskelfasern); 3. Connective oder Bindegewebe: Zellen mit Zwischensubstanz, meistens in Netze geordnet. Eine allgemeine, auch nur oberflächliche Uebersicht der Gewebe im ganzen Thierreich ergibt sofort, dass jeder derartige Versuch rein künstlich ist und zu der unnatürlichsten Trennung nahe verwandter Gewebe führt. Epithelien gehen ohne scharfe Grenze sowohl in Fasergewebe als in Connective über. Es giebt echte Muskelblätter, welche aus einer einfachen Schicht neben einander gelagerter spindelförmiger Muskelzellen bestehen und ganz das Aussehen eines Epithels besitzen. Es giebt echte Nerven-Netze mit sternförmigen, durch Ausläufer verbundenen und in Zwischensubstanz eingebetteten Zellen, welche von gewissen Bindegewebsarten äusserlich gar nicht zu unterscheiden sind. In der That

ist ein solches, rein histographisches System der Gewebe nicht durchzuführen.

B. Physiologisches System der Gewebe: die Functionen der gewebebildenden Zellen, ihre chemische und physikalische Beschaffenheit, vor allem aber ihre spezifische, durch Arbeitstheilung erworbene Lebensthätigkeit bestimmt die histologische Classification. Dieser physiologische Gesichtspunkt ist im Allgemeinen für die grosse Mehrzahl der Histologen auch heute noch massgebend obwohl er selten (oder nie) in voller Strenge logisch durchgeführt wird. Bei einer consequenten Durchführung desselben mit Rücksicht auf das ganze Thierreich würde man etwa folgende acht Hauptgruppen unterscheiden können: 1. *Germinal-Gewebe*, (*Tela sexualis*) gebildet durch die *Gonoblasten* oder *Sexualzellen*, die „Keimzellen“ beider Geschlechter (Ei und Sperma), mit deren Copulation die individuelle Entwicklung beginnt. 2. *Decken-Gewebe* (*Tela tegmentalis*), zusammengesetzt aus *Chrotoplasten* oder *Deckzellen*, welche ausschliesslich oder vorwiegend die Function einer *Schutzdecke* für den Organismus ausüben, also die *Epidermis* der äusseren Oberfläche sammt allen *Epidermis-Anhängen* (Haaren, Federn, Schuppen der Wirbelthiere u. s. w.) und *Cuticular-Bildungen* (Chitin-Panzer der Gliederthiere); ferner die *Epithelien*, welche innere Höhlen auskleiden: echte *Epithelien* des Darmrohres, *Coelom-Epithelien* der Leibeshöhle, *Endothelien* der *Synovialhöhlen* etc. 3. *Stützgewebe* (*Tela fulcralis*) zusammengesetzt aus *Skeletoblasten* oder *Skeletzellen*, welche innere oder äussere *Skelete* oder *Stützgewebe* bilden: *Chorda*, *Knorpel*, *Knochen*, *Zahngewebe* der Wirbelthiere, *Clathral-Gewebe* oder kalkiges *Gitterskelet* der *Echinodermen*, *Kalk-Skelet* der *Korallen*; äussere *Hautskelete* vieler *Wirbellosen*. 4. *Füllgewebe* (*Tela maltharis*), gebildet durch *Malthoblasten* oder *Füllzellen*, welche die *Lücken* zwischen anderen Geweben ausfüllen und als weiche *Unterlagen* derselben dienen: gewöhnliches weiches *Bindegewebe*, *elastisches Gewebe*, *Fettgewebe*, *Blasengewebe* vieler *Wirbellosen*, *Schleimgewebe*, *Gallertgewebe* etc. 5. *Drüsengewebe* (*Tela glandulosa*) zusammengesetzt aus *Adenoblasten* oder *Drüsenzellen*, deren Function entweder ausschliesslich oder doch vorwiegend die *Secretion* oder *Excretion* ist: alle gewöhnlichen *Drüsenzellen* im engeren Sinne, aber auch viele *Epithel-Zellen* der *Integumente* (*Schleimzellen*, *Becherzellen* etc.). 6. *Blutgewebe* (*Tela haemalis*) gebildet aus *Lymphoblasten* oder *Nährzellen*, welche die wichtigsten Functionen der *Ernährung* und des *Stoffwechsels* be-

sorgen: die Haemoblasten oder specifischen Blutzellen und Lymphzellen, die Gewebe der Milz und anderer Blutgefäss-Drüsen etc.; aber auch viele Adenoblasten und Chrotoblasten. 7. Muskelgewebe (*Tela muscularis*) zusammengesetzt aus Myoblasten oder Muskelzellen: die Zellen des glatten und quergestreiften Muskelgewebes, aber auch „contractile Bindegewebszellen“ vieler niederer Thiere, die von ersteren nicht scharf zu trennen sind; nur die „exclusive Function der Contractilität“ ist für sie characteristisch. 8. Nervengewebe (*Tela nervea*), zusammengesetzt aus Neuroblasten oder Nervenzellen: die Zellen des Nervengewebes (mit Ausschluss der „Psychoblasten“): Ganglienzellen, Nervenfasern, periphere Sinneszellen, specifische Sinneszellen (Tast-, Schmeck-, Riech-Zellen, Hörzellen, Schzellen der Retina u. s. w. <sup>1)</sup>). — Die eingehendere Betrachtung dieser acht „physiologischen“ Gewebsgruppen wird leicht zu der Ueberzeugung führen, dass auch eine solche Eintheilung der Gewebe nach ihren Functionen künstlich und nicht streng durchführbar ist; aus dem einfachen Grunde, weil viele Zellen verschiedene Functionen gleichzeitig leisten, wie z. B. die Zellen der Epidermis als Deckzellen den Schutz der Oberfläche, als Drüsenzellen die Ausscheidung von Stoffen, als Sinneszellen die Tastempfindung vermitteln. Desshalb ist denn auch von den meisten Histologen die verschiedene Function der Gewebe zu ihrer Eintheilung zwar vorwiegend, aber keineswegs ausschliesslich benutzt worden; vielmehr hat man gewöhnlich ausserdem das genetische Princip zu Hülfe gezogen.

C. Ontogenetisches System der Gewebe: Die Entstehung der Gewebe aus den Keimblättern des Embryo bedingt ihre Classification. Dieser ontogenetische Gesichtspunkt ist in neuerer Zeit um so stärker hervorgetreten und hat umsomehr den physiologischen verdrängt, je mehr die vergleichende Keimblätterlehre

---

<sup>1)</sup> Als eine besondere neunte Gruppe könnten hier die Psychoblasten oder Seelenzellen angeschlossen werden, welche nach der Ansicht einiger „exacter und berühmter Physiologen“ der Gegenwart ihre Functionen (insbesondere das Bewusstsein) auch dann noch *in infinitum* fortsetzen, wenn die Zellen selbst (im Nervencentrum gelegen) längst vernichtet sind; um Verwechslungen mit den „Seelenzellen“ in meiner Anthropogenie (— nicht verschieden von den Neuroblasten der achten Gruppe —) zu vermeiden, könnte man diese Psychoblasten vielleicht besser „Unsterblichkeits-Zellen“ nennen; oder auch „Ignoranz-Zellen“, zu Ehren der berühmten Berliner „*Ignorabimus-Philosophie*“, durch die sie neuerdings zu solchem hohen Ansehen gelangt sind.

sich ausgebildet und die Gastraea-Theorie Boden gewonnen hat. In Folge dessen sind ja auch grade die Gegensätze, die wir im Vorhergehenden besprochen haben, immer schärfer hervorgetreten, und haben umsomehr zur Entscheidung der Frage gedrängt, ob denn wirklich der Antheil der Keimblätter an der Gewebe-Bildung ausschliesslich, oder theilweise, oder gar nicht für die systematische Eintheilung der Gewebe massgebend sein soll? Nach unserer Überzeugung lässt sich schon jetzt, dank den grossen Fortschritten der vergleichenden Ontogenie, diese wichtige Frage für das ganze Thierreich (— nach Ausschluss natürlich der Protisten! —) in folgenden sechs Sätzen beantworten: 1. Bei sämtlichen echten Thieren (Metazoen) ist das Epithelium das einzige primäre Gewebe; alle anderen sind als secundäre Gewebe daraus direct oder indirect hervorgegangen. 2. Das Epithelium tritt überall zunächst als ein einfaches Blastoderm auf, in der Keimform der Blastula. 3. Durch Invagination der Blastula entsteht die Gastrula, welche sich aus zwei verschiedenen Epithelien zusammensetzt: aus dem Dermal-Epithel des Exoblast und dem Gastral-Epithel des Entoblast. 4. Alle anderen Gewebe, die wir dem Epithel als „apotheliale“ oder secundäre gegenüberstellen, entstehen entweder aus dem Exoblast oder aus dem Entoblast. Diese Entstehung ist aber in den verschiedenen Hauptgruppen des Thierreichs so verschieden, dass für die weitere Eintheilung der Gewebe die Ontogenie keine allgemeine gültige Handhabe bietet. 5. Insbesondere besitzt das mittlere Keimblatt oder der Mesoblast (— das frühere Mesoderm —) keinerlei allgemeine Bedeutung als „histologisches Primitiv-Organ“, zeigt vielmehr in den verschiedenen Thiergruppen sehr grosse Verschiedenheiten. 6. Die secundären oder apothelialen Gewebe können im Allgemeinen, mit Bezug auf ihren verschiedenen Ursprung aus den epithelialen, in drei verschiedene ontogenetische Gruppen gebracht werden: a. ptychoblastische Gewebe, durch Faltenbildung aus Epithel-Blättern entstanden (z. B. Drüsen-Gewebe); b. schizoblastische Gewebe, durch Abspaltung von Epithel-Blättern entstanden (z. B. Muskel-Platten); c. mesenchym-Gewebe, durch Austritt einzelner Zellen aus Epithel-Blättern und Einlagerung derselben in ausgeschiedene Zwischensubstanz entstanden (Blut- und Bindegewebe.)

D. Phylogenetisches System der Gewebe: Die historische Entwicklung der Gewebe aus den Keimblättern der Metazoen-

Stammform (— *Gastraea* —) bedingt ihre Classification. Dieses phylogenetische System ist nach unserer persönlichen Überzeugung hier bei den Geweben, ebenso wie bei den verschiedenen Formen der Organe und der Thierarten, das einzig natürliche System. Nach dem bigenetischen Grundgesetze muss es aber mit dem ontogenetischen System im Wesentlichen zusammenfallen; denn die individuelle Entwicklung der Gewebe aus den beiden Keimblättern der *Gastrula* ist ja kein unabhängiger, durch grobe „Mechanik“ entstandener Process, sondern eine durch Vererbung bedingte Wiederholung der entsprechenden histogenetischen Prozesse, durch welche bei einer langen Reihe verschiedenartiger Vorfahren allmählig die Entstehung der secundären Gewebe aus den primären Keimblättern der *Gastraea* bewirkt wurde; man könnte diese letzteren geradezu als die „Stamtblätter“ bezeichnen. Wie diese allmähliche phylogenetische Entstehung der Gewebe Schritt für Schritt stattgefunden hat, lehrt uns noch heutzutage die vergleichende Histogenie der niederen Metazoen, die schon aus diesem Grunde eine hervorragende Bedeutung besitzt. Vor Allen haben uns hier die *Acalephen* — *Hydra*, die *Polypen*, *Korallen*, *Medusen*, *Ctenophoren* — den Weg gezeigt, auf welchen die apothelialen secundären Gewebe (— *Nerven*, *Muskeln*, *Connective* —) allmählich und auf sehr verschiedene Weise aus den epithelialen primären Keimblättern hervorgegangen sind. Versucht man auf dieser Grundlage — unter gleichmässiger Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie und Ontogenie — eine phylogenetische Classification der Gewebe durchzuführen, so erhält man dieselben Kategorien, wie beim ontogenetischen System.

---

### VIII. Die Gewebe der Wirbelthiere.

Histologie und Ontogenie haben sich, ebenso wie Anatomie und Physiologie, zuerst im Dienste der Medicin entwickelt, und unser menschlicher Organismus war das erste Object, aus dessen Studium die genannten Naturwissenschaften hervorwuchsen. Viele unzerstörbare Merkmale dieses anthropologischen Ursprungs haften denselben auch heute noch an und sind die erste Quelle vieler und verhängnissvoller Irrthümer geworden. Beruht ja doch auch heute noch der grösste Theil unserer Nomenclatur und Begriffsbildung in diesen biologischen Disciplinen auf den Anschauungen, welche ur-

sprünglich durch die Erforschung des menschlichen Körpers gewonnen wurden.

Die Einführung und Anwendung der vergleichenden Methode bezeichnet in allen angeführten Wissenschaften einen Fortschritt von grösster Tragweite und den Beginn einer neuen und denkenden, mehr oder weniger philosophischen Forschungsweise. Denn durch die Vergleichung der höheren mit den niederen, der vollkommeneren mit den unvollkommeneren Zuständen entdecken wir erst den Weg, auf welchem die ersteren aus den letzteren sich entwickelt haben. Die vergleichende Methode, richtig angewendet, ist daher immer zugleich eine genetische Methode. Welche unschätzbaren Früchte dieselbe für die Anatomie des Menschen getragen hat, ergiebt der glänzende heutige Zustand der vergleichenden Anatomie.

In ähnlicher Weise beruht nun auch für die Histologie und für die Ontogenie des Menschen — sicher eine der wichtigsten Grundlagen der wissenschaftlichen Medicin — der grösste Fortschritt darauf, dass ihr Studium vergleichend auf die übrigen Wirbelthiere und weiterhin auf das gesammte Thierreich ausgedehnt wird. Immerhin stösst aber die vergleichende Methode hier noch vielfach auf Hindernisse und Missverständnisse, zu deren Beseitigung wir vielleicht durch die nachfolgenden Schluss-Betrachtungen etwas beitragen können.

Das wichtigste Princip, welches wir hierbei in den Vordergrund jeder anthropologischen Betrachtung gestellt sehen möchten, ist der monophyletische Ursprung der Wirbelthiere. Denn wenn alle Vertebraten — vom Amphioxus und Cyclostomen bis zum Affen und Menschen hinauf — wirklich Abkömmlinge eines und desselben Thierstammes sind, so ergeben sich daraus selbstverständlich zahlreiche, höchst wichtige Folgerungen. Es wird dann z. B. fernerhin nicht gestattet sein, eine ganz verschiedenen Bedeutung der Keimblätter und einen ganz verschiedenen Ursprung der Gewebe bei niederen und bei höheren Wirbelthieren anzunehmen, wie heutzutage noch einzelne Histologen und Embryologen thun. Wir haben daher hier zunächst die Vorfrage zu erledigen, wie weit die Hypothese von dem gemeinschaftlichen Ursprung aller Wirbelthiere thatsächlich begründet ist?

Die grosse Mehrzahl der heutigen Zoologen dürfte wohl unbedenklich gleich uns selbst diese Frage in positivem Sinne für erledigt erklären; denn die empirischen Ergebnisse der Palaeontologie, der vergleichenden Anatomie und Ontogenie legen überein-

stimmend Zeugniß ab für die phylogenetische Einheit des Vertebraten-Stammes. Ein entschiedener Widerspruch dagegen wird in neuester Zeit nur noch von sehr wenigen Naturforschern festgehalten, und unter diesen steht in erster Linie KÖLLIKER. In seinen beiden mehrerwähnten letzten Arbeiten, wie schon früher in seiner Entwicklungsgeschichte, drückt er wiederholt seine Überzeugung aus, dass dieselben Organe bei verschiedenen Wirbelthieren ganz verschiedenen Ursprungs seien; während er die Existenz der Amphioxus-Gastrula nicht bestreiten kann und die Coelom-Theorie für die niederen Wirbelthiere anerkennt, behauptet er gleichzeitig, dass „von einer Übertragung dieser Theorien auf die höheren Wirbelthiere keine Rede sein kann.“ Die Chorda und den Mesoblasten lässt er bei den niederen Wirbelthieren aus dem Entoblast, bei den höheren aus dem Exoblast hervorgehen u. s. w.

Dieser Hypothese vom polyphyletischen Ursprung der Wirbelthiere — im Gegensatze zu unserm monophyletischen — hat KÖLLIKER neuerlich besonders in seiner Festschrift „Über die Keimblätter des Kaninchens“ (1882) bestimmteren Ausdruck gegeben. Er sieht „gar keine Nöthigung eine übereinstimmende Entwicklung der zwei primitiven Keimblätter, eine überall identische Entstehung des Mesoblast, der Chorda u. s. w. nachzuweisen; vielmehr erscheint es verständlich, ja als Forderung der Hypothese, dass verschiedene, mehr oder weniger abweichende Entwicklungsformen vorkommen“ (p. 47). Nach KÖLLIKER'S Meinung ist z. B. „der Keim der Säugethiere von allen bisjetzt bekannten Embryonalformen verschieden und in keiner Weise der Gastraea-Theorie anzupassen“.

Als specielles Beispiel für die gänzlich verschiedenen ontogenetischen Principien, nach denen sich der Wirbelthier-Organismus entwickelt, führt KÖLLIKER sodann die „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten“ von SCOTT<sup>1)</sup> an, deren Keimblätter „ganz abweichende Verhältnisse darbieten“ sollen (p. 47, Anm.). Eine aufmerksame Lectüre dieser Abhandlung ergibt das Gegentheil von dem, was KÖLLIKER behauptet. SCOTT bemüht sich keineswegs zu zeigen, dass die Ontogenie der Cyclostomen eine ganz abweichende und von derjenigen der übrigen Wirbelthiere principiell verschieden ist, sondern vielmehr umgekehrt, dass sie in allem Wesentlichen identisch ist, trotz der eigenthümlichen Differenzen, welche sie in vielen Nebendingen zeigt;

1) Morpholog. Jahrbuch, 1882, Bd. VII, p. 101.

SCOTT erläutert auch sehr gut die Ursachen dieser cenogenetischen „ganz abweichenden Verhältnisse“, welche die wesentliche Identität der palingenetischen Prozesse in keiner Weise beeinträchtigen.

Da KÖLLIKER der vergleichenden Anatomie und Ontogenie jede Beweiskraft für die Phylogenie abspricht, und nur „Thatsachen“ als „exacte Beweismittel“ anerkennt, wird es gestattet sein, hier einen flüchtigen Seitenblick auf die Palaeontologie der Wirbelthiere zu werfen; denn diese Wissenschaft ist die einzige, welche unmittelbar einleuchtende thatsächliche Beweise für die Stammesgeschichte der Thiere liefert. Glücklicherweise hat sie gerade für die Wirbelthiere die Haupt-Momente der Phylogenesis mit Lapidarschrift verzeichnet. Da die älteren, eines festen und versteinierungsfähigen Skelets entbehrenden Vertebraten (Acranier und Cyclostomen) keine fossilen Reste hinterlassen konnten, treten zuerst die Fische auf, und zwar zuerst im Silur und Devon Selachier und Ganoiden, erst viel später Teleostier; in der Steinkohle folgen die Amphibien, die ältesten unter den pentadactylen und lungenathmenden Vertebraten. Darauf folgen im permischen System die ersten Amnioten, die Reptilien; später in Trias und Jura die Vögel und Säugethiere; von den letzteren treten wieder zuerst die niederen Marsupialien, später die höheren Placentalien auf u. s. w. Alle palaeontologischen Thatsachen, welche das successive Auftreten der grösseren und kleineren Vertebraten-Gruppen betreffen, entsprechen vollkommen den phylogenetischen Vorstellungen, welche man sich über ihre Stammverwandtschaft auf Grund der vergleichenden Anatomie und Ontogenie bilden kann; sie sind ebenso viele Beweise für den monophyletischen Stammbaum der Wirbelthiere. Die Grundzüge dieses letzteren habe ich zuerst 1866 im zweiten Bande der generellen Morphologie entworfen (p. CXVI—CLX) und ausführlicher begründet in der natürlichen Schöpfungsgeschichte (VII. Aufl. p. 518—616) und in der Anthropogenie (III. Aufl. p. 325—526).

In den letzterwähnten Schriften habe ich bereits die Gründe erörtert, welche bei jeder einzelnen Descendenz-Hypothese für den monophyletischen oder polyphyletischen Ursprung einer jeden Organismen-Gruppe geltend gemacht werden können. (Schöpfungsgesch. p. 373, Anthropogenie p. 597.) Je einfacher und niedriger die Gruppe organisirt ist, desto eher ist ein vielstämmiger Ursprung möglich; je vollkommener und höher differenzirt die Gruppe ist, desto mehr wird ein einstämmiger Ursprung wahrscheinlich. Die Formen-Gruppen der Thier- und Pflanzenklassen verhalten sich

in dieser Beziehung ganz analog wie die Formen-Gruppen der menschlichen Sprachen; für die erste Entstehung der niederen Anfänge ist eine polyphyletische Hypothese ebenso wahrscheinlich, als sie für die weitere Entwicklung der differenzirten höheren Sprachen unwahrscheinlich ist. Ich habe diese, in vielfacher Beziehung lehrreiche Analogie zwischen den Entwicklungs-Verhältnissen der thierischen Formen-Gruppen und der menschlichen Sprach-Gruppen in den angeführten Schriften schon früher weiter ausgeführt. Kein vergleichender Sprachforscher, welcher das reiche Formen-Gebiet der arischen Sprachen vollständig übersieht, hält einen polyphyletischen Ursprung derselben für möglich; sondern alle leiten die verschiedenen Zweige dieses Stammes (— deutsche und slavische, griechische und lateinische, iranische und indische Sprachen —) von einer einzigen gemeinsamen Ursprache ab. Aus denselben Gründen sind aber auch jetzt schon fast alle Zoologen, welche das reiche Formen-Gebiet der Wirbelthier-Gruppe gründlich kennen, darüber einig, dass alle verschiedenen Klassen derselben (— von den Acraniern und Cyclostomen bis zu den Vögeln und Säugethieren —) von einer einzigen gemeinsamen Stammform abzuleiten sind.

*Amphioxus*, als der einzige lebende Vertreter der Acranier, steht unter allen uns bekannten Wirbelthieren dieser Stammform am nächsten; so falsch es einerseits sein würde, ihn selbst mit dieser Stammform zu identificiren, so unrichtig ist es andererseits, seine hohe Bedeutung als des einzigen Vertreters jener ausgestorbenen Stammgruppe zu unterschätzen. Zwar ist von verschiedenen Seiten der Versuch gemacht worden, diese ausserordentliche Bedeutung zu leugnen; bald sollte der *Amphioxus* gar kein Wirbelthier sein, bald ein degenerirter Abkömmling der Fische. Die sorgfältigen „Studien über Entwicklung des *Amphioxus*“ von HATSCHEK (1881 l. c.), welche die epochemachende Entdeckung von KOWALEWSKY bestätigen und ergänzen, haben jene Versuche widerlegt, und die massgebende Stellung des *Amphioxus* an der Wurzel des Vertebraten-Stammbaumes fest begründet. Vor Allem ist nunmehr festgestellt, dass die Keimesgeschichte des *Amphioxus* in allem Wesentlichen einen *palingenetischen* Character trägt und nur in untergeordneten Beziehungen *cenogenetisch* modificirt ist. In Bezug auf die Gastrulation, die Bildung der Chorda, der beiden Coelom-Taschen sowie die weitere Verwendung der vier secundären Keimblätter ist die Ontogenie des *Amphioxus* das typische Paradigma für die übrigen Wirbelthiere, bei welchen durch

cenogenetische Complicationen, insbesondere durch Ausbildung des Nahrungsdotters und verschiedener Eihüllen, der ursprüngliche palingenetische Keimungs-Process mehr oder weniger „gefälscht“ — oder besser: „gestört“ erscheint <sup>1)</sup>).

Nach wie vor bleibt es demnach meine feste Überzeugung, dass JOHANNES MÜLLER mit vollem Rechte Amphioxus als den einfachen Urtypus der Wirbelthiere betrachtete, und dass alle Naturforscher, welche sich mit diesem Stamme beschäftigen (— insbesondere die sogenannten „Anthropologen“ —) vor allen Dingen die vergleichende Anatomie und Ontogenie des Amphioxus und der Selachier gründlich studiren sollten; diese sind die wahren Urquellen sowohl für die Erkenntniss der Wirbelthiere im Allgemeinen, als für diejenige des Menschen im Besonderen. Das gilt namentlich auch von den Anfängen und Grundlagen der Körperbildung, von der Entstehung der Keimblätter und ihrer Verwendung zur Gewebe-Bildung. Wie viel gefährlicher Irrthum und unnützer Streit wäre uns auf diesem wichtigen Gebiete erspart geblieben, wenn die Mehrzahl der Beobachter von jenen palingenetischen niederen Wirbelthieren ausgegangen wäre, statt von den viel schwierigeren, stark cenogenetischen Vögeln und Säugethieren!

Wenn man dieser Auffassung zustimmt und wenn man für die gesammte Naturgeschichte der Wirbelthiere die monophyletische Descendenz-Hypothese als massgebende Richtschnur — oder mindestens als heuristisches Princip — anerkennt, so ergeben sich schon bei dem jetzigen unvollkommenen Zustande ihrer vergleichenden Ontogenie eine Anzahl von sicheren und wichtigen Schlüssen, welche für die meisten vorher berührten Fragen, insbesondere für das Problem vom Ursprung der Gewebe, entscheidend sind. Man wird es dann nicht mehr für möglich halten, dass Chorda und Mesoblast bei den Fischen und Amphibien aus dem Entoblast, bei Vögeln und Säugethieren aus dem Exoblast entstehen; oder dass Central-Nervensystem und Blutgefässsystem sich bei den ersteren nach ganz anderen Principien entwickeln, als bei den letzteren.

<sup>1)</sup> Dass *Amphioxus* und die parasitischen Cyclostomen in Folge ihrer eigenthümlichen Lebensweise vielfach degenerirt sind, habe ich schon früher betont; um so wichtiger ist es, dass trotzdem der palingenetische Character ihrer Keimung im Wesentlichen erhalten bleibt. Die Ansicht, dass *Amphioxus* (— als „verlorener Sohn der Wirbelthiere“ —) durch Degeneration aus Fischen entstanden sei, findet in seiner palingenetischen Keimesgeschichte keine Spur von Begründung.

Man wird vielmehr einheitliche Principien für die Entwicklung der Gewebe und Organe bei allen Wirbelthieren aufsuchen; und dafür möchten wir schliesslich folgende zwanzig Thesen aufstellen:

1) Bei allen Wirbelthieren ist das älteste Primitiv-Organ ein einfaches Epithel, das Blastoderm oder „Urkeimblatt“ (palingenetisch nur in der *Blastula* des Amphioxus conservirt, bei allen Cranioten mehr oder weniger cenogenetisch modificirt).

2) Aus diesem Primitiv-Organ ersten Ranges sind durch Invagination zunächst zwei Primitiv-Organen zweiten Ranges entstanden, die beiden Blastophylle oder primären Keimblätter der *Gastrula* (palingenetisch nur in der *Leptogastrula* des Amphioxus conservirt, bei den Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien schwächer, bei den Selachiern und Teleostiern, Reptilien und Vögeln stärker, bei den Säugethieren am stärksten durch Cenogenie abgeändert).

3) Die beiden primären Keimblätter sind ursprünglich einfache Epithelien und sind somit allein als das primäre Gewebe zu betrachten; alle anderen Gewebe sind secundär aus ihnen hervorgegangen, apothelial.

4) Der Exoblast (oder Epiblast), das animale Blastophyll, liefert bei allen Wirbelthieren die Epidermis nebst allen Anhangsbilden (Drüsen, Haaren u. s. w.) und das Nerven-System (mit den wichtigsten Theilen der Sinnes-Organe).

5) Der Entoblast (oder Hypoblast), das vegetative Blastophyll, liefert alle übrigen Organe und Gewebe, und zwar entstehen aus dem unpaaren Mitteltheil der Darm („Gastral-Entoblast“ oder „Darmdrüsenblatt“) und die aus seiner dorsalen Mittellinie sich abschnürende Chorda („Chordal-Entoblast“), aus den beiden lateralen Divertikeln oder Coelom-Taschen der Mesoblast, welcher alle übrigen Organe liefert.

6) Der Mesoblast (oder das Mittelblatt), das echte „mittlere Keimblatt“, ist demnach bei allen Wirbelthieren ein secundäres Product des primären Entoblast und wird überall in gleicher Weise dadurch gebildet, dass aus letzterem die paarigen Coelom-Taschen (*Sacculi coelomares*) seitlich hervorwachsen und sich von ihm abschnüren. Indem rechte und linke Coelom-Tasche in der dorsalen Mittellinie getrennt bleiben (durch das *Mesenterium*), in der ventralen Mittellinie hingegen sich vereinigen, entsteht die einfache Leibeshöhle (*Coeloma*).

7) Durch das Coelom werden demnach die beiden Mittelblätter getrennt, welche nur durch das Mesenterium zusammenhängen: der parietale Mesoblast (oder das Hautfaserblatt, *Lamina inodermalis*) und der viscereale Mesoblast (oder das

Darmfaserblatt, *Lamina inogastralis*); ersteres liefert die Hauptmasse der Leibes-Muskulatur, letzteres die Hauptmasse der Darmmuskulatur.

8) Die vier secundären Keimblätter der Wirbelthiere (oder die vier „Blastoplaten“) verhalten sich demnach zu den zwei primären dergestalt, dass der Exoblast bloss das Hautsinnesblatt liefert, hingegen der Entoblast die drei übrigen Blätter.

9) Das Mesenchym der Wirbelthiere, welches grösstentheils zur Bildung von Blut- und Bindegewebe verwendet wird, kann aus jedem der vier secundären Keimblätter hervorgehen, entsteht vorwiegend jedoch aus dem Mesoblasten.

10) Am entwickelten Wirbelthier-Körper können histologisch die beiden epithelialen Grenzblätter (*Methoria*) — äusseres Exoderm und inneres Entoderm — und das dazwischen gelegene Massenblatt oder *Mesoderm* unterschieden werden.

11) Das Exoderm oder das äussere Grenzblatt (*Methorium parietale*) besteht nur aus einem Theile des Exoblasten, aus der Epidermis und ihren Anhängen.

12) Das Entoderm oder das innere Grenzblatt (*Methorium viscerales*) besteht nur aus einem kleinen Theile des Entoblasten — Epithel des Mesodaeum und aller seiner drüsigen Anhänge — und aus zwei Abtheilungen des Exoblasten: Epithel des Stomodaem und des Proctodaem.

13) Das Mesoderm ist der gemeinschaftliche Complex aller übrigen Theile und besteht aus verschiedenartigen Geweben, welche direct oder indirect von den beiden primären Keimblättern abstammen: vom Exoblasten das Nervensystem und die wichtigsten Theile der Sinnes-Organen, vom Entoblasten die Chorda, die Producte der beiden Coelom-Taschen und das Mesenchym-Gewebe.

14) Die verschiedenen Gewebe der entwickelten Wirbelthiere können mit gleichzeitiger Rücksicht auf ihren Ursprung und ihre Functionen in folgende fünf Gewebs-Gruppen gebracht werden: Epithel-, Nerven-, Muskel-, Blut-, Binde-Gewebe.

15) Das Epithel-Gewebe der Wirbelthiere zerfällt in vier wesentlich verschiedene Gruppen: A. Exepithel oder Chrotales-Epithel („Exoblastisches Epithel“): Epidermis nebst drüsigen und appendicularen Producten, Epithel der Mundhöhle und Afterhöhle, Ependyma, Sinnes-Epithel der Sinnes-Organen (Retina, Pigmentosa, akustisches Labyrinth-Epithel, Geruchs-Epithel der Nase u. s. w. (sämmtlich Producte des primären Exoblasten). B. Endepithel oder Gastral-Epithel („Endoblastisches Epi-

thel“): Gastrodermis oder Epithel des Darms und der Darmdrüsen, nach Ausschluss der Mund- und Afterhöhle etc. (sämmtlich Producte des primären Entoblasten). C. Mesepithel oder Coelom-Epithel oder „mesoblastisches Epithel“ (ein Theil des „Endothel“): Coelom-Epithel (Pleuroperitoneal- und Pericardial-Epithel), Sexual-Epithel vom Ovarium und Spermarium (Ei und Sperma), Nieren-Epithel (sämmtlich Producte der mesoblastischen Coelomtaschen-Epithelien). D. Desmepithel oder Desmal-Epithel (ein Theil des „Endothel“): Epithel der Blut- und Lymphgefäße, der Gelenkhöhlen und Schleimbeutel, der serösen Säcke, der Osteoblasten, Odontoblasten u. s. w. (sämmtlich secundäre Epithelial-Producte des Mesenchym).

16) Das Nervengewebe der Wirbelthiere ist entweder ganz oder grösstentheils exoblastischen Ursprungs und kann herkömmlicher Weise eingetheilt werden in Nervenzellen und Nervenfasern; die letzteren zerfallen wieder in marklose und markhaltige Nervenfasern, die ersteren in Ganglienzellen und Sinneszellen. Zwar wird jetzt gewöhnlich angenommen, dass das ganze Nervensystem der Wirbelthiere aus dem Exoblasten entsteht; indessen ist es sehr möglich, dass ein Theil desselben (z. B. manche sympathische Ganglien- und Fasernetze) aus entoblastischen Mesenchym-Zellen hervorgegangen ist, wie bei vielen Wirbellosen geschieht. Ferner ist es wahrscheinlich, dass nur die sensiblen Nerven-Wurzeln des Cerebrospinal-Systems (gleich den Central-Organen) vom Exoblasten abstammen, hingegen die motorischen Wurzeln (gleich den Muskeln) vom Mesoblasten.

17) Das Muskel-Gewebe der Wirbelthiere ist entweder ganz oder grösstentheils entoblastischen Ursprungs und zwar aus dem Mesoblasten hervorgegangen: Der grösste Theil der quergestreiften Muskulatur aus dem parietalen Coelom-Blatt, der grösste Theil der glatten Muskulatur aus dem visceralen Coelom-Blatt; doch ist es sehr möglich, dass ein Theil derselben (z. B. die glatten Muskeln des Corium und der Blutgefäße) aus Mesenchym-Zellen hervorgeht, wie bei vielen Wirbellosen geschieht.

18) Das Connectiv-Gewebe der Wirbelthiere ist grösstentheils aus Mesenchym hervorgegangen, und zwar aus Mesenchym-Zellen, welche entweder vom Exoblasten oder vom Entoblasten ursprünglich abstammen; der grösste Theil wahrscheinlich von dem aus letzterem entstandenen Mesoblasten. Da augenblicklich über den Ursprung der Binde-substanzen bei den Wirbelthieren noch die grössten Widersprüche herrschen, so ist diese schwierige Frage zur Zeit nicht zu entscheiden; sicher ist nur, dass ihre Entwicke-

lung nicht in einem nothwendigen und unmittelbaren Causal-Nexus zu derjenigen des Haemalgewebes steht. Wahrscheinlich können echte Bindegewebe jederzeit local dadurch entstehen, dass einzelne Zellen („Mesenchym-Zellen“) aus Epithelien austreten und als „Wanderzellen“ in der gleichzeitig ausgeschiedenen Zwischen-Substanz weiter wachsen. Ein Connectiv von rein epithelialeem Ursprung ist die Chorda. Die verschiedenen Formen des Connectivs: Knorpel-, Knochen-, Dentin-, Fett-, Füll-, Schleimgewebe u. s. w. gehen einerseits vielfach ineinander über und stehen anderseits vielfach mit Epithelien (Osteoblasten, Synovial-Epithelien u. s. w.) in unmittelbarem genetischen Zusammenhang.

19) Das Haemalgewebe der Wirbelthiere (Blutzellen, Lymphzellen, Eiterzellen, indifferente Wanderzellen u. s. w.) ist gleich dem Connectiv wesentlich aus Mesenchym-Zellen entstanden; diese stammen wahrscheinlich grösstentheils aus dem visceralen Mesoblast (oder dem „Gefässblatt“). Der Umstand, dass beim Embryo der höheren Wirbelthiere die Entwicklung der Blutgefässe und des Blutes von der Urmundgegend (oder dem „Keimwulste“) ausgeht und ontogenetisch von der ventralen gegen die dorsale Mittellinie hinwächst („von der Peripherie der Keimscheibe gegen die Axe“), erklärt sich einfach daraus, dass bei den Wirbelthieren das phylogenetische Entwicklungs-Centrum des Blutgefässsystems die beiden medianen Darmgefässe sind; die Aorta auf der dorsalen, die Centralvene mit ihrer localen Erweiterung, dem Herzen, auf der ventralen Mittellinie des Darmrohrs.

20) Die weitere Entwicklung der Gewebe aus den angeführten Primitiv-Organen und ihr Zerfall in zahlreiche und verschiedenartige Local-Gewebe geschieht bei den Wirbelthieren (ebenso wie bei den Wirbellosen) nach dem Princip der histologischen Differenzirung. Dieser ontogenetische Process, wie er gegenwärtig in kurzer Frist am Embryo abläuft, ist durch eine lange Vererbungs-Reihe von den Vorfahren übertragen worden, von welchen derselbe durch Anpassung an verschiedene Functionen (phylogenetische Arbeitstheilung und Arbeitswechsel der Zellen) während langer Zeiträume langsam erworben wurde. Die ontogenetische „Differenzirung der Gewebe“ ist also nur dadurch zu verstehen und zu erklären, dass wir in ihr eine Recapitulation der phylogenetischen Arbeitstheilung der Zell-Gruppen erblicken: die Histologie liefert somit eine neue Bestätigung für das biogenetische Grundgesetz.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [NF\\_11](#)

Autor(en)/Author(s): Haeckel Ernst Heinr. Phil. Aug.

Artikel/Article: [Ursprung und Entwicklung der thierischen Gewebe. Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-Theorie. 206-275](#)