Nachträge zur Gastraea-Theorie.

(Schluss der „Gastraea-Theorie“ u. s. w. Bd. VIII dieser Zeitschrift, S. 1—57, Taf. I; Bd. IX, S. 402—508, Taf. XIX—XXV; Bd. X, S. 1—10, Taf. I—VI.)

18. Histologische Bedeutung der Gastraea-Theorie.

Der erfreuliche Aufschwung und die wachsende Theilnahme weiter Kreise, welche das Studium der Entwicklungsgeschichte im letzten Decennium gewonnen hat, ist auch unserer Gastraea-Theorie unmittelbar zu Gute gekommen. Zahlreiche vortreffliche Arbeiten aus der neuesten Zeit, unter denen ich hier nur diejenigen von E. Ray-Lankester, F. M. Balfour, Eduard van Beneden, A. Kowalewsky, A. Rauber und Carl Rabl hervorheben will, haben nicht nur unsere Kenntnisse in der Ontogenie der verschiedenen Metazoen ausserordentlich erweitert, sondern auch das causale Verständniss von deren phylogenetischer Bedeutung mächtig gefördert. Die meisten und zuverlässigsten von diesen neueren Arbeiten haben die Gastraea-Theorie mit ihren wichtigsten Folgerungen bestätigt und weiter ausgeführt. Die empirische Grundlage unserer Theorie ist dadurch viel breiter und fester geworden, als ich vor vier Jahren bei ihrer ersten Publication hoffen konnte, und die wichtigsten Einwürfe, die damals dagegen erhoben wurden, können jetzt als beseitigt gelten.

Aus diesem Grunde erscheint es auch überflüssig, auf die heftigen Angriffe zu antworten, welche sofort von Carl Claus, Carl Semper, W. Salensky, Alexander Agassiz u. A. gegen die Gastraea-Theorie und ihre Consequenzen gerichtet wurden. Ich hatte anfangs die Absicht, am Schlusse dieser Studien zur Gastraea-Theorie wenigstens diejenigen von jenen Einwendungen zu widerlegen, welche am besten thatsächlich begründet erschienen. Indessen haben die neueren Fortschritte in der vergleichenden

Ontogenie selbst diese Widerlegung thatsächlich übernommen. Auf einige der stärksten Angriffe, namentlich diejenigen von Wilhelm His und Alexander Götte, habe ich in meiner Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte“ (1875) geantwortet. Viele Einwendungen gegen die Gastraea-Theorie erinnern lebhaft an die Einwände, welche seiner Zeit gegen die Zellen-Theorie erhoben wurden. Als Schleiden 1838 die Zellen-Theorie für das Pflanzenreich begründete und Schwann sie unmittelbar darauf für das Thierreich durchführte, da meinten viele, und unter diesen sehr angesehene Naturforscher, diese Theorie sei weder neu noch wichtig. Denn „Zellen“ habe man längst gekannt, dass alle Gewebe bloss aus Zellen zusammengesetzt seien, sei nicht bewiesen, ausserdem gebe es auch andere Elementartheile, und der Zellen-Begriff sei nicht auf die Bestandtheile aller Gewebe anwendbar. Geradeso erheben die Gegner der Gastraea-Theorie den Einwurf, die Keimformen vom Bau der Gastrula seien schon vorher bekannt gewesen, dass alle Metazoen sich aus Gastrula-Keimen entwickeln, sei nicht bewiesen, ausserdem gebe es auch noch andere Keimformen und der Gastrula-Begriff sei nicht auf die Embryonen aller Metazoen anwendbar. Diese Einwürfe werden aber das feste Fundament der Gastraea-Theorie so wenig erschüttern, als jene gleichen Angriffe vor 38 Jahren die Zellen-Theorie widerlegt haben. Wie wir durch die letztere die einheitliche Auffassung vom elementaren Bau aller Organismen gewonnen und durch den Zellen-Begriff die Zelle als das „Individuum erster Ordnung“ erkannt haben, so gelangen wir durch die erstere zu einer einheitlichen Auffassung vom histologischen und organologischen Bau aller Metazoen und erkennen in der Gastraea das „Individuum dritter Ordnung“, die Person; in ihren beiden primären Keimblättern die Individuen zweiter Ordnung, die „Idorgane“, aus denen sich die Organisation sämmtlicher Metazoen entwickelt hat. Die Einfachheit und Einheit der Auffassung, die Feststellung klarer morphologischer Elementar-Begriffe und die damit verknüpfte phylogenetische Erkenntniss verleihen der Gastraea-Theorie ihren Anspruch auf Geltung so lange, bis sie durch eine bessere morphologische Theorie ersetzt sein wird.

Statt also hier auf die vielfachen Angriffe meiner Gegner zu antworten, halte ich es für zweckmässiger, in diesen „Nachträgen zur Gastraea-Theorie“ noch einige Folgerungen derselben zu erläutern, die früher nicht die gehörige Betonung gefunden haben und zugleich mit Hülfe wichtiger Beobachtungen aus neuester Zeit

einige früher offen gebliebene Lücken auszufüllen. Zunächst scheint es da zweckmässig, einige Bemerkungen überdie histologische Bedeutung der Gastraea-Theorie vorauszuschicken.

Vor Allem dürfte für die generelle Histologie der Grundsatz zu betonen sein, dass mit der Gastrulation und der Keimblätterbildung überhaupt erst die Bildung eigentlicher Gewebe im Thierkörper beginnt. Daher besitzen nur die Metazoen wahre Gewebe, nicht die Protozoen. Zwar wird auch heute noch vielfach bei den Protozoen von Geweben gesprochen; und den Infusorien werden sogar höhere Gewebs-Differenzirungen zugeschrieben. Im Interesse klarer und logischer Ordnung der Begriffe sollte dies aber niemals geschehen. Denn unter Geweben verstehen wir solche Gruppirungen bestimmter Zellenarten, welche eine bestimmte morphologische und physiologische Bedeutung für den vielzelligen Thier-Organismus besitzen. Da nun die grosse Mehrzahl der Protozoen einzellig ist, kann bei ihnen überhaupt nicht von Geweben in strengerem Sinne die Rede sein. Aber auch bei den vielzelligen Protozoen treffen wir die constituirenden Zellen niemals in der Weise zu bestimmten morphologischen Einheiten verbunden, wie sie die Keimblätter der Metazoen und die daraus abgeleiteten Gewebe vorstellen.

Die beiden primären Keimblätter der Gastrula sind also die ersten und ältesten differenten Gewebe des Thierkörpers. Wollte man noch einen Schritt weiter zurückgehen, so könnte man das Blastoderma, die Keimhaut der Blastula, als das allerälteste Gewebe bezeichnen. In der That kann diese einfache Zellenschicht, welche die Wand einer einfachen Hohlkugel bildet, ebenso gut auf den Charakter eines echten, einfachen Gewebes Anspruch machen, wie die beiden primären Keimblätter, welche aus dem Blastoderm durch Invagination der Blastula hervorgehen. Das Entoderma ist ja eigentlich nur der eingestülpte, und das Exoderma der nicht eingestülpte Theil des Blastoderma.

Vergleichen wir nun diese ältesten Gewebs-Formationen des Metazoen-Organismus mit den Geweben des vollkommen entwickelten Thierkörpers, so kann es keinen Augenblick zweifelhaft sein, dass dieselben sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung den Charakter eines einfachen echten Epitheliums besitzen. Sowohl das ursprüngliche, ganz einfache Blastoderma, als die beiden daraus durch Invagination entstehenden primären Keimblätter, Exoderma und Entoderma, sind echte Epithelien. Die einfache Zellenschicht des

Exoderms ist ein primitives Dermal-Epithelium, eine einfachste „Hautdecke"; die ebenso einfache Zellenschicht des Entoderms ist ein primitives Gastral-Epithelium, eine einfachste „Darmdecke".

Mit Bezug auf die Planaea und die Gastraea, jene ältesten hypothetischen Stammformen, welche den heutigen Keimformen der Archiblastula und Archigastrula wesentlich gleich gewesen sein müssen, dürfen wir fernerhin die Vermuthung aufstellen, dass jene allerältesten, zuerst entstandenen Epithelien — sowohl das Blastoderma, als das Exoderma und Entoderma — Flimmer-Epithelien waren; und wenn wir den wichtigen Zeugnissen trauen dürfen, welche uns die histologische Beschaffenheit des Entoderms bei den heute noch lebenden Gastraeaden, Spongien und Hydroiden liefert, so waren jene ersten Flimmer-Epithelien einschichtige Geissel-Epithelien, gebildet aus einer einfachen Lage von gleichartigen Geisselzellen, deren jede mit einem einzigen langen, schwingenden Geisselfaden ausgerüstet war (Fig. 117, 118, 120).

Wenn wir zunächst bloss die Archiblastula (Fig. 20, 29, 116, 117) und die Archigastrula (Fig. 23, 31, 44, 120) berücksichtigen, welche bei Thieren der verschiedensten Gruppen überall dieselbe einfache Beschaffenheit darbieten, so bedürfen die obigen Sätze keines weiteren Beweises. Denn bei allen palingenetischen Thieren, bei allen Thieren, welche noch heute primordiale Eifurchung besitzen — von Gastrophysema und Olynthus bis zur Ascidie und zum Amphioxus hinauf — sind ja überall sowohl das Blastoderma der Blastula, als das Exoderma und Entoderma der Gastrula, ganz einfache, einschichtige Epithelien.

Hingegen erscheint jene Auffassung nicht gerechtfertigt bei den meisten cenogenetischen Thieren, welche nicht die primordiale Eifurchung besitzen, sondern eine der drei anderen Furchungsformen (inaequale, discoidale oder superficiale). Hier tritt erstens der Epithel-Charakter der beiden primären Keimblätter oft nicht so klar und unzweideutig hervor, als bei jenen archiblastischen Thieren; und zweitens erscheinen schon die ersten Anlagen derselben oft nicht einschichtig, sondern mehrschichtig. Zwar wird sich der Epithel-Charakter des Exoderms in keinem Falle verleugnen lassen. Aber das Entoderm wird sehr oft diesen Charakter auf den ersten Blick vermissen lassen, insbesondere dann, wenn ein mächtiger Nahrungsdotter entwickelt und die Urdarmhöhle damit ausgefüllt ist. Hier müssen wir dann stets die

secundäre Natur dieser cenogenetischen Bildung im Auge behalten und uns erinnern, dass wir im Stande waren, sie auf jene primären palingenetischen Verhältnisse zurückzuführen. In allen Fällen sind die ersteren aus den letzteren erst später, in Folge embryonaler Anpassungen, hervorgegangen. So sind die mannichfach verschiedenen, oft mehrschichtigen und nicht flimmernden Keimblätter der Fische, Amphibien und Amnioten alle ursprünglich aus den einschichtigen Flimmer-Epithelien entstanden, welche die beiden primären Keimblätter der Acranier bilden (Amphioxus). Wir sind daher in allen Fällen zu der Annahme berechtigt, dass die mehrschichtigen Keimblätter erst secundär aus einschichtigen entstanden sind, dass die nicht flimmernden Keimblätter ursprünglich aus einem Flimmer-Epithel hervorgegangen sind, und dass das Entoderm stets eben so gut ein echtes Epithelium ist, wie das Exoderm. Unser Magen-Epithel bleibt ein echtes Epithel, gleichviel ob unsere Magenhöhle mit Speise erfüllt ist oder nicht; und ebenso bleibt das Entoderm der Gastrula überall ein Epithel, gleichviel ob ihre Urdarmhöhle von einem Nahrungsdotter ausgefüllt ist oder nicht.

Der histologische Nachweis, dass die beiden primären Keimblätter überall echte Epithelien sind, gestattet uns nun unmittelbar folgenden bedeutungsvollen Schluss: Das Epithelium allein ist das primäre Gewebe, ist das ursprüngliche und älteste Gewebe des Thierkörpers und bildete anfänglich den Metazoen-Organismus für sich allein. Alle anderen Gewebe sind secundäre Gewebe, sind erst nachträglich aus jenem ersteren hervorgegangen, sind Descendenten des Epithelium. Wie wichtig und folgenreich dieser Schluss ist, leuchtet ein, sobald wir an die langwierigen und noch heute nicht beendigten Streitigkeiten über die Beziehungen der Epithelien zu anderen Geweben denken. Wie viele Seiten der histologischen Literatur sind mit den lebhaftesten Streitigkeiten darüber angefüllt, ob Nerven, Muskeln, Bindegewebe, Blut u. s. w. mit echten Epithelien in Continuität stehen können oder nicht! Und wie leer, wie müssig erscheinen alle diese endlosen Controversen angesichts der einfachen Thatsache, dass alle diese Gewebe ursprünglich aus Epithelien hervorgegangen sind. Blut- und Binde-Gewebe ebensowohl als Nerven- und Muskel-Gewebe sind ursprünglich stets aus Epithelial-Gewebe entstanden.

Durch diese einfache histogenetische Reflexion, durch die Erwägung, dass die beiden primären Keimblätter echte Epithelien

sind, und dass alle Gewebe des Metazoen-Körpers einzig und allein aus diesen entstanden sind, werden eine Menge von histologischen Controversen gegenstandslos, mit denen eine Masse von Papier und Zeit nutzlos vergeudet worden ist. Vor allen gilt das von der vielbesprochenen Parablasten-Theorie von His, welche trotz ihrer Absurdität auch heute noch zahlreiche Anhänger besitzt. Der Kern dieser Theorie gipfelt bekanntlich in dem Satze, dass der Thierkeim aus zwei gänzlich verschiedenen Bestandtheilen zusammengesetzt sei, aus dem Hauptkeim und Nebenkeim. Der Hauptkeim oder Archiblast allein soll von den beiden primären Keimblättern abstammen und Nerven-Gewebe, Muskel-Gewebe, Epithelial- und Drüsen-Gewebe liefern. Hingegen sollen das Binde-Gewebe (nebst Knorpel- und Knochen-Gewebe), die Blutzellen und die sogenannten Endothelien [1]) (die Gefäss-Epithelien) abstammen von dem Nebenkeim oder Parablast, d. h. von Bindegewebszellen des mütterlichen Körpers, welche in den „weissen Dotter" des Eies eingewandert sind, und welche also gar nichts mit den primären Keimblättern zu thun haben. Die Aufstellung dieser ganz verkehrten, aber vielbewunderten Parablasten-Theorie [2]), die den einfachsten physiologischen und morphologischen Principien Hohn spricht, lässt sich nur durch die tiefe Unkenntniss der vergleichenden Anatomie und Ontogenie entschuldigen, durch welche His sich auszeichnet. Denn alle palingenetischen Thiere besitzen gar keinen Nahrungsdotter, keine Spur von „weissem Dotter"; ihr Keim besteht einzig und allein aus den primären Keimblättern, also aus zwei einfachen Epithelial-Schichten; — und doch bilden diese Thiere ebenso gut Binde-Gewebe, Blut und „Endothelien", als die cenogenetischen Thiere, bei denen letztere „ganz anderen Ursprungs" sein sollen. Durch diese unleugbare Thatsache allein schon wird die ganze Parablasten-Theorie widerlegt. Blut, Endothelien und Binde-Gewebe entwickeln sich ursprünglich ebenso aus Epithelien, wie Nerven-, Muskel- und Drüsen-Gewebe. Alle Zellen der verschiedensten

---

[1]) Der von His eingeführte und jetzt vielfach gebrauchte Ausdruck *Endothelium* bedeutet wörtlich: „Innerhalb der Brustwarze".

[2]) Kölliker (Entwicklungsgeschichte, II. Aufl. 1876, p. 26) meint, dass „die von His in geistreicher Weise ausführlich beleuchtete Parablasten-Theorie viel Bestechendes hat," und „bedauert, dieselbe nicht unterstützen zu können."

Gewebe sind direct oder indirect Abkömmlinge von Epithelial-Zellen.[1])

19. Primäre und secundäre Keimblätter. Exoderm, Mesoderm und Entoderm.

Die Unterscheidung der primären und secundären Keimblätter, auf welche ich bereits in der Monographie der Kalkschwämme (1872) das grösste Gewicht gelegt habe, scheint mir nicht allein für das Verständniss der Gastraea-Theorie, sondern auch für die richtige Auffassung der wichtigsten Keimungs-Vorgänge überhaupt von solcher Bedeutung zu sein, dass ich nicht umhin kann, hier nochmals darauf zurückzukommen. Besondere Veranlassung dazu bieten die vielfachen Streitigkeiten über Ursprung und Bedeutung des Mittelblattes oder Mesoderma, welche bis in die neueste Zeit mit zunehmender Verwirrung der Begriffe und Steigerung der Widersprüche fortgedauert haben. In der That überzeugt uns ein Blick auf die umfangreiche embryologische Literatur der letzten Jahre, dass das Mesoderm-Problem ebenso zu den dunkelsten und schwierigsten, wie anderseits zu den wichtigsten und einflussreichsten Fragen der Keimblätter-Theorie gehört.

Die Mehrzahl der heutigen Embryologen begnügt sich in dieser Beziehung gegenwärtig mit folgender Auffassung: Nachdem Exoderm und Entoderm ausgebildet sind, entsteht zwischen diesen beiden Keimblättern ein drittes, das Mesoderm, und nunmehr besteht der Keim aus drei übereinander liegenden Blättern: Exoderm, Mesoderm und Entoderm (oder: Epiblast, Mesoblast und Hypoblast). Schon dieser Satz, welcher fast überall ohne Bedenken wiederholt wird, enthält einen logischen Fehler, der sich zu einer Quelle verhängnissvoller Irrthümer gestaltet. Er verstösst nämlich gegen die wichtige Thatsache, dass das Mesoderm in allen Fällen ein secundäres Product der primären Keimblätter ist, entweder beider, oder eines von beiden. Wenn das aber wirklich der Fall ist — und die vergleichende Ontogenie hat jetzt diese fundamentale Thatsache unumstösslich festgestellt! — dann ist das Mittelblatt ein Theil von einem der

[1]) Trotzdem His gegenwärtig mit der Archigastrula des Amphioxus bekannt ist, welche für sich allein schon die ganze Parablasten-Theorie widerlegt, hält er doch unbeirrt an letzterer fest. Vergl. meine Anthropogenie (III. Aufl., S. 657) und „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte" (1875, S. 32).

beiden primären Keimblätter oder von beiden. Da nun der Theil nie gleich dem Ganzen sein kann, so hört mit der Bildung des Mesoderms wenigstens eines der beiden primären Keimblätter — oder beide zugleich — auf, als solche zu existiren; eines oder beide sind dadurch in mehrere secundäre Keimblätter zerfallen oder gespalten.

Der Einfachheit halber wollen wir die primären und secundären Keimblätter mit folgenden Buchstaben bezeichnen: E = Exoderma (äusseres primäres Blatt); J = Entoderma (inneres primäres Blatt); s = Hautsinnesblatt (Sinnesblatt); f = Hautfaserblatt (Fleischblatt); g = Darmfaserblatt (Gefässblatt); d = Darmdrüsenblatt (Drüsenblatt); m = Mesoderma (Mittelblatt oder Faserblatt). Das Mesoderm wird allgemein als die Summe von Hautfaserblatt und Darmfaserblatt aufgefasst, gleichviel auf welche Weise diese aus den primären Keimblättern entstanden sind; also $m = f + g$. Demnach gelten allgemein folgende Gleichungen:

$$1)\ E + J = s + f + g + d$$
$$\text{oder } E + J = s + m + d$$
$$2)\ E = s + m + d - J$$
$$\text{oder } J = s + m + d - E$$
$$3)\ m = E + J - (s + d)$$
$$\text{oder } m = (E - s) + (J - d)$$

Alle verschiedenen Ansichten, welche über die Bedeutung und Entstehung des Mesoderms und überhaupt der secundären Keimblätter geltend gemacht werden könnten, lassen sich demnach auf folgende drei Möglichkeiten reduciren:

1) $J = m + d$, dann ist $E = s$;

2) $E = m + s$, dann ist $J = d$;

3) $E = s + f$ (oder $= s + m - g$) und entsprechend $J = g + d$ (oder $= m - f + d$); dann ist $m = J - d + E - s$.

Fassen wir nun diese drei möglichen Fälle noch etwas näher in's Auge, ganz abgesehen davon, dass der letzte derjenige ist, der in organologischer Hinsicht der verständlichste und daher in phylogenetischer Beziehung der wahrscheinlichste ist.

1. Das ganze Mesoderm entsteht aus dem Entoderm und spaltet sich erst später in Darmfaserblatt und Hautfaserblatt. Dann ist $J = m + d$ und folgerichtig $E = s$. Das Exoderm liefert bloss das Hautsinnesblatt, das Entoderm alle übrigen drei secundären Blätter. Diese Ansicht wird augenblicklich von der grossen Mehrzahl der Embryologen für die richtige

gehalten. Remak hat dieselbe zuerst für die Wirbelthiere aufgestellt, und die meisten neueren Beobachter glauben dasselbe Verhältniss bei den verschiedensten Wirbellosen gefunden zu haben. Wenn dieses Verhältniss stattfindet, so hört mit der Bildung des Mesoderm die Existenz des Entoderms auf; denn J wäre dann $= m + d$ und folglich $m = J - d$. Der dreiblätterige Keim besteht demnach aus folgenden Theilen: 1. Exoderm (= Hautsinnesblatt); 2. Mesoderm oder Faserblatt (= Hautfaserblatt und Darmfaserblatt); 3. Darmdrüsenblatt.

2. Das ganze Mesoderm entsteht aus dem Exoderm und spaltet sich erst später in Hautfaserblatt und Darmfaserblatt. Dann ist $E = s + m$ und folgerichtig $J = d$. Das Entoderm liefert blos das Darmdrüsenblatt, das Exoderm alle übrigen drei secundären Blätter. Diese Ansicht wird für eine Anzahl von sehr verschiedenen Wirbellosen auch noch in neuester Zeit von namhaften Beobachtern vertreten und kürzlich hat sie Kölliker auch für die Wirbelthiere mit aller Bestimmtheit geltend gemacht. [1]) Wenn dieses Verhältniss stattfindet, so hört mit der Bildung des Mesoderms die Existenz des Exoderms auf; denn E ist dann $= s + m$, und folglich $m = E - s$. Der dreiblätterige Keim besteht demnach aus folgenden Schichten: 1. Hautsinnesblatt; 2. Mesoderm oder Faserblatt (= Hautfaserblatt und Darmfaserblatt); 3. Entoderm (= Darmdrüsenblatt).

3. Das Mesoderm entsteht theils aus dem Exoderm, theils aus dem Entoderm; das Hautfaserblatt stammt vom äusseren, das Darmfaserblatt hingegen vom inneren primären Keimblatte. Dann ist $E = s + f$ und $J = g + d$ oder, da $m = f + g$ ist, so ist auch $E = s + m - g$ und $J = d + m - f$. Das Exoderm zerfällt in Hautsinnesblatt und Hautfaserblatt; ebenso spaltet sich das Entoderm in Darmfaserblatt und Darmdrüsenblatt. Diese Ansicht ist bekanntlich zuerst von Baer aufgestellt und mit dem grössten Erfolge für die Erklärung der Organogenese durchgeführt worden. Viele ausgezeichnete Beobachter haben dieselben Verhältnisse sowohl bei Wirbelthieren als bei Wirbellosen wiedergefunden. Nach meiner eigenen Anschauung ist diese Auffassung unter allen drei möglichen Fällen diejenige, welche die Entstehung und weitere Verwerthung der secundären Keimblätter

[1]) Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere, II. Aufl. 1876, p. 96. „Das ganze Mesoderma stammt vom Exoderm. Das mittlere Keimblatt ist ganz und gar ein Erzeugniss des äusseren Keimblattes.“

phylogenetisch am einfachsten erklärt, und ich habe sie daher in der Anthropogenie zur Grundlage der ganzen Darstellung gewählt.[2]) Nach dieser Auffassung ist das Mesoderm keine ursprünglich einheitliche Keimschicht, sondern eine secundäre Verbindung von zwei ursprünglich getrennten Schichten: $m = f + g$; und da $f = E - s$, und ebenso $g = J - d$ ist, so können wir auch sagen: $m = E - s + J - d$ oder $m = E + J - (s + d)$. Mit der Bildung des Mesoderm (durch secundäre Verbindung von Hautfaserblatt und Darmfaserblatt) hört hier die Existenz beider primären Keimblätter auf; und der dreiblätterige Keim besteht demnach aus folgenden Schichten: 1. Hautsinnesblatt; 2. Mesoderm (= Hautfaserblatt und Darmfaserblatt); 3. Darmdrüsenblatt.

Aus diesen einfachen Erwägungen ergibt sich klar, dass in allen drei möglichen Fällen wenigstens eins der beiden primären Keimblätter (— im dritten Fall beide! —) mit der Ausbildung des Mesoderms als geschlossene morphologische Einheit zu existiren aufhört. Es ist daher vollkommen unlogisch und kann nur Verwirrung stiften, wenn man noch immer den dreiblätterigen Keim beschreibt als bestehend aus: Exoderm, Mesoderm, Entoderm. Freilich ist diese allgemein beliebte Methode der Darstellung die bequemste. Denn sie lässt die schwierige Frage vom Ursprung des Mesoderm im Dunkeln und verschweigt damit die unvereinbaren Widersprüche, welche in dieser Beziehung zwischen den angesehensten Beobachtern existiren. Damit wird aber der Weg zur weiteren Aufklärung dieser ebenso wichtigen als dunkeln Frage nicht geebnet, sondern abgeschnitten.

Die vorstehenden Erwägungen sind rein logischer Natur und sollen nur die Ueberzeugung verbreiten, wie unlogisch fast allgemein in einem der wichtigsten Punkte der Keimblätter-Lehre verfahren wird. Man darf hier nicht etwa entgegnen, das sei gleichgültig, weil das Mesoderm bei verschiedenen Thieren einen ganz verschiedenen Ursprung und demnach keine bestimmte morphologische Bedeutung habe. Ich kann darauf erwidern, dass die angeführten Unklarheiten und Widersprüche noch heute bei einem und demselben Objecte bestehen, und zwar bei demjenigen, welches am längsten und meisten untersucht ist. Unzweifelhaft ist das Hühner-Ei dasjenige Object, welches

[2]) Vergl. Anthropogenie, Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammes-Geschichte. III. Aufl. 1877, S. 189. 236.

von jeher weit mehr Zeit und Mühe, Arbeitskraft und Papier absorbirt hat, als alle anderen Thier-Eier. Am Hühner-Ei stellte Aristoteles die ältesten embryologischen Untersuchungen an; vom bebrüteten Hühnchen gab Fabricius ab Aquapendente 1600 die ersten embryologischen Beschreibungen und Abbildungen; auf die Untersuchung des Hühner-Eies gründete Caspar Friedrich Wolff 1759 die grundlegende Theorie der Epigenesis; am Hühner-Ei entdeckte Pander zuerst 1817 die beiden primären Keimblätter, und an derselben Keimscheibe des Hühnchens unterschied Baer zuerst 1828 die vier secundären Keimblätter; am Hühner-Ei stellte Remak 1852 die histogenetische Bedeutung der Keimblätter fest — am Hühner-Ei entwickelte His 1868 seine monströsen „mechanischen" Keimungs-Theorien (die Briefcouvert-Theorie, die Gummischlauch-Theorie, die Höllenlappen-Theorie u. s. w.); vom Hühner-Ei endlich sind in neuester Zeit die glänzenden „Schnitt-Serien" angefertigt worden, welche als „Thatsachen sprechen" sollen, und welche von den meisten Embryologen deshalb so hochgeschätzt sind, weil sie glauben, dass alles vergleichende Nachdenken und Urtheilen durch diese „exacten Präparate" überflüssig wird.

Und was sagen uns denn nun alle diese zahllosen Beobachtungen und Untersuchungen des Hühner-Eies, alle diese Schnitt-Serien und Tinctions-Präparate, was sagen uns alle diese „sprechenden Thatsachen" über jene wichtigsten Grundfragen der Keimblätter-Lehre? Nicht allein über die dunkle Entstehung des Mesoderms und der secundären Keimblätter, sondern sogar über die einfache und klare Entstehung der beiden primären Keimblätter — also über die ersten Grundfragen — gehen die Ansichten der verschiedenen Beobachter noch heute so weit auseinander als möglich; ja, neben den aufgeführten möglichen Ansichten sind auch noch eine Anzahl unmöglicher Hypothesen von His und Anderen aufgestellt worden.[1]) Wenn wir von den beiden primären Keimblättern hier ganz absehen, deren Entstehung durch Invagination des Blastoderms auch beim Hühnchen (durch Rauber und Götte) jetzt sicher nachgewiesen ist, so treffen wir bezüglich der Mesoderm-Bildung des Hühnchens folgende vier Hauptgruppen von Ansichten:

---

[1]) Viele Hühner-Embryologen lassen bekanntlich die Zellen, welche das Mesoderm bilden, „von aussen" zwischen die beiden primären Keimblätter einwandern. Woher diese heimathlosen Auswanderer kommen, wird aber leider meistens nicht gesagt.

1. Das Exoderm spaltet sich in Hautsinnesblatt und Hautfaserblatt; das Entoderm zerfällt in Darmfaserblatt und Darmdrüsenblatt (Baer, 1828); demnach entsteht das *Mesoderm* secundär durch (axiale) Verwachsung der beiden Faserblätter; 2. Das ganze Mesoderm stammt vom *Entoderm* (Remak); 3. Das ganze Mesoderm stammt vom *Exoderm* (Kölliker); 4. Ein Theil des Mesoderms stammt von den primären Keimblättern (*Archiblast*: Nerven- und Muskelgewebe); ein anderer Theil desselben stammt direct von fremden Zellen, die „von aussen" (aus dem mütterlichen Körper) eingewandert sind (*Parablast*: Blut, Endothel, Bindegewebe; His). Von dieser vierten Ansicht, der Parablasten-Theorie von His, die wir nur ihrer Curiosität halber aufführen, können wir hier ganz absehen, denn sie wird durch die Thatsachen der vergleichenden Ontogenie auf das bestimmteste widerlegt. (S. oben, p. 61). Dagegen bleibt immer noch die Frage offen, welche von den drei übrigen Ansichten wirklich wahr ist. Eine von allen dreien kann beim Hühner-Ei nur wahr sein [1]), und jede der drei Hypothesen wird noch heute durch eine Anzahl hervorragender Beobachter vertreten, die, gestützt auf ihre „exacten" Untersuchungen, mit grösster Bestimmtheit behaupten, das ihre Auffassung die richtige, alle übrigen aber falsch seien!

Soviel geht denn doch wohl aus dieser komischen Sachlage mit voller Klarheit hervor, dass 1. alle jene „sprechenden Thatsachen" [2]) keine objectiven Thatsachen, sondern subjective, ein-

---

[1]) Metschnikoff und ähnliche Embryologen werden bei dieser Sachlage zwar der Ansicht sein, dass das Mesoderm bei einigen Hühnern aus dem Exoderm, bei anderen nus dem Entoderm, und bisweilen auch aus beiden zugleich hervorgehe. Indessen erscheint mir diese Ansicht, für welche Metschnikoff's embryologische Ansichten viele Parallelen bieten, keiner Erörterung bedürftig.

[2]) Kölliker sagt in der kürzlich erschienenen II. Aufl. seiner Entwicklungsgeschichte (p. 382): „Haeckel ist der Ansicht, dass für diese Geschöpfe (die Vögel) durch Götte und Rauber als Embryonalform eine *Discogastrula*, entstanden durch Invagination einer *Discoblastula*, erwiesen sei, und dass durch die Untersuchungen dieser beiden Forscher alle entgegenstehenden Angaben anderer Beobachter im Sinne der Gastraea-Theorie erledigt seien! Wie man aus Früherem weiss, bin ich durch meine Untersuchungen zu ganz anderen Ergebnissen gekommen als Götte und Rauber, und wird es daher wohl für einmal das Zweckmässigste sein, nur die Thatsachen sprechen und die Gastraea-Theorie ganz ausser dem Spiele zu lassen." Darf nicht dasselbe jeder andere „exacte" Beobachter (z. B. Götte oder Rauber) mit gleichem Rechte von Kölliker's subjectiven Ansichten sagen, welche dieser für „sprechende Thatsachen" hält?

seitige Urtheile über unvollkommene (und nichts weniger als exacte) Beobachtungen sind; und 2. dass solche und ähnliche schwierige Probleme niemals auf dem Wege der genauesten Untersuchung eines einzigen Organismus, sondern stets nur durch vergleichende Ontogenie gelöst werden können. Und diese vergleichende Ontogenie, zu welcher unsere Gastraea-Theorie den Weg ebnen soll, lehrt uns zunächst wenigsten die Fragen richtig stellen, wenn auch deren Lösung noch in weiter Ferne liegt.

Für die richtige Stellung und Beantwortung dieser Fragen liefert uns die Gastraea-Theorie zunächst folgende wichtige Voraussetzungen als feste Grundlagen: 1) der Körper der Metazoen entwickelt sich überall ursprünglich aus zwei primären Keimblättern; 2) Das Mesoderm entsteht immer erst secundär, entweder aus einem jener beiden primären Keimblätter oder aus beiden zugleich. Die Fragen, welche die Beobachter demnächst also zu beantworten haben, sind folgende: 1) Aus welchem der beiden primären Keimblätter entsteht das Mesoderm, und wie verhalten sich die ersteren überhaupt bei der Bildung der secundären Keimblätter? 2) Ist das Mesoderm stets aus Hautfaserblatt und Darmfaserblatt zusammengesetzt? 3) Welche Uebereinstimmung oder Verschiedenheit bieten in dieser Beziehung die verschiedenen Thierklassen? 4) Sind demnach auch die vier secundären Keimblätter der verschiedenen Thierstämme homolog, und wie weit geht diese allgemeine Homologie? (Vergl. oben die provisorische Tabelle II.). Einige wichtige, diese Frage betreffenden Momente sind in neuester Zeit von Carl Rabl in seinen ausgezeichneten Untersuchungen über die Ontogenie der Mollusken [1]) insbesondere über *Unio* [2]) klar hervorgehoben worden. Rabl macht namentlich auf zwei sehr wichtige Erscheinungen bei der ersten Entstehung des Mesoderms aufmerksam, welche sämmtlichen Bilaterien — allen Metazoen mit Ausschluss der Zoophyten — gemeinsam zu sein scheinen: 1) Das erste Auftreten der ersten Mesoderm-Zellen in der Umgebung des Properistoms, und 2) die dipleure oder bilateral-symmetrische erste Anlage des Mesoderms. Bei allen Bilaterien erscheinen die ersten selbständigen Mesoderm-Zellen zwischen den beiden primären

---

[1]) Carl Rabl, Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten. Jenaische Zeitschr. 1875. Bd. IX, S. 202, 236, Taf. VIII, Fig. 12, 13 m.

[2]) Carl Rabl, Entwickelungsgeschichte der Malermuschel. Eine Anwendung der Keimblätter-Theorie auf die Lamellibranchiaten. Jenaische Zeitschr. 1876, Bd. X, S. 350—360, Taf. XI, Fig. 24—32.

Keimblättern in der unmittelbaren Umgebung des Properistoms oder Urmundrandes, also in der Peripherie des Rusconi'schen Afters oder des Gastrula-Mundes, an der kritischen Stelle, wo das Exoderm in das Entoderm unmittelbar übergeht. Gerade deshalb lässt sich auch so schwer entscheiden, ob sie von ersterem oder von letzterem oder von beiden zugleich abstammen. Ferner tritt bei allen Bilaterien die erste Anlage des Mesoderms nicht als vollständig zusammenhängende Schicht, sondern dipleurisch auf, in zwei getrennten seitlichen Parthien, welche die erste Andeutung von der bilateralen Symmetrie des Bilaterien-Körpers geben. Bei Unio besitzen schon die beiden ersten Mesoderm-Zellen diese charakteristische seitlich-symmetrische Lage in Bezug auf die Körper-Axen des Embryo (Rabl, l. c. p. 350). Durch zahlreiche unabhängige Beobachtungen aus neuester Zeit über die erste Mesoderm-Anlage sehr verschiedener Bilaterien wird dieses wichtige Verhältniss bestätigt.

Durch diese, von Rabl zusammengestellten Thatsachen der vergleichenden Ontogenie wird es sehr wahrscheinlich, dass das Mesoderm bei sämmtlichen Bilaterien (— Würmer, Echinodermen, Mollusken, Arthropoden, Vertebraten —) homolog ist (wirklich homophyletisch); dagegen nicht homolog (— oder vielmehr homomorph —) bei den Bilaterien und den Zoophyten (oder Coelenteraten). Ueberhaupt ist noch sehr fraglich, ob das Mesoderm der letzteren nicht bloss Hautfaserblatt ist, und ein eigentliches Darmfaserblatt ganz fehlt (oder umgekehrt?). Bei vielen Bilaterien scheint das Darmfaserblatt sich erst viel später aus dem Entoderm zu entwickeln, nachdem das Hautfaserblatt längst (aus dem Exoderm) gebildet ist. Diese und andere Fragen über das Mesoderm lassen sich nur dann richtig beantworten, wenn man vor Allem sein Verhältniss zu den beiden primären Keimblättern klar gestellt hat.

20. Protozoen und Metazoen.

Unter den verschiedenen Folgerungen, welche sich aus der Gastraea-Theorie für die systematische Zoologie ergeben, hat sich wenigstens eine rasch Bahn gebrochen. Das ist die scharfe Scheidung des ganzen Thierreichs in zwei grosse Hauptgruppen: Protozoen und Metazoen. Gegenbaur, Huxley, Ray-Lankester, Ed. van Beneden, F. E. Schulze und andere namhafte Forscher haben diese fundamentale Scheidung gebilligt und sie in ver-

schiedener Weise verwerthet. Die Vortheile, welche dieselbe für die naturgemässe Auffassung der thierischen Verwandtschafts-Verhältnisse gewährt, sind theils positiver, theils negativer Natur.

In letzterer Beziehung dürfte es nicht gering anzuschlagen sein, dass damit endlich allen den verfehlten Versuchen ein Ende gemacht wird, Homologien zwischen den einzelnen Theilen des Metazoen- und des Protozoen-Organismus aufzustellen, und Organe der ersteren aus Körpertheilen der letzteren abzuleiten. Bekanntlich sind derartige Versuche bei weitem am häufigsten und eingehendsten in der Klasse der Infusorien, und ganz besonders bei den Ciliaten unternommen worden. Indem man im einzelligen Ciliaten-Organismus einen Darmcanal mit Mund und After, eine wimpernde Epidermis und einen darunter gelegenen Hautmuskelschlauch zu finden glaubte, indem man ihre contractile Blase mit dem Herzen, ihren Nucleus mit der Zwitterdrüse von Würmern verglich, suchte man irrthümlich nach Homologien, die gar nicht vorhanden sind. Denn die einzellige Natur des Ciliaten-Organismus ist in neuester Zeit wohl allgemein anerkannt. Nimmermehr aber können einzelne Theile (oder physiologische „Organe") einer einzigen Zelle in morphologische Vergleichung gestellt werden mit den morphologischen Organen eines vielzelligen Metazoen-Organismus, welche sich überall aus vielzelligen Keimblättern entwickelt haben. Alle solche Vergleichungen können nur Analogien, niemals wahre Homologien sein. Ich will dies hier ausdrücklich nochmals hervorheben, weil jene vergeblichen Versuche, die nur Verwirrung, niemals Aufklärung bringen können, selbst jetzt noch immer fortgesetzt werden. So hat noch H. Ihering in seiner so eben erschienenen grossen „Phylogenie der Mollusken" den künstlichen Versuch gemacht, die wichtigsten Organe der Metazoen direct aus den angeblich homologen Organen der Protozoen abzuleiten.[1]) Die contractile Blase der Infusorien soll dem Wasser-

---

[1]) H. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877, p. 21: „So zeigt sich, dass die Parallelisirung der Ontogenie mit der Phylogenie vielfach zu irrigen Vorstellungen führt. Wahrscheinlich wird dies auch für die Bedeutung Geltung haben, welche Haeckel dem Furchungs-Processe beimisst. Nach Haeckel's Darstellung wären die ersten Metazoen Colonien von einzelligen Protozoen gewesen. Die vergleichende Anatomie drängt dagegen, wie mir scheint, zu einem ganz anderen Ergebnisse. Danach würden nämlich die niedersten Metazoen vielkernige Protozoen gewesen sein, in denen es erst später zur Differenzirung von Zellen um die einzelnen Kerne gekommen. Vergleichend anatomisch

gefäss-System der Turbellarien und der Niere der Schnecken homolog sein, ebenso der Mund der Infusorien und Würmer u. s. w. Dem ganzen Furchung-Process und der Bildung der Gastrula spricht Ihering demgemäss jede phylogenetische Bedeutung ab. Damit wird aber natürlich die ganze Gastraea-Theorie mit allen ihren Folgerungen einfach negirt, und es klingt sonderbar, wenn dieselbe an andern Stellen desselben Werkes Anerkennung findet.[1]) Wenn wirklich die Eifurchung und die Gastrulabildung irgend eine phylogenetische Bedeutung haben und nicht von Anfang bis zu Ende bloss cenogenetischer Natur sind, dann ist auch jede morphologische Vergleichung, jede Homologie zwischen Organen der Protozoen und Metazoen völlig ausgeschlossen.

Ebenso falsch wie die Vergleichung der Organe ist diejenige der Gewebe zwischen Protozoen und Metazoen. Noch immer spricht man bei den Infusorien von „Muskeln", nennt den contractilen Myophan-Strang im Stiele der Vorticellen einen „Muskel", ihre wimpernde Corticalschicht (das Exoplasma) ein „Flimmer-Epithel" u. s. w. Auch diese histologischen Vergleiche können nur physiologische, keine morphologische Geltung beanspruchen. Denn die wahren Gewebe der Metazoen (Bindegewebe, Muskelgewebe, Nervengewebe), welche sämmtlich von dem primären Epithelialgewebe der Keimblätter abstammen (vergl.

---

wäre damit die Möglichkeit gegeben, einige Organe der Metazoen und speciel der tiefststehenden Würmer in ihren Anfängen bis zu den Protozoen, namentlich den Infusorien, zu verfolgen, so namentlich den Mund und das Wassergefässsystem, welches letztere also zurückzuführen wäre auf die contractile Vacuole, die bekanntlich bei zahlreichen Infusorien sich in verzweigte Gefässstämme fortsetzt. Sollte diese Vermuthung zutreffen, so ergäbe sich für die vergleichende Anatomie die Möglichkeit, ein und dasselbe Organ-System durch eine Reihe von Typen zu verfolgen, da das Wassergefässsystem der Turbellarien der Niere der Platycochliden homolog ist."

[1]) Der Hauptfehler Ihering's liegt meines Erachtens darin, dass derselbe in einseitigster Weise die Bedeutung der vergleichenden Anatomie überschätzt und ihr gegenüber der Ontogenie alle Bedeutung abspricht. Er bildet genau das extreme Gegenstück zu Götte, der in seinem grossen Unken-Buche die ganze Morphologie allein durch die Ontogenie erklären will und die vergleichende Anatomie für völlig werthlos erklärt (Vergl. meine „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte", 1875, S. 52 ff.). Beide Standpunkte sind gleich einseitig. Nur durch gleichmässige kritische Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie und Ontogenie, welche sich gegenseitig ergänzen, werden wir in den Stand gesetzt, die Thatsachen der Morphologie richtig zu erklären und phylogenetisch zu deuten.

S. 60), sie sind sämmtlich Zellen-Aggregate und können also nimmermehr mit Theilen von einzelligen Organismen in morphologische Vergleichung gestellt werden.

Auf der anderen Seite gewährt uns die Scheidung der Protozoen und Metazoen den positiven Vortheil, jede dieser beiden Hauptgruppen des Thierreichs einheitlich charakterisiren und scharf von einander trennen zu können. Die Metazoen allein besitzen einen wahren Darm und Mund; sie allein besitzen zwei primäre Keimblätter, ein Exoderm und Entoderm; sie allein entwickeln aus diesen beiden einfachen epithelialen Zellenschichten wahre Gewebe, und bauen aus diesen Geweben wahre Thier-Organe in morphologischem Sinne auf. Die Metazoen erheben sich somit, und zwar schon in ihrer Ausgangsform — ontogenetisch *Gastrula*, phylogenetisch *Gastraea* — auf die Individualitäts-Stufe der Person, welche den Protozoen ebenso allgemein fehlt.[1]) Man könnte daher auch die Metazoen allein als echte Thiere bezeichnen, während die Protozoen sämmtlich den indifferenten und neutralen Protisten-Charakter beibehalten.

Im Grunde ist die principielle Scheidung von Protozoen und Metazoen ganz dieselbe, wie die Gegenüberstellung des Protistenreichs und des Thierreichs, welche ich vor zehn Jahren in der generellen Morphologie vorgeschlagen habe. Nur war ich damals nicht im Stande, diese fundamentale Scheidung so fest zu begründen, wie das heute möglich und fast allgemein anerkannt ist. Denn damals fehlte die Grundlage der Gastraea-Theorie, die Homologie der beiden primären Keimblätter und der Nachweis, dass diese letzteren bei allen Metazoen ursprünglich vorhanden sind, dass sie bei den verschiedensten Metazoen-Stämmen ursprünglich eine und dieselbe primordiale Keimform, die *Archigastrula* bilden. Dieser Nachweis ist inzwischen geliefert und damit eine einheitliche morphologische Auffassung des Thierreichs angebahnt.

Natürlich ist es eine Frage von untergeordneter Bedeutung — und mir persönlich sehr gleichgültig, ob man die beiden Hauptabtheilungen des Thierreichs als *Protozoa* und *Metazoa* gegenüberstellt, wie ich in der Gastraea-Theorie gethan habe, oder als

---

[1]) Ueber den Begriff der Person, wie ich ihn gegenwärtig für das sogenannte „eigentliche Thier-Individuum“ mit Hülfe der Gastraea-Theorie festgestellt habe, vergl. meine Monographie der Kalkschwämme, Bd. I, S. 113.

Protista und *Animalia*, wie ich vor zehn Jahren in der generellen Morphologie vorschlug. Die tiefe Kluft, welche beide Hauptgruppen trennt und welche durch die mehrfach hervorgehobenen wichtigsten Organisations-Unterschiede klar bestimmt wird, bleibt in beiden Fällen dieselbe. Allerdings habe ich inzwischen (in mehreren Auflagen der „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" und der Anthropogenie) den Versuch gemacht, Protisten und Protozoen zu trennen, und neben dem ganz indifferenten und neutralen Protistenreiche (Rhizopoden, Myxomycecten, Flagellaten u. s. w.) auch noch eine Abtheilung von Protozoen aufrecht zu erhalten, welche die ältesten phylogenetischen Entwicklungsstufen des Thierreichs, vom Moner bis zur Gastraea, enthielt. Allein ich bekenne jetzt, dass ich diesen Versuch für verfehlt und für praktisch nicht durchführbar halte. Freilich wird man in der Theorie Protisten und Protozoen phylogenetisch scharf auseinander halten können; auf der einen Seite wird man als echte Protisten (oder „Urorganismen") diejenigen indifferenten und völlig neutralen Organismen niederster Stufe betrachten können, welche weder mit echten Thieren (Metazoen), noch mit echten Pflanzen in verwandtschaftlichem Zusammenhange stehen, und welche höchstwahrscheinlich polyphyletischen, ganz unabhängigen Ursprungs sind (vor allen die formenreiche Gruppe der Rhizopoden, Acyttarien, Radiolarien u. s. w.); auf der anderen Seite wird man als Protozoen (oder echte „Urthiere") diejenigen einfachsten Organismen betrachten können, welche die Wurzel des Metazoen-Stammbaums (— „vom Moner bis zur Gastraea" —) bilden (Moneren, Amoeben, Synamoebien, Planaeaden). Aber so berechtigt diese phylogenetische Trennung von Protozoen und Protisten in der Theorie, so werthlos erscheint sie in der Praxis. Denn es fehlen uns — und werden uns wahrscheinlich immer fehlen — alle Anhaltspunkte, um mit Sicherheit eine scharfe Grenzlinie zwischen jenen beiden Gruppen festzustellen, obwohl wahrscheinlich beide einen verschiedenen polyphyletischen Ursprung besitzen und von verschiedenen, autogon entstandenen Moneren ursprünglich abstammen. Der indifferente und neutrale Charakter jener niedersten Lebensformen, die meistens einzellig sind, lässt keine Hoffnung aufkommen, jemals jene wichtige Ursprungs-Verschiedenheit aufzudecken. Solche ganz indifferente einzellige Organismen, wie die Amoeben und Euglenen, und solche charakterlose Zellen-Aggregate, wie die Catallacten und Volvocinen, können ebenso wohl Protozoen als neutrale Protisten, als endlich auch Protophyten sein. Aus diesen Gründen wird es das

Zweckmässigste sein — vorläufig wenigstens — die Grenze zwischen Protozoen und Protisten fallen zu lassen, und die beiden Hauptgruppen des Thierreichs entweder als *Protista* und *Animalia*, oder als *Protozoa* und *Metazoa* gegenüber zu stellen.

21. Mesozoen. Gastraeaden. Dicyemiden.

Unsere „hypothetische" Gastraeaden-Klasse hat Glück. Kaum hat diese niederste Metazoen-Klasse, deren einstmalige Existenz ich rein theoretisch auf Grund der Gastrula-Beobachtungen mit Hülfe des biogenetischen Grundgesetzes behauptet hatte, einen realen Inhalt durch die Physemarien, diese wahren „Gastraeaden der Gegenwart', erhalten, so wird schon von anderer Seite eine neue interessante Gruppe von lebenden Gastraeaden hinzugefügt. Das sind die merkwürdigen Dicyemiden, über deren wahre Natur soeben Edouard van Beneden eine höchst interessante Abhandlung veröffentlicht hat. [1])

Dieser verdienstvolle Zoologe liefert den Nachweis, dass die Dicyemiden echte Gastraeaden im Sinne unserer hypothetischen Begriffs-Bestimmung sind. Bekanntlich wurden diese merkwürdigen kleinen Organismen, welche als Parasiten an den spongiösen Venen-Anhängen der Cephalopoden leben, und welche Krohn 1830 entdeckte, zuerst von Kölliker unter dem Namen *Dicyema paradoxum* genau beschrieben und für Wurmlarven erklärt. Ebenso hielten sie Guido Wagener und neuerdings Ray-Lankester für Entwicklungsformen von Würmern. Hingegen erklärte sie Claparède für bewimperte Infusorien, den Opalinen nächstverwandt.

Nach der trefflichen und sehr genauen Darstellung von Edouard van Beneden müssen wir die Dicyemiden für echte Gastraeaden halten, welche durch Anpassung an parasitische Lebensweise ihren Urdarm und Urmund verloren haben. Der einfache, langgestreckte, cylindrische oder spindelförmige Körper des vollständig entwickelten *Dicyema* besteht aus einer einzigen, colossalen, centralen Entoderm-Zelle und aus einer einfachen Schicht von platten flimmernden Exoderm-Zellen, welche gleich einem Pflaster-Epithelium die erstere allseitig umschliesst. Am

---

[1]) Edouard van Beneden, Recherches sur les Dicyemides, survivants actuels d'un embranchement des Mesozoaires. (Extrait des Bulletins de l'Académie royale de Belgique, II. Ser., Tom. XLI No. 6, Tom. XLII, Nr. 7. Bruxelles 1876.)

einen Ende des langgestreckten Körpers sind die letzteren von eigenthümlicher Form und Beschaffenheit und lassen so die Ungleichheit der beiden Pole des einaxigen Körpers deutlich hervortreten. In der centralen Entoderm-Zelle bilden sich endogen zweierlei verschiedene Embryonen: Nematogene und Rhombogene. Jeder nematogene Keim besteht aus einer endogenen Zelle, welche eine inaequale Furchung erleidet und aus welcher sich (durch „Epibolie" der Segmentellen) eine Amphigastrula entwickelt. Diese letztere besteht aus einer grossen Entoderm-Zelle, welche haubenförmig von einer einfachen Exodermzellen-Schicht umwachsen wird. Am oralen Pole der Axe ist anfangs eine Urmund-Oeffnung, an welcher die Entoderm-Zelle frei zu Tage liegt. Dieser Urmund wächst aber zu, indem die Exoderm-Zellen sich vermehren. Die Zahl der constituirenden Zellen beträgt bei der fertigen Gastrula von *Dicyema typus* und *D. Koellikeriana* 26. Diese Zahl wird nicht vermehrt; die Zellen nehmen während der weiteren Entwicklung bloss an Volumen zu. Endlich entstehen in der colossal vergrösserten Entoderm-Zelle wieder Embryonen. „*Un Dicyemide est une Gastrula permanente dont l'entoderme est constitué par une seule cellule.*" [1])

Offenbar ist Dicyema nichts Anderes, als eine uralte Gastraeaden-Form, welche durch Anpassung an parasitische Lebensweise eigenthümlich rückgebildet ist. Urdarm und Urmund sind verloren gegangen; bloss die beiden primären Keimblätter sind geblieben und diese bilden für sich allein den ganzen Körper: eine einzige colossale Entoderm-Zelle und eine einfache, diese rings umhüllende Schicht von wimpernden Exoderm-Zellen. Van Beneden beurtheilt auch demgemäss ihre Bedeutung ganz richtig und betrachtet sie als wahre „Gastraeaden".

Während ich diese Auffassung van Beneden's für vollkommen naturgemäss halte, kann ich mich dagegen nicht den weitergehenden Vorschlägen anschliessen, welche derselbe in Bezug auf die Classification des Thierreichs daran knüpft. Er will nämlich das letztere in drei grosse, coordinirte Hauptabtheilungen oder „Unterreiche" zerlegen und zwischen Protozoen und Metazoen die

---

[1]) Die *Amphigastrula* von Dicyema erinnert sehr an gewisse Amphigastrula-Formen höherer Metazoen, oder an jüngere, diesen vorausgehende Blastula-Zustände. Vergl. die schöne und vollkommen naturgetreue (— nicht, wie Einige meinen, schematische —) Darstellung der Amphiblastula von *Unio* in der ausgezeichneten „Entwicklungsgeschichte der Malermuschel" von Carl Rabl (Jenaische Zeitschr. 1870, Bd. X, S. 382, Taf. X, Fig. 16).

dritte, in der Mitte stehende Abtheilung der Mesozoen einschalten; letztere soll aus den beiden Klassen der Gastraeaden und Planuladen[1]) bestehen und dadurch charakterisirt sein, dass der Körper zeitlebens nur aus den beiden primären Keimblättern, Entoderm und Exoderm besteht, während bei allen Metazoen sich zwischen beiden noch ein drittes Keimblatt, das Mesoderm, entwickelt.

Diesem Vorschlag kann ich aus mehreren Gründen nicht beitreten. Erstens kann ich dem Mesoderm nicht die hohe Bedeutung beilegen, welche die meisten neueren Embryologen ihm zuschreiben. Ich halte vielmehr, wie oben (S. 61) erörtert, das Mesoderm stets für ein secundäres Product, welches an morphologischem und phylogenetischem, also auch systematischem Werthe weit hinter den beiden primären Keimblättern zurücksteht. Zweitens aber halte ich es nicht für möglich, die Ausbildung eines selbständigen Mesoderms in der vorgeschlagenen Weise als oberstes Classifications-Princip zu verwerthen. Denn innerhalb der Zoophyten-Gruppe, ja sogar innerhalb der einen Hydromedusen-Klasse finden wir nebeneinander nächstverwandte Organismen, von denen die einen ein vollkommen selbständiges Mesoderm besitzen, die anderen nicht.

Vor allen sind hier die Hydroid-Polypen zu nennen, welche grösstentheils (— wenn nicht sämmtlich —) zweiblättrig sind und kein wahres Mesoderm besitzen. Ich erinnere zunächst an Hydra, welche uns durch Kleinenberg's ausgezeichnete Monographie (1872) so genau bekannt geworden ist. Wenn man hier von einem Mesoderm zwischem dem Entoderm und Exoderm sprechen wollte, so könnte man darunter nur die dünne Lage der Muskelfäden verstehen, welche zwischen beiden sich ausbreitet. Diese Muskelfäden sind aber nur innere Fortsätze der äusserlich im Exoderm gelegenen Neuromuskel-Zellen, also unzweifelhaft nur Theile von Zellen und noch dazu kernlose Fortsätze der kernhaltigen Exoderm-Zellen. Nimmermehr aber kann ich da ein Mesoderm, d. h. ein secundäres Keimblatt anerkennen, wo dasselbe nicht einmal durch eine einzige selbständige Zellenschicht repräsentirt wird, sondern bloss durch kernlose Fortsätze von

---

[1]) Planuladen nennt van Beneden eine hypothetische Mesozoen-Gruppe, von der er annimmt, dass die beiden (persistirenden) primären Keimblätter nicht durch Invagination, sondern durch Delamination entstanden sind (wie bei der Gastrula von Geryonia nach Fol). Ich kann letzteren Unterschied nicht als wesentlich anerkennen, sondern nehme an, dass die *Gastrula delaminata* secundär (durch cenogenetische Veränderungen) aus der *Gastrula invaginata* entstanden ist. Vergl. den letzten Abschnitt (24).

kernhaltigen Zellen einer anderen Schicht. Ich halte daher *Hydra* noch heute für zweiblätterig und würde sie daher nach Van Beneden zu den *Mesozoa* stellen müssen; und dasselbe gilt wahrscheinlich auch von den meisten anderen Hydroid-Polypen. Die genauen Untersuchungen von Franz Eilhard Schulze über verschiedene Hydroid-Polypen, ebenso die neueste sorgfältige Darstellung des Baues von Podocoryne durch C. Grobben [1]) lassen keinen Zweifel, dass die meisten Hydroiden sich der Hydra im Wesentlichen gleich verhalten und kein Mesoderm besitzen. Ueberall erscheinen die Muskelfasern als kernlose fadenförmige Fortsätze der Neuromuskelzellen des Exoderms. Die von ihnen gebildete Schicht kann daher ebenso wenig als ein besonderes Keimblatt gelten, wie die innen daran liegende hyaline und structurlose Stützlamelle. Das Mindeste, was ich für den Begriff eines Keimblattes verlange, ist eine selbständige Zellenschicht, welche sich von den anliegenden anderen Zellenschichten deutlich absetzt und eine morphologische Einheit bildet. Ebenso zweiblätterig, wie die Hydroid-Polypen, sind wahrscheinlich viele niedere Medusen, bei denen die structurlose Gallertscheibe keine Zellen enthält und auch nichts weiter ist, als eine sehr verdickte hyaline „Stützlamelle". Bei den höheren Medusen hingegen, wo Zellen in die letztere eintreten und das „Gallertgewebe" des Medusen-Schirms, also eine selbständige Bindegewebs-Formation bilden, da wird unzweifelhaft diese letztere den Werth eines besonderen Keimblattes, eines wahren Mesoderms beanspruchen können.

Es handelt sich bei dieser Auffassung um eine histologische Principien-Frage, die keineswegs gleichgültig ist. Viele Histologen beschreiben Membranen, welche bloss structurlose Ausscheidungen von Zellen sind, als selbständige Gewebe und nehmen daher keinen Anstand, auch der structurlosen, zwischen Entoderm und Exoderm gelegenen „Stützlamelle" der Acalephen den Werth einer besondern Gewebsschicht, ja sogar eines Keimblattes zuzusprechen. [2]) Dieser Auffassung kann ich eben so wenig bei-

---

[1]) C. Grobben, Ueber Podocoryne carnea, Sitzungsber. der Wiener Ak., 1875. Nov.

[2]) Kölliker vergleicht in seinen *Icones histologicae* (II. Abth., I. Heft, 1865, p. 89) die structurlose Gallertscheibe der niederen Medusen ganz richtig mit einer „colossalen Basement Substance". Gleich darauf aber fasst er sie doch wieder als ein besonderes Gewebe, und zwar als eine „eigenthümliche Bindesubstanz" auf, hauptsächlich deshalb, weil sie oft „in Massenhaftigkeit"

pflichten, als ich etwa die Chitin-Skelete der Gliederthiere (ohne die sie erzeugende Schicht von Chitinogen-Zellen) als ein besonderes „Gewebe" anerkennen kann. Der Begriff des Gewebes bezeichnet stets ein einheitliches Aggregat von Zellen von bestimmter morphologischer (und meist auch physiologischer) Beschaffenheit. Desshalb muss ich die Hydroiden und die niederen Medusen für zweiblätterig halten (ohne Mesoderm), hingegen die Corallen und die höheren Medusen für dreiblätterig (mit Mesoderm).

Ganz ähnlich verhält es sich mit den Spongien. In meiner Monographie der Kalkschwämme hatte ich den Bau dieser Thierklasse — in Uebereinstimmung mit der älteren Auffassung von Liebekuehn und Oskar Schmidt — als zweiblätterig beschrieben. Bei den einfachsten Kalkschwämmen, den Asconen, ist das Entoderm ein einfaches Geissel-Epithel, das Exoderm eine dünne Schicht von verschmolzenen Zellen, welche Kalknadeln ausscheiden (Syncytium). Diese Auffassung bekämpfte später Franz Eilhard Schulze, gestützt auf seine sehr sorgfältigen Untersuchungen eines Sycon. [1]) Er wies nach, dass ich bei den Syconen eine sehr dünne Schicht von Platten-Epithel übersehen hatte, welche die äussere Oberfläche des Syncytium überkleidet. Dieses Epithel deutet er als Exoderm, das Syncytium als Mesoderm, und das Geissel-Epithel als Entoderm. Von der Existenz jenes äusseren Platten-Epithels bei den Syconen habe ich mich an Schulze's eigenen, gütigst zur Ansicht übersandten Präparaten überzeugt. Dagegen ist es mir nicht möglich gewesen, dasselbe bei den niederen Kalkschwämmen, den Asconen, wiederzufinden, trotzdem ich mir alle Mühe gegeben habe, mit Hülfe der von Schulze angegebenen Methoden es wahrzunehmen. Auch der neueste Untersucher der Kalkschwämme, Keller [2]) (der meine Angaben in allen wesentlichen Punkten bestätigt) hat dasselbe nicht wiederfinden können und hält die Körperwand für zweiblätterig. Schulze's Deutung kann ich namentlich deshalb nicht theilen, weil jenes Platten-

---

auftritt, und „eine besondere Function als Stützsubstanz" versieht. Aber weder diese physiologische Bedeutung noch jene Massenhaftigkeit können nach meiner Ansicht einer solchen structurlosen Ausscheidung den morphologischen Werth eines besonderen Gewebes verleihen.

[1]) Franz Eilhard Schulze, Ueber den Bau und die Entwicklung von Sycandra raphanus. Zeitschr. für wiss. Zool., XXV. Bd. Supplem., p. 247.

[2]) C. Keller, Untersuchungen über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Spongien des Mittelmeeres. Ein Beitrag zur Lösung der Spongienfrage. Basel 1876.

Epithel gerade da am deutlichsten ist, wo man es am wenigsten erwarten dürfte, an der inneren Gastralfläche der Syconen. Diese ist bei dem jungen Sycon (im Olynthus-Stadium) mit dem Geissel-Epithel des Entoderms bedeckt. Erst später, wenn die Radial-Tuben durch strobiloide Knospung entstanden sind, verschwindet das Geissel-Epithel an der Gastralfläche und zieht sich in die Hohlräume der Radial-Tuben zurück. Man kann daher das später an der Gastralfläche zu findende Platten-Epithel entweder für das umgewandelte Entoderm oder für eine Oberflächen-Differenzirung des entblössten Exoderms halten. Jedenfalls würde Schulze's Deutung nur dann vollständig gesichert sein, wenn durch die Ontogenie gezeigt würde, dass jenes Platten-Epithel ursprünglich zuerst aus dem Exoderm der Gastrula entsteht und dass erst später zwischen ihm und dem Geissel-Epithel des Entoderms sich das Syncytium bildet. Dieser Beweis ist aber noch nicht geführt. So sicher jetzt durch die meisten neueren Beobachter die Existenz der Gastrula bei den Kalkschwämmen festgestellt ist, so sehr widersprechen sich ihre Annahmen darüber, wie dieselbe sich in den jungen Schwamm verwandelt. Hier fehlen sichere Beobachtungen.

Vergleiche ich Alles, was die neueren Beobachtungen über Bau und Entwickelung der Spongien zu Tage gefördert haben, so komme ich zu der Vermuthung, dass dieselben sich ähnlich wie die Acalephen verhalten. Hier wie dort bestehen die niedern Formen in entwickeltem Zustande bloss aus Entoderm und Exoderm, während bei den höheren Formen zwischen beiden sich ein „Mesoderm" ausbildet. Jedenfalls steht aber so viel schon jetzt fest, dass der Vorschlag van Beneden's, die zweiblätterigen Gastraeaden (und Planuladen?) als *Mesozoa* den dreiblätterigen *Metazoa* gegenüber zu stellen, nicht naturgemäss ist. Man würde dann die niederen Hydromedusen — ohne Mesoderm — zu den Mesozoa, die höheren Hydromedusen — mit Mesoderm — zu den Metazoa stellen müssen. Daher kann ich das Unterreich der Mesozoen überhaupt nicht anerkennen und muss bei meiner früheren Eintheilung des Thierreichs in Protozoen und Metazoen verharren.

22. Gastrulation der Säugethiere.

Zu den wichtigsten und interessantesten Ergebnissen, welche die ontogenetischen Untersuchungen des letzten Jahres herbeigeführt

haben, gehört jedenfalls die Entdeckung der wahren Gastrula der Säugethiere. Wir verdanken dieselbe Eduard van Beneden, der sich schon so viele und grosse Verdienste um die Förderung der Entwickelungslehre und um Aufhellung ihrer dunkelsten Punkte erworben hat. Zwar ist die ausführliche Abhandlung noch nicht erschienen, in welcher dieser ausgezeichnete Forscher seine Entdeckung eingehend beschreiben und durch Abbildungen erläutern wird, sondern bloss eine vorläufige Mittheilung der wichtigsten Resultate.[1]) Aber diese „Communication préliminaire" ist so vortrefflich geschrieben und zeugt von so sorgfältigen und gründlichen Untersuchungen, dass man sich daraus ein vollkommen klares Bild von der Eifurchung und Gastrulabildung der Säugethiere entwerfen kann. Dieses Bild entspricht vollständig den Voraussetzungen der Gastraea-Theorie und füllt die grosse, hier bisher bestandene Lücke in derjenigen Weise aus, welche man vom Standpunkte der vergleichenden Ontogenie und bei der selbstverständlichen Annahme eines monophyletischen Stammbaums der Wirbelthiere *a priori* erwarten musste. Ich habe daher auch kein Bedenken getragen, in der kürzlich erschienenen III. Auflage meiner Anthropogenie die Darstellung van Beneden's vollständig zu adoptiren und durch schematische, nach seiner Beschreibung entworfene Abbildungen zu erläutern[2]).

Bekanntlich sind die ersten Vorgänge bei der Keimung der Säugethiere bisher nur wenig Gegenstand ontogenetischer Untersuchungen gewesen. Die sorgfältigen und für ihre Zeit ausgezeichneten Beobachtungen, welche W. Bischoff über die Ontogenie des Kaninchens (1840), des Hundes (1842), des Meerschweinchens (1852) und des Rehes (1854) veröffentlichte, bildeten eigentlich bis heute die einzige zusammenhängende Grundlage unserer Kenntnisse von der Keimesgeschichte derjenigen Thierklasse, der wir selbst angehören. Zwar haben später Remak, Reichert, und Coste, und in neuester Zeit Kölliker, Hensen, Rauber, Lieberkuehn und einige andere Beobachter einzelne, und zum Theil werthvolle Beiträge zu diesem wichtigsten Theile der Naturgeschichte der

---

[1]) Edouard van Beneden, La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères, d'après des recherches faites chez le lapin. Communication préliminaire. Extrait des Bulletins de l'Acad. royale Belgique, II. Ser., Tom. XL, No. 12. Bruxelles 1875.

[2] Anthropogenie, III. Aufl. 1877. Fig. 36—41, S. 170—174; ferner Taf. II, Fig. 12—17, S. 193.

Säugethiere geliefert; aber gerade die frühesten und wichtigsten Vorgänge des Keimungs-Processes sind dabei theils gar nicht berücksichtigt, theils falsch gedeutet worden. Eduard van Beneden ist bis jetzt der einzige Beobachter, der uns eine gründliche und vollständige Untersuchungsreihe über die ersten Vorgänge der Säugethier-Keimung bis zur Bildung der Gastrula und der Gastrocystis gegeben hat; und die von ihm entdeckten Thatsachen harmoniren so schön mit der Gastraea-Theorie, dass ich nicht umhin kann, sie in ihrer Bedeutung für letztere hier kurz zu beleuchten.

Als die wichtigste und interessanteste Thatsache, welche van Beneden's Untersuchungen über die Keimung des Kaninchens zu Tage gefördert haben, erscheint uns folgende: Die Eifurchung der Säugethiere ist eine inaequale, und ihr Product eine Amphigastrula. Bisher hatte man irrthümlich angenommen, dass die Furchung des Säugethier-Eies eine „regelmässige totale", d. h. eine primordiale sei, und dass ihre Morula aus lauter gleichartigen Zellen von gleicher Grösse und Beschaffenheit zusammengesetzt sei. Diese Annahme war aber grundfalsch. Schon mehrere Figuren auf Bischoff's Tafeln (z. B. Fig. 7, Tafel I vom Meerschweinchen) zeigen eine ungleiche Grösse der Furchungszellen, und da seine Figuren im Ganzen sehr genau gezeichnet und naturgetreu sind, so hätte man schon daraus schliessen können, dass die Eifurchung der Säugethiere keine echte primordiale, sondern eine inaequale sei. Ich hatte daher dieselbe auch schon früher als „pseudototale" bezeichnet und der „echten totalen" oder primordialen Furchung des Amphioxus und vieler Wirbellosen gegenüber gestellt. Abgesehen von der verschiedenen Grösse der Furchungszellen berechtigte dazu auch das gänzlich verschiedene Verhalten der aus der Morula hervorgehenden „Keimblase".

Nach van Beneden verhalten sich die Furchungszellen oder Segmentellen bei der Keimung des Kaninchens folgendermassen. Nachdem aus dem befruchteten kernlosen Ei (*Monerula*) sich die kernhaltige Stammzelle (*Cytula*) gebildet hat, zerfällt diese in die beiden ersten Furchungszellen. Schon diese beiden ersten Segmentellen haben verschiedene Beschaffenheit und Bedeutung. Die eine ist etwas grösser, heller und fester als die andere. Diese letztere aber, die kleinere, dunklere und weichere, wird durch Carmin, Osmiumsaeure u. s. w. viel intensiver gefärbt als die erstere. Es zeigen also schon die beiden

ersten Furchungszellen des Säugethieres jene charakteristische Differenz, welche wir allgemein zwischen den animalen und vegetativen Zellen der amphiblastischen Thiere antreffen. Das Protoplasma der animalen Exoderm-Zelle ist fester, klarer, durchsichtiger als das Protoplasma der vegetativen Entoderm-Zelle, welches reicher an Körnchen, trüber, weicher, undurchsichtiger ist und viel mehr Neigung zur Aufnahme von Farbstoffen besitzt. Wie sich aus der weiteren Entwickelung ergiebt, ist die hellere, grössere und festere von den beiden ersten Furchungszellen des Säugethieres die Mutterzelle des Exoderms oder des animalen Keimblattes; die trübere, kleinere und weichere hingegen ist die Mutterzelle des Entoderms oder des vegetativen Keimblattes. Wir können daher schon jetzt die erstere als animale, die letztere als vegetative Zelle bezeichnen. Die Säugethiere bieten also ganz dasselbe Verhältniss dar, welches ich früher bei *Fabricia* beschrieben habe (Fig. 93) und welches auch viele andere amphiblastische Eier zeigen.

Die beiden ersten Segmentellen des Säugethieres, welche dergestalt die Mutterzellen der beiden primären Keimblätter sind, zerfallen nunmehr durch gleichzeitige Theilung in je zwei Tochterzellen. Diese vier Furchungszellen liegen gewöhnlich in zwei verschiedenen, auf einander senkrechten Ebenen (seltener in einer Ebene). Die zwei grösseren und helleren Zellen, die Tochterzellen der Exoderm-Mutterzelle, färben sich in Carmin viel weniger intensiv, als die beiden kleineren und dunkleren Zellen, die Töchter der Entoderm-Mutterzelle. Die Linie, welche die Mittelpunkte der beiden letzteren Furchungskugeln verbindet, steht gewöhnlich senkrecht auf der Linie, welche die beiden ersteren verbindet. Nunmehr zerfällt jede von diesen vier Zellen durch Theilung abermals in zwei gleiche Tochterzellen; wir bekommen acht Furchungszellen, die Urenkelinnen der Stammzelle. Vier grössere, festere und hellere Zellen liegen in einer Ebene: die Enkelinnen der Exoderm-Mutterzelle. Vier kleinere, weichere und dunklere Zellen liegen in einer zweiten, jener parallelen Ebene: die Enkelinnen der Entoderm-Mutterzelle. Wenn wir die Mittelpunkte von je zwei entgegengesetzten Furchungszellen einer Ebene durch gerade Linien verbinden, so schneiden sich diese letzteren unter rechten Winkeln. Aber die vier Verbindungslinien beider parallelen Ebenen zusammen schneiden sich unter Winkeln von 45 Grad.

Jetzt aber verändern die acht Furchungszellen ihre ursprüng-

liche Lage und ihre kugelige Gestalt. Eine von den vier Entoderm-Zellen tritt in die Mitte des Zellenhaufens und bildet zusammen mit den drei anderen eine Pyramide (oder ein Tetraeder). Die vier Exoderm-Zellen legen sich über die Spitze dieser Pyramide haubenförmig herüber. Das ist der Anfang eines Keimungsprocesses, den wir als abgekürzte und gefälschte Wiederholung der Einstülpung der Keimhautblase auffassen müssen und der zur Gastrula-Bildung führt. Von jetzt an folgt die weitere Furchung des Säugethier-Eies einem Rhythmus, der demjenigen des Frosch-Eies im Wesentlichen gleich ist. Während bei der ursprünglichen (oder primordialen) Eifurchung der Rhythmus in regelmässiger geometrischer Progression fortschreitet (2, 4, 8, 16, 32, 64, 128 u. s. w.), so ist die Zahlenfolge der abgeänderten Progression beim Säugethier-Ei dieselbe wie beim Amphibien-Ei: 2, 4, 8, 12, 16, 24, 32, 48, 64, 96, 160 u. s. w. Das rührt davon her, dass von jetzt an die lebhafteren Exoderm-Zellen sich rascher vermehren als die trägeren Entoderm-Zellen. Die letzteren bleiben immer etwas hinter den ersteren zurück und werden von ihnen umwachsen. Diese Umwachsung der inneren Darmblatt-Zellen ist aber im Grunde nichts Anderes, als die Einstülpung der vegetativen Halbkugel in die animale Hemisphäre der Keimhautblase; d. h. die Bildung einer Gastrula.

Zunächst folgt also jetzt ein Stadium, in welchem der Säugethier-Keim aus zwölf Furchungs-Zellen besteht. Vier dunklere Entoderm-Zellen bilden eine dreiseitige Pyramide, die von einer Haube von zwölf helleren Exoderm-Zellen bedeckt ist. Das nächste Stadium, mit sechzehn Furchungs-Zellen, zeigt uns vier Entoderm-Zellen im Inneren, vier andere aussen und unten; während die acht Exoderm-Zellen in Gestalt einer halbkugeligen Haube die obere Hälfte des Keimes bedecken. Die letztere umwächst die innere Zellenmasse noch mehr, indem nun aus den acht Exoderm-Zellen sechzehn werden; von den acht Entoderm-Zellen liegen drei, vier oder fünf im Innern, fünf oder entsprechend vier oder drei an der Basis des kugeligen Keims. Auf dieses Stadium von vierundzwanzig Zellen folgt eins mit zweiunddreissig, indem auch die acht Entoderm-Zellen sich verdoppeln. Weiterhin folgen nun Keimformen mit achtundvierzig Furchungs-Zellen (zweiunddreissig Exoderm, sechzehn Entoderm); vierundsechzig Furchungs-Zellen (zweiunddreissig Hautblatt, zweiunddreissig Darmblatt) sechsundneunzig Furchungs-Zellen (vierundsechzig Exoderm, zweiunddreissig Entoderm) u. s. w. Wenn die Zahl der Furchungs-

Zellen beim Säugethier-Keim auf sechsundneunzig gestiegen ist (— beim Kaninchen ungefähr siebzig Stunden nach der Befruchtung —) tritt die charakteristische Form der Hauben-Gastrula *(Amphigastrula)* deutlich hervor. Der kugelige Keim besteht aus einer centralen Masse von zweiunddreissig weichen, rundlichen, dunkelkörnigen Entoderm-Zellen, welche durch genseitigen Druck vieleckig abgeplattet sind und sich mit Osmium-Säure dunkelbraun färben. Diese centrale dunkle Zellenmasse ist umgeben von einer helleren kugeligen Hülle, gebildet aus vierundsechzig würfelförmigen, kleineren und feinkörnigen Exoderm-Zellen, die in einer einzigen Schicht nebeneinander liegen und sich durch Osmiumsäure nur sehr schwach färben. Nur an einer einzigen Stelle ist diese Exoderm-Hülle unterbrochen, indem ein, zwei oder drei Entoderm-Zellen hier frei zu Tage treten. Diese letzteren bilden den Dotterpfropf und füllen den Urmund der Gastrula aus. Die centrale Urdarmhöhle ist von Entoderm-Zellen erfüllt. Die einaxige oder monaxonie Grundform der Säugethier-Gastrula ist dadurch deutlich ausgesprochen. (Vergl. die Figuren 36—41 in meiner Anthropogenie, III. Aufl., S. 170—174; sowie S. 113, Taf. II, Fig. 12—17.)

Erst nachdem diese *Amphigastrula* der Säugethiere ausgebildet ist, entsteht jene charakteristische und vielbesprochene „Keimblase" der Säugethiere, welche zuerst Regner de Graaf, später Baer beobachtet und welche Bischoff mit dem Namen *Vesicula blastodermica* belegt hat. Bekanntlich hielt man bis jetzt allgemein diese mit Flüssigkeit erfüllte Hohlkugel für gleichbedeutend mit der *Blastula* (oder *Blastosphaera*) des Amphioxus und vieler Wirbellosen, jener einfachen, mit Flüssigkeit erfüllten Hohlkugel, deren Wand eine einzige Zellenschicht bildet, die Keimhaut *(Blastoderma)*. Aber schon der Umstand, dass sich diese Hohlkugel bei der weiteren Entwicklung hier ganz anders verhält, als dort, musste gewichtige Bedenken erregen, und noch mehr jener vielgedeutete, biconvexe, linsenförmige „Haufen von dunkleren Furchungszellen", welcher an einer Stelle der Innenwand der Säugethier-Keimblase anliegt. Van Beneden's Entdeckungen haben auch in diese dunkle Frage volles Licht gebracht und zur Evidenz bewiesen, dass die sogenannte Keimblase der Säugethiere *(Vesicula blastodermica)* und die wahre Keimblase des Amphioxus und vieler Wirbellosen *(Blastula* oder *Blastosphaera)* gänzlich verschiedene

Bildungen sind. Letztere geht der Gastrula-Bildung voraus; erstere folgt ihr nach. Letztere verwandelt sich in den ganzen Keim; erstere bildet nur zum kleineren Theil den eigentlichen Keim, zum grösseren Theil die „Nabelblase" oder den rückgebildeten Dottersack des Säugethieres. Es ist daher durchaus nothwendig, jene beiden, bisher irrthümlich zusammengeworfenen Bildungen gänzlich zu trennen und mit verschiedenen Namen zu belegen. Ich habe in der Anthropogenie (III. Aufl., S. 235) die „*Vesicula blastodermica*" der Säugethiere als Keimdarmblase *(Gastrocystis)*, hingegen die echte Keimblase des Amphioxus und der Wirbellosen als Keimhautblase *(Blastula)* bezeichnet. Die Wand der letzteren bildet die Keimhaut *(Blastoderma)*, welche noch nicht invaginirt und noch nicht in die beiden primären Keimblätter gesondert ist. Die Wand der ersteren hingegen bildet nicht das Blastoderma, sondern das Entoderma und der „linsenförmige Haufen von Furchungskugeln", welcher an einer bestimmten Stelle der Innenwand des letzteren anliegt, ist das Entoderma. Die übliche, von Bischoff eingeführte Bezeichnung *Vesicula blastodermica* ist daher grundfalsch.

Die *Gastrocystis* oder die Keimdarmblase ist mithin ein ganz eigenthümlicher Keimzustand, welcher bloss bei den Säugethieren (vielleicht sogar bloss bei den Placentalien) vorkommt und allen anderen Thieren fehlt. Die Entstehung dieser Keimdarmblase aus der vorhergehenden *Amphigastrula* der Säugethiere ist nach van Beneden folgende: Der Urmund der *Amphigastrula* verschwindet, indem die Entodermzelle, welche den Dotterpfropf bildete, in das Innere des kugeligen Keims, zu den anderen Zellen des Darmblattes tritt. Der Säugethier-Keim bildet jetzt eine solide Kugel, bestehend aus einem centralen Haufen dunkler polyedrischer, grösserer Entoderm-Zellen, und einer peripherischen Hülle, welche aus einer einzigen Schicht von helleren, rundlichen kleineren Entoderm-Zellen zusammengesetzt ist. Nun sammelt sich an einer Stelle zwischen beiden Keimblättern klare helle Flüssigkeit an; und diese wächst bald so bedeutend, dass sich die Exoderm-Hülle zu einer grossen kugeligen Blase ausdehnt. Die Masse der dunkleren Entoderm-Zellen, welche eine Kugel von viel kleinerem Durchmesser bildete, bleibt an einer Stelle (nach van Beneden an der Stelle des Dotterpfropfes) mit dem Exoderm im Zusammenhange. Sie flacht sich hier erst halbkugelig, darauf linsenförmig, endlich scheibenförmig ab, indem sich die Entoderm-Zellen verschieben und in Gestalt einer kreisrunden Scheibe in

einer Schickt ausbreiten. So entsteht an einer Stelle der Keimdarmblasen-Wand die bekannte kreisrunde „Keimscheibe der Säugethiere", welche man mit van Beneden als Keimdarmscheibe *(Gastrodiscus)* bezeichnen kann. Diese allein besteht aus den beiden primären Keimblättern — einer äusseren Schicht heller Exoderm-Zellen, einer inneren Schicht trüber Entoderm-Zellen, — während die ganze übrige Wand der Keimdarmblase bloss aus einer Schicht Exoderm-Zellen besteht. Erst später wächst an deren Innenwand auch das Entoderm vollständig herum und nun besteht die Wand der Gastrocyste aus den beiden primären Keimblättern, während im Bezirke des Gastrodiscus oder des „Fruchthofes" sich zwischen beiden bereits das Mesoderm gebildet hat.

Bekanntlich bildet nun später der Gastrodiscus allein den Leib des Säugethier-Embryo, während der übrige Theil der Gastrocysten-Wand den vergänglichen Dottersack oder die Nabelblase darstellt. Letztere verhält sich homolog dem Dottersack der Vögel und Reptilien, und daraus geht klar hervor, was auch aus anderen Gründen der vergleichenden Ontogenie schon längst wahrscheinlich war, dass der kleine und unbedeutende Dottersack der Säugethiere stark rückgebildet ist, das Rudiment oder schwache Ueberbleibsel von einem viel grösseren und bedeutenderen Dottersack, welchen die Vorfahren der Säugethiere besassen. Vielleicht ist dieser letztere bei den Monotremen noch heute vorhanden, vielleicht noch bei einem Theile der Marsupialien. Jedenfalls steht zu erwarten, dass die wichtige, leider fast noch ganz unbekannte Keimesgeschichte dieser beiden niederen Säugethier-Subelassen uns noch viele wichtige Aufschlüsse über die Ontogenie der Placentalien und ihre cenogenetische Entstehung aus älteren Keimungsformen geben wird.

Das cenogenetische Anpassungs-Verhältniss, welches die Rückbildung des rudimentären Dottersacks der Säugethiere veranlasst hat, liegt klar auf der Hand. Es ist die Anpassung an den lange dauernden Aufenthalt im Uterus der lebendig gebärenden Säugethiere, deren Vorfahren sicher eierlegend waren. Indem der Proviant-Vorrath des mächtigen Nahrungsdotters, welchen die oviparen Vorfahren dem gelegten Ei mit auf den Weg gaben, durch die Anpassung an den längeren Aufenthalt im Fruchtbehälter bei ihren viviparen Epigonen überflüssig wurde, und indem hier das mütterliche Blut in der Uterus-Wand sich zur wichtigsten Nahrungsquelle gestaltete, musste natürlich der

überflüssig gewordene Dottersack durch „embryonale Anpassung“ rückgebildet werden.

Es ist also klar, dass die ersten Keimungs-Processe der Säugethiere — und vor allen ihre Eifurchung und Gastrulation — keineswegs, wie man bisher irrthümlich glaubte, in einer sehr einfachen und ursprünglichen Form verlaufen, sondern im Gegentheil in einer sehr stark modificirten, zusammengezogenen und abgekürzten Form, wie das nach der Gastraea-Theorie von vornherein zu erwarten war. Die Keimung der Säugethiere ist sehr stark cenogenetisch verändert, stärker als bei allen anderen Wirbelthieren. Ihre amphiblastische Keimungsform ist wahrscheinlich durch Rückbildung des Nahrungsdotters aus der discoblastischen Keimungsform ihrer Vorfahren entstanden. Diese letztere aber muss wieder von der amphiblastischen Keimungsform älterer Ahnen (Amphibien), wie diese letztere von der noch viel älteren archiblastischen Keimungsform der Acranier-Ahnen (Amphioxus) abgeleitet werden. Die Amphigastrula der Säugethiere (und des Menschen) hat demnach folgende Vorfahren-Kette: Amphigastrula, Discogastrula, Amphigastrula, Archigastrula.

23. Urdarm und Urmund. Primitiv-Organe.

Die Lehre von den „Primitiv-Organen“ des Thierkörpers gehört zu den widerspruchreichsten Kapiteln der Ontogenie. Die meisten Autoren betrachten unbedenklich dasjenige Organ des Embryo als „Primitiv-Organ“, das ihnen zuerst im Laufe der Keimesgeschichte als deutlich erkennbares und selbständiges Organ entgegentritt. An die erste Vorbedingung der richtigen Erkenntniss, an die scharfe Unterscheidung der palingenetischen und cenogenetischen Verhältnisse, wird dabei meistens gar nicht gedacht. Daher werden die verschiedensten Organe, Nervensystem, Sinnesorgane, Drüsen u. s. w., als Primitiv-Organe aufgefasst, obwohl sie diese Bezeichnung durchaus nicht verdienen. Im Gegensatz hierzu erkennt die Gastraea-Theorie überall nur zwei wahre Primitiv-Organe des Metazoen-Organismus an: das Hautblatt *(Exoderma)* und das Darmblatt *(Entoderma)*, welches letztere die Urdarmhöhle mit der Urmundöffnung umschliesst.

Urdarm *(Progaster* oder *Protogaster)* hatte ich 1872 in der Monographie der Kalkschwämme (Bd. I, S. 468) die ursprüngliche

Darmhöhle der Gastrula genannt, und deren einfache Mundöffnung: Urmund *(Prostoma* oder *Protostoma).* E. Ray-Lankester, welcher sich grosse Verdienste um die Förderung der Gastraea-Theorie erworben hat, und welcher unabhängig von mir, von anderen Beobachtungen ausgehend, zu ganz ähnlichen Folgerungen gekommen war, hat drei Jahre später (1875) den Urdarm der Gastrula als *Archenteron* und deren Urmund als *Blastoporus* bezeichnet. [1]) Die letztere Bezeichnung, welche von mehreren Autoren angenommen worden ist, hat vor der meinigen den Vorzug der Neutralität; sie präjudicirt Nichts über die ursprüngliche Bedeutung der Oeffnung, durch welche sich die Urdarmhöhle nach aussen öffnet. Meine Bezeichung hingegen schliesst die Vorstellung ein, dass jene Oeffnung ursprünglich und zuerst wirklich als Mundöffnung der Gastraea und der nächstverwandten ältesten Metazoen fungirt habe; in derselben morphologischen Bedeutung des Begriffes, in welcher wir die einfache Darmöffnung der Hydroiden als ihren Mund bezeichnen, obwohl dieselbe eine doppelte physiologische Function als Mund und After ausübt. Aber gerade aus diesem Grunde gebe ich auch heute noch meiner Bezeichnung den Vorzug vor der neutralen von Ray-Lankester. Denn ich bin auch heute noch der Ansicht, dass der Urdarm mit seinem Urmund wirklich das älteste Primitiv-Organ der ersten Metazoen darstellte, und dass die einfache, am Oralpole nach aussen mündende Höhle der heutigen Archigastrula mit jener hypothetischen Urdarmhöhle identisch ist und von der ältesten Gastraea durch zähe Vererbung Jahrtausende hindurch unverändert übertragen wurde. Der Urdarm *(Protogaster)* und der Urmund *(Protostoma)* der heutigen *Archigastrula* sind die palingenetische Wiederholung derselben Primitiv-Organe von der Stammform der Metazoen *(Gastraea).* Dabei kommt gar nicht in Betracht, welche verschiedene Bedeutung etwa diese Primitiv-Organe bei der weiteren Entwicklung der heutigen Metazoen erhalten. [2])

---

[1]) E. Ray-Lankester, On the invaginate Planula or diploblastic phase of Paludina vivapara. Quarterly Journ. of microsc. science 1875, Vol. XV, p. 163.

[2]) Aus dem gleichen Grunde nennen wir auch noch heute die embryonalen Schlundspalten und Schlundbogen der höheren Wirbelthiere Kiemenbogen und Kiemenspalten, obgleich sie ihre ursprüngliche physiologische Bedeutung, die sie bei den kiemenathmenden Vorfahren der ersteren besassen, längst verloren haben.

Zunächst wird dieser Satz nur bei denjenigen Keimformen der Metazoen unmittelbar einleuchten, bei welchen der Urdarm des Keimes wirklich von Anfang an eine einfache, leere Höhle und durch einen Urmund nach aussen geöffnet ist; also bei allen Modificationen der palingenetischen *Archigastrula*, und zweitens bei jenen Formen der cenogenetischen *Amphigastrula* und *Perigastrula*, welche in dieser Beziehung der Archigastrula gleichen. Wenn wir aber bei dieser die Gastrulahöhle wirklich als „Urdarmhöhle" und ihre Oeffnung als „Urmundöffnung" mit Sicherheit deuten können, so dürfen wir nach dem entsprechenden Primitiv-Organ auch bei allen anderen Gastrula-Formen suchen, wo dasselbe zu fehlen scheint. Hier ist es gewöhnlich der Nahrungsdotter, welcher die Urdarmhöhle ganz erfüllt, die Urmundhöhle verstopft und so deren Existenz verdeckt. Es ist aber nach meiner Ansicht für die morphologische Bedeutung dieser Primitiv-Organe ganz gleichgültig, ob dieselben mit Nahrungsdotter erfüllt oder leer sind, gerade so wie Magen und Mund des entwickelten Thieres ihre morphologische Bedeutung behalten wenn sie leer oder wenn sie mit Speise gefüllt sind. Ganz besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die amphiblastischen Eier; denn sie bilden eine lange Reihe von verschiedenen Gastrula-Formen mit theils leerem, theils dottererfülltem Darm. Am einen Ende dieser Reihe treffen wir Amphigastrula-Formen mit leerem Urdarm und offenem Urmund, welche sich unmittelbar an die palingenetische Archigastrula anschliessen; am anderen Ende sehen wir Amphigastrula-Formen, deren Urdarm und Urmund grösstentheils oder ganz mit Dotterzellen erfüllt sind und die sich unmittelbar an die cenogenetische Discogastrula anschliessen. Zwischen jenen und diesen aber finden sich alle möglichen Uebergänge vor.

Natürlich ist es nach unserer Auffassung auch ganz gleichgültig, ob die Dottermasse, welche Urdarm und Urmund vieler cenogenetischen Gastrula-Keime erfüllt, aus wirklichen Dotterzellen besteht, d. h. aus axialen Entodermzellen, welche nicht zur Bildung des bleibenden Entoderms verwendet werden (wie z. B. bei Cyclostomen und Amphibien, Fig. 53) oder aus einer structurlosen oder nicht zellig organisirten Masse von Nahrungsdotter (wie bei vielen Knochenfischen, Fig. 55—75, Reptilien, Vögeln u. s. w.). Auch zwischen diesen beiden Fällen erkennen wir keinen scharfen Unterschied an und sind der Ansicht, dass die letzteren aus ersteren phylogenetisch erst später entstanden

sind. Da ich in den Untersuchungen über „die Gastrula und die Eifurchung der Thiere“ hinreichend dargethan zu haben glaube, dass wir alle verschiedenen Formen der Segmentation und Gastrulation ursprünglich von der primordialen Eifurchung und Archigastrula-Bildung ableiten können, vermag ich in jenen viel besprochenen Differenzen wirklich keine Schwierigkeit zu erblicken und halte demnach auch heute noch an dem 1872 von mir aufgestellten Satze fest: Urdarm und Urmund sind bei sämmtlichen Metazoen homologe Primitiv-Organe. Dasselbe gilt natürlich auch von den beiden primären Keimblättern, welche die Wand des Urdarms bilden. Ganz ohne Einfluss auf diesen Satz sind, wie gesagt, die späteren Schicksale dieser Primitiv-Organe, welche sich bei den verschiedenen Metazoen sehr verschieden gestalten können.

Ueber diese späteren Schicksale des Urdarms und Urmundes bei den verschiedenen Metazoen gehen bekanntlich die Ansichten der verschiedenen Ontogenisten heutzutage noch so weit auseinander, dass es nutzlos sein würde, dieselben hier sämmtlich aufzuführen und zu discutiren. Offenbar bedarf es hier noch viel ausgedehnterer, vor Allem aber viel genauerer und mit mehr kritischem Urtheil angestellter Beobachtungen. Denn nicht allein bei verschiedenen (oft bei nahe verwandten) Thieren, sondern sogar bei einem und demselben Thiere lauten die Angaben der verschiedenen „exacten“ Beobachter völlig entgegengesetzt. Wir beschränken uns daher auf folgende kurze Bemerkungen.

Der Urmund (*Protostoma, Blastoporus,* Rusconi'scher After, Invaginations-Oeffnung der Gastrula) scheint zu persistiren und sich in den bleibenden Mund zu verwandeln bei den meisten (nicht bei allen!) Zoophyten (Gastraeaden, Spongien, Hydromedusen). Dagegen scheint er frühzeitig im Laufe der Entwicklung zu verschwinden bei den meisten (vielleicht allen?) Bilaterien, d. h. bei den Würmern und den vier höheren typischen Thierstämmen (Mollusken, Echinodermen, Arthropoden, Vertebraten). Sicher scheint es zu sein, dass der Urmund hier nirgends zum bleibenden secundären Munde, zum Nachmunde (*Metastoma*) sich gestaltet; dieser scheint stets durch Neubildung vom Exoderm aus zu entstehen. Dagegen ist es möglich, dass der Urmund der Bilaterien sich bisweilen zum bleibenden After gestaltet.[1])

[1]) Die Verwandlung des Urmundes in den bleibenden After wird z. B. in neuester Zeit mit grosser Bestimmtheit von Ray-Lankester bei Paludina behauptet. Quart. Journ. of microsc. Sc. 1876, Vol. XVI, p. 377.

Jedenfalls entsteht der letztere sehr oft an einer Stelle, welche der früheren Stelle des zugewachsenen Urmundes entspricht oder ihr wenigstens sehr nahe liegt. Für ganz unmöglich halte ich, was gegenwärtig viele Ontogenisten für wahrscheinlich und einige für sicher halten, dass bei verschiedenen Thieren einer natürlichen Klasse der Urmund bald zum bleibenden Munde, bald zum bleibenden After wird, bald verschwindet. So behauptet z. B. Metschnikoff, dass der Urmund bei einigen Seesternen zum bleibenden Munde, bei anderen zum After werde. Damit hören alle Homologien zwischen zwei nächst verwandten Thieren auf.

Der Urdarm (*Protogaster, Archenteron*, Rusconi'sche Nahrungshöhle) scheint nur bei sehr wenigen Metazoen sich in den ganzen bleibenden Darmcanal, den Nachdarm (*Metagaster*) zu verwandeln. Das ist der Fall bei den Gastraeaden, Spongien, Hydromedusen, vielleicht auch bei den niedersten Würmern. Bei sämmtlichen übrigen Bilaterien (sowie bei den Korallen, Ctenophoren [1]) und vielleicht auch noch bei anderen Zoophyten) bildet der Urdarm nur einen Theil, und zwar meistens den mittleren Theil des Nachdarms. Hingegen entsteht der vordere Theil (Schlunddarm) hier wohl immer durch Einstülpung von aussen, aus dem Exoderm, und ebenso entsteht wohl bei den meisten (oder allen?) mit After versehenen der After. Wie weit aber diese beiden secundären Einstülpungen gehen (— die natürlich gar nichts mit der Blastula-Einstülpung zu thun haben [2]) —) ist bei den meisten Metazoen noch ganz unbekannt. Bei vielen dürften sie viel beträchtlicher sein, als man bisher annahm. Bei den Wirbelthieren [3]) dürfte nicht allein die Schlundhöhle, sondern auch

[1]) Bei den Korallen und Ctenophoren ist der sogenannte „Magen" Schlund (vom Exoderm ausgekleidet). Der wahre Magen (Urdarm) ist bei den Korallen die sogenannte „Leibeshöhle", bei den Ctenophoren der „Trichter".

[2]) Kölliker (Entwicklungsgeschichte, II. Aufl. 1876, p. 383) sagt: „Will man die Keimblase (der Säugethiere) 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; und könnte man bei beiden Wirbelthierformen erst viel später in der Einstülpung, die bei der Mundbildung statt hat, vielleicht eine schwache Andeutung der Gastrula finden." Die Antwort auf diese Auffassung enthält der vorige Abschnitt (S. 80—86).

[3]) Bei den Wirbelthieren nimmt man gewöhnlich (seit Remak) an, dass die secundäre Einstülpung des Munddarms nur bis zum Gaumenthor reicht und dass Schlund und Speiseröhre schon zum Urdarm gehören. Indessen sprechen viele neuere Beobachtungen dagegen.

noch die Speiseröhre (— bei den Wiederkäuern vielleicht sogar die drei ersten Magen-Abtheilungen —) zur Exoderm-Einstülpung gehören. Bei den Gliederthieren hat kürzlich Paul Mayer gezeigt, dass wahrscheinlich meistens nur ein sehr kleiner Theil des Mitteldarms, nämlich der nicht von Chitin-Cuticula bedeckte „Chylus-Magen" oder der „eigentliche Magen" dem Urdarm entspricht.[1]) Alles Andere ist secundäre Einstülpung des Exoderms.

Jedenfalls dürfte es künftighin für die klare morphologische Unterscheidung dieser genetisch so verschiedenen Darm-Abtheilungen von Vortheil sein, dieselben durch bestimmtere Bezeichnungen zu markiren, als die bisher üblichen und in sehr verschiedenem Sinne gebrauchten Ausdrücke: Vorderdarm, Mitteldarm und Hinterdarm (oder Munddarm, Magendarm und Afterdarm). Wir acceptiren dafür die von Ray-Lankester vorgeschlagenen Ausdrücke: *Stomodaeum, Mesodaeum, Proctodaeum.* Stomodaeum ist der Schlunddarm, vom *Exoderm* ausgekleidet, Mesodaeum der eigentliche Magendarm oder „Chylusdarm", hervorgegangen aus dem Urdarm, vom *Entoderm* gebildet; Proctodaeum der Afterdarm, ein Product des *Exoderms.*[2])

Dass die beiden primären Keimblätter, die ursprünglich allein den ältesten Metazoen-Körper bildeten, wirklich Primitiv-Organe sind, wird noch vielfach bestritten. So preist es noch jetzt Kölliker[3]) als ein Verdienst Götte's, „Etwas ausgesprochen zu haben, das zwar seit Langem sich vorbereitet, aber doch noch nicht vollkommen zum Durchbruche gekommen war: dass die Keimblätter weder für die Organe, noch für die Gewebe eine besondere einheitliche Bedeutung haben, mit anderen Worten, dass dieselben weder histologische noch morphologische Primitiv-Organe sind." Dieser Satz lässt sich nur für die höheren Thiere vertheidigen, und auch hier nur in einem gewissen Sinne. Für die niederen Thiere und für die ursprünglichen Bildungs-Verhältnisse des thierischen Organismus ist derselbe entschieden unrichtig. Bei unseren Gastraeaden (bei den Physemarien und Dicyemiden), bei den Hydroiden und Spongien, und in weiterer Fassung überhaupt bei den niederen (wenn nicht bei allen) Pflanzenthieren sind die beiden primären Keimblätter noch heute wahre Primitiv-Organe;

---

[1]) Paul Mayer, Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten. Jenaische Zeitschr. für Naturw. 1876, Bd. X, S. 141.

[2]) Ray-Lankester, An account of Haeckel's recent additions to the Gastraea-Theory. Quarterly Journ. of micr. sc. 1876, Vol. XVI, p. 64.

[3]) Kölliker, Entwicklungsgeschichte, II. Aufl. 1876, p. 398.

und dasselbe gilt von der hypothetischen Gastraea, von welcher wir sämmtliche Metazoen (monophyletisch oder auch polyphyletisch) ableiten müssen. Ueberall ist bei diesen niedersten Metazoen das Exoderm das animale Primitiv-Organ, das Organ der Bewegung und Empfindung, der Deckung und Skeletbildung; ebenso ist hier überall das Entoderm (mit der von ihm umschlossenen Urdarmhöhle) das vegetative Primitiv-Organ, das Organ der Nahrungs-Aufnahme, Verdauung, Ausscheidung und wahrscheinlich auch Fortpflanzung. Sowohl jenes animale als dieses vegetative Primitiv-Organ bildet bei allen jenen niedersten Metazoen eine geschlossene morphologische und physiologische Einheit und ist sowohl organologisch als histologisch scharf charakterisirt.

Anders verhält es sich freilich bei den meisten höheren Thieren, wo im Laufe der historischen Entwicklung von Millionen Jahren die verwickeltsten Beziehungen zwischen den verschiedenen Producten der primären Keimblätter eingetreten sind. Nicht allein die Arbeitstheilung, sondern auch der Arbeitswechsel hat hier vielfach die Organe und Gewebe auf das Mannichfaltigste modificirt. Namentlich ist aber der Umstand hier von grösster Bedeutung, dass die Keimblätter vielfach stellvertretend oder vicariirend sich ersetzt und ihre Functionen sich wechselseitig übertragen haben. Alle diese verwickelten Verhältnisse sind aber erst später entstanden, sind secundärer, abgeleiteter Natur. In den primären, ursprünglichen Verhältnissen, wie sie uns die Gastraeaden und Hydroiden bis auf den heutigen Tag bewahrt haben, sind sowohl in physiologischer als in morphologischer Beziehung, sowohl in organologischer als histologischer Bedeutung die beiden primären Keimblätter die wahren Primitiv-Organe des Metazoen-Organismus.

24. Heuristische Bedeutung der Gastraea-Theorie.

Angesichts der verschiedenartigen Beurtheilung, welche die Gastraea-Theorie sowohl bei den Gegnern als bei den Anhängern der Entwicklungslehre gefunden hat, ist es mir hier am Schlusse dieser Studien wohl gestattet, noch einige Worte über die heuristische Bedeutung derselben hinzuzufügen. Unsere Theorie ist mehrfach als ein Complex von Theorien und Hypothesen beurtheilt werden, die sehr verschiedenen Werth und sehr ungleichen Anspruch auf

Geltung haben. Ich lasse mir diesen Ausspruch gern gefallen, zumal ich wohl einsehe, dass ich im Eifer für die Begründung einer monistischen Entwicklungslehre und in dem Bestreben, derselben durch die Gastraea-Theorie ein sicheres einheitliches Fundament zu geben, bisweilen zu weit gegangen bin. Ich lege selbst den mannichfaltigen Folgerungen, welche ich daraus für verschiedene Gebiete der thierischen Morphologie gezogen habe, einen sehr verschiedenen Werth bei, obgleich ich in der generellen Homologie der Gastrula und ihrer beiden primären Keimblätter bei sämmtlichen Metazoen einen festen Kern der Theorie erblicke, der die meisten daraus entwickelten Folgerungen wohl zu verknüpfen und einheitlich zusammen zu halten im Stande ist.

Die wichtigste Folgerung, welche ich aus jener Homologie der Keimblätter für das natürliche System, oder — was dasselbe ist — für die phylogenetische Classification des Thierreichs abgeleitet habe, war die Annahme einer monophyletischen Descendenz aller Metazoen von einer gemeinsamen Stammform, der Gastraea. So wichtig und folgenreich aber auch diese monophyletische Hypothese erscheint, so möchte ich ihr doch zunächst mehr eine heuristische, als eine causale Bedeutung sichern. Denn der Gewinn einer einheitlichen Auffassung der wichtigsten ontogenetischen Processe scheint mir durch die Gastraea-Theorie auf alle Fälle gesichert zu sein, gleichviel ob man daraus die gemeinsame Abstammung sämmtlicher Metazoen von einer einzigen Gastraea folgert oder nicht. Allerdings besteht für diese monophyletische Descendenz-Hypothese jetzt keine theoretische Schwierigkeit mehr. Denn unerschütterlich fest steht die fundamentale Thatsache, dass sich die niederen Thierformen sämmtlicher Stämme, und Thiere der verschiedensten Classen, aus einer und derselben Keimform, aus der palingenetischen *Archigastrula* entwickeln — und ebenso fest steht die ebenso wichtige Thatsache, dass sich die cenogenetischen Keimformen aller anderen Thiere, — alle verschiedenen Formen der *Amphigastrula*, *Discogastrula* und *Perigastrula*, — auf jene ursprüngliche *Archigastrula* direct oder indirect zurückführen lassen. Wenn wir das biogenetische Grundgesetz anerkennen, dürfen wir daraus unmittelbar den Schluss ziehen, dass sämmtliche Metazoen von einer gemeinsamen Stammform, einer der Archigastrula gleichgebildeten Gastraea ursprünglich abstammen. Aber auch wenn man jenes Grundgesetz der organischen Entwicklung nicht anerkennt und wenn man dem

gemäss diesen monophyletischen Schluss nicht zulässt, auch dann wird man zugeben müssen, dass durch die Zurückführung aller der mannichfaltigen Keimformen der Metazoen auf die palingenetische Keimform der *Archigastrula* ein einheitliches „Bildungsgesetz“ für den Metazoen-Keim gefunden sei.

Im letzteren Falle wird man die Homologie aller Gastrula-Formen, und die damit verknüpfte generelle Homologie der beiden primären Keimblätter und des Urdarms, nur als Homomorphie (oder anatomische Homologie) auffassen, im ersteren Falle als Homophylie (oder genetische Homologie) [1]. Wenn die verschiedenen Gastrula-Formen wirklich nur homomorphe wären, und wenn also die verschiedenen Metazoen-Gruppen von vielen ursprünglich verschiedenen und nicht zusammenhängenden Gastraea-Vorfahren abstammten, so würde man annehmen müssen, dass die Existenz-Bedingungen der Urzeit so gleichförmig waren, dass sie überall durch gleichartige Anpassung die werdenden Metazoen-Ahnen in die gleiche Bildungs-Bahn der Gastraea drängten. Wenn man hingegen mit uns annimmt, dass sämmtliche Gastrula-Formen homophyletisch sind, so erklärt sich ihre genetische Homologie (— oder Homophylie —) sehr einfach durch Vererbung von einer gemeinsamen Stammform. Beide Hypothesen lassen sich mit Gründen stützen; doch scheint mir die letztere einfacher und natürlicher als die erstere.

Gegen die Homophylie — oder die wahre genetische Homologie — sämmtlicher Gastrula-Formen ist neuerdings wieder mehrfach der Einwurf erhoben worden, dass dieselben auf ganz verschiedene Weise entstünden, bald durch Delamination, bald durch Invagination, und im letzteren Falle bald durch Entobolie, bald durch Epibolie. Dass die letzteren beiden Formen nur verschiedene Modificationen eines und desselben Processes sind, habe

---

[1]) „Homophylie nenne ich die wirklich phylogenetisch begründete Homologie, im Gegensatze zur Homomorphie, welcher die geneologische Begründung fehlt“. Monographie der Kalkschwämme, Bd. I, S. 462. Diese beiden verschiedenen Modi der Homologie, welche ich mit den angeführten Worten 1872 unterschieden habe, fallen nicht zusammen mit denjenigen Modalitäten der Homologie, welche Ray-Lankester 1870 als Homogenie und Homoplasie, neuerdings aber H. Ihering als Homogenie und Homoeogenie unterschieden hat. Ich werde darauf bei einer andern Gelegenheit ausführlich zurückkommen. Vergl. Annals and Mag. of nat. hist. 1870, Vol. VI, p. 34, 113, 342; und Ihering, Phylogenie der Mollusken. 1877

ich schon früher gezeigt. Wenn der Nahrungsdotter fehlt oder unbedeutend ist, so erscheint die Gastrulabildung in der ursprünglichen Form, als Einstülpung oder Invagination der Blastula (Entobolie); dieselbe tritt aber unter dem Bilde der „Umwachsung" (Epibolie oder Circumcrescenz) auf, wenn der Nahrungsdotter sehr gross wird. Was aber ferner die Entstehung der Gastrula durch Delamination oder Abspaltung (Flächenspaltung des Blastoderms in zwei Schichten) betrifft, so hat sich neuerdings immer klarer herausgestellt, dass dieser Vorgang äusserst selten — wenn überhaupt vorhanden ist. [1]) Und in diesen sehr wenigen Fällen dürfen wir annehmen, dass ein cenogenetischer Process vorliegt, der erst secundär aus dem palingenetischen Processe der Invagination entstanden ist. Ray-Lankester hat diesen Punkt zu verschiedenen Malen so gründlich und umsichtig erörtert, dass ich hier einfach auf seine ausführliche, mehrfach citirte Darstellung verweisen kann. Ich nehme daher mit Ray-Lankester an, dass die Gastrula ursprünglich überall durch Invagination der Blastula entstanden ist, und schliesse nach dem biogenetischen Grundgesetze, dass ebenso ursprünglich die Stammform der *Gastraea* aus der vorhergehenden Ahnen-Stufe der *Planaea* (oder *Blastaea*) entstanden ist.

Durch diese Auffassung gewinnt natürlich die monophyletische Gastraea-Hypothese wesentlich an Wahrscheinlichkeit, und wir können eigentlich keinen einzigen Grund mehr gegen die Annahme finden, dass wirklich alle Metazoen ursprünglich von einer Gastraea abstammen. Aber selbst wenn diese monophyletische Hypothese der Wahrheit nicht entspräche, so würde sie zunächst schon bloss als heuristisches Princip von hohem Werthe sein. Ich möchte bei dieser Gelegenheit ausdrücklich hervorheben, welchen unschätzbaren Werth für unsere morphologische Erkenntniss die phylogenetischen Hypothesen (ganz abgesehen von ihrer realen Sicherheit) als heuristische Principien besitzen. Bekanntlich hat man während der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts überall in der vergleichenden Anatomie und Physiologie mit grösstem Vortheil und Erfolge als heuristisches Princip die Teleologie verwerthet, obwohl dieselbe bloss auf anthro-

---

[1]) Augenblicklich liegt eigentlich nur noch ein einziger Fall vor, in dem wirklich die Gastrula durch Delamination, nicht durch Invagination entstehen soll; das ist die *Geryonia* nach Fol; aber bei derselben Meduse behauptet Kowalevsky, die Invagination gesehen zu haben!

pomorpher Imagination beruhte und jetzt als wirkliches Erklärungs-Princip allgemein verlassen ist. Um wie viel mehr muss es gestattet sein, sich als heuristischer Principien der phylogenetischen Hypothesen zu bedienen, die in irgend einer Form jedenfalls richtig sind. Zunächst ist hier aber unter den verschiedenen möglichen und gleichberechtigten Hypothesen jedenfalls die einfachste die beste, und schon aus diesem Grunde ziehe ich die monophyletische Gastraea-Hypothese jeder polyphyletischen Annahme vor.

Welchen ausserordentlichen Werth als heuristisches Princip die monophyletische Descendenz-Hypothese besitzt, zeigt vielleicht kein Thierstamm klarer, als derjenige der Wirbelthiere. Wenn es irgend eine grössere Thiergruppe gibt, deren monophyletische Abstammung wir schon heute mit voller Gewissheit behaupten können, so ist es sicher das Phylum der Vertebraten. Der reiche empirische Urkundenschatz, den uns hier vor allen die greifbaren Thatsachen der Palaeontologie, demnächst die zusammenhängenden Argumente der vergleichenden Anatomie und endlich die nicht minder werthvollen Erscheinungen der vergleichenden Ontogenie zu Gebote stellen, spricht so laut und deutlich, dass wir mit voller Sicherheit die gemeinsame Abstammung aller Wirbelthiere von einer einzigen gemeinsamen Stammform, einem „Urwirbelthier", annehmen dürfen. Wie ich nach meiner subjectiven Auffassung mir diese monophyletische Descendenz der Vertrebraten vorstelle, habe ich in der Anthropogenie (III. umgearbeitete Auflage 1877), gestützt vor allen auf Gegenbaur's classische Untersuchungen, ausführlich dargethan. Mögen nun die dort entwickelten Descendenz-Hypothesen zum grösseren Theil richtig sein oder nicht, so habe ich damit doch jedenfalls auf diesem schwierigen und dunkeln Gebiete einen ersten Versuch gemacht, der als heuristische Hypothese die nachfolgenden besseren Versuche eine Zeit lang leiten wird. Jedenfalls stimmen die competentesten und urtheilsfähigsten Fachgenossen heute darin überein, dass die gemeinsame Abstammung aller Wirbelthiere, vom Amphioxus bis zum Menschen hinauf, auf irgend einem Wege gesucht werden muss. [1])

[1]) Die monophyletische Descendenz aller Vertrebraten ist so einleuchtend, dass (meines Wissens) noch kein einziger ernstlicher und nennenswerther Versuch gemacht worden ist, das Phylum der Wirbelthiere in mehrere verschiedene Phylen zu zerlegen und von gänzlich verschiedenen,

Wenn das nun der Fall ist, so ergiebt sich für die vergleichende Ontogenie der Wirbelthiere sofort die bestimmte Aufgabe, alle verschiedenen Keimungs-Formen derselben auf eine und dieselbe ursprüngliche Keimungs-Form zurückzuführen. Nur eine Keimungsform kann die ursprüngliche, palingenetische sein; alle anderen müssen abgeleitete, cenogenetische sein. Und welche unter allen den zahlreichen und so weit divergirenden Keimungs-Formen der Vertebraten jene eine ursprüngliche Form ist, das liegt seit zehn Jahren, seit Kowalevsky's epochemachender Entdeckung, klar auf der Hand. Der archiblastische Amphioxus zeigt uns noch heute in der Bildung seiner palingenetischen Archigastrula (entstanden durch Invagination der Archiblastula) die ursprüngliche Art und Weise, in der sich die ältesten Wirbelthiere (gleich den niedersten wirbellosen Thieren) aus dem Ei entwickelt haben. Es ist also klar, dass wir alle übrigen heute existirenden Keimformen der Wirbelthiere in irgend einer Art auf jene Gastrula zurückzuführen und durch Invagination einer Blastula entstanden denken müssen. Damit ist aber für die vergleichende Keimesgeschichte der Wirbelthiere ein heuristisches Princip von grösster Tragweite gefunden.

Wie viel Mühe und Arbeit, wie viel Streit und Verwirrung wäre der vergleichenden Ontogenie der Vertebraten erspart worden, wenn man jene einfache Reflexion sich angeeignet und auf Grund der Gastraea-Theorie nach einem einheitlichen Zusammenhang der verschiedenen Keimungsformen der Wirbelthiere gesucht hätte. Statt aber diesen Zusammenhang zu suchen, haben sich die meisten Embryologen nur um das eine Wirbelthier bekümmert, dessen Ontogenie sie gerade „exact" untersuchten, und sowohl

---

wirbellosen Stammformen abzuleiten. Nur Carl Semper blieb es vorbehalten, in neuester Zeit die merkwürdige Entdeckung zu machen, dass das wichtigste (und nächst dem Menschen interessanteste) aller Wirbelthiere, dass der Amphioxus kein Wirbelthier ist, sondern ein Descendent der „Protomollusken", ein nächster Verwandter der Brachiopoden und Bryozoen! (Semper, Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen, 1875, S. 59 ff.) Diese und ähnliche phylogenetische Speculationen von Semper sind so flacher und seichter Natur, dass sie nicht erwähnt zu werden verdienten, wenn sie nicht durch ihr anspruchsvolles und unfehlbares Auftreten eine gewisse Geltung erlangt hätten. Nur durch Semper's Mangel an gründlicher vergleichend-anatomischer Bildung und logischer Schulung lassen sich seine verkehrten Einfälle entschuldigen.

den Amphioxus, wie die übrigen Vertebraten ganz ausser Acht gelassen. Da ist es denn freilich kein Wunder, wenn nicht nur alle möglichen, sondern auch verschiedene unmögliche Hypothesen als „exacte Beobachtungen“ sich geltend machten, und schliesslich zu dem Resultate führten, dass nicht nur die verschiedenen Wirbelthiere, sondern auch verschiedene Exemplare einer und derselben Vertebraten-Species ganz verschiedene Keimungs-Formen besässen!

Dieses eine Beispiel mag genügen, um die heuristische Bedeutung der Gastraea-Theorie zu erläutern. Weit entfernt, mit derselben unsere phylogenetischen Forschungen in eine dogmatische Richtung drängen zu wollen, wünschte ich zunächst nur für den Angriff ihrer höchst schwierigen und verwickelten Aufgaben eine feste einheitliche Basis zu gewinnen. Wie weit es gelingen wird, bei weiterem Ausbau unserer Theorie ihre Folgerungen zu bestätigen und ihren heuristischen Werth in einen causalen zu verwandeln, das lässt sich heute natürlich weder in günstigem noch in ungünstigem Sinne vorhersagen. Wenn mir aber meine Gegner vorwerfen, dass die Gastraea-Theorie „zu philosophisch“ und „zu wenig empirisch“ sei, so darf ich mich gegen diesen Vorwurf wohl mit denselben Worten vertheidigen, mit denen vor 111 Jahren Caspar Friedrich Wolff seine grundlegende Theorie der Epigenesis in Schutz nahm: „Wer eine Sache nicht aus der Erfahrung unmittelbar, sondern aus ihren Gründen und Ursachen erkennt, wer also durch diese, nicht durch die Erfahrung, gezwungen wird, zu sagen: „„Die Sache muss so und sie kann nicht anders sein, sie muss sich nothwendig so verhalten, sie muss diese Eigenschaften haben, und andere kann sie nicht haben““ — der sieht die Sache nicht nur historisch, sondern wirklich philosophisch ein, und er hat eine philosophische Kenntniss von ihr. Eine solche philosophische Erkenntniss von einem organischen Körper, die von der bloss historischen sehr verschieden ist, wird unsere Theorie der Generation sein!“

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1877

Band/Volume: NF_4

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

Artikel/Article: Nachträge zur Gastraea-Theorie. 55-98