



**HAL**  
open science

## Vergleichend-embryologische Studien. 3. Ueber die Gastrula einiger Metazoen

Elie Metchnikoff

► **To cite this version:**

Elie Metchnikoff. Vergleichend-embryologische Studien. 3. Ueber die Gastrula einiger Metazoen. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1882, 37, pp.286-313. pasteur-00538555

**HAL Id: pasteur-00538555**

**<https://pasteur.hal.science/pasteur-00538555>**

Submitted on 22 Nov 2010

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## Vergleichend-embryologische Studien.

Von

Elias Metschnikoff.

---

Mit Tafel XIX und XX.

---

### 3) Über die Gastrula einiger Metazoen.

Obwohl die vergleichende Embryologie der Thiere in ihren allgemeineren Spekulationen von der Lehre über die Keimblätter der Wirbelthiere ausgegangen ist, musste sie doch bald den umgekehrten Weg antreten und die ersten Phasen der Keimblätterbildung bei den niedersten mehrzelligen Organismen in Angriff nehmen. Es musste gerade im Bereiche der niederen Metazoen ein fester Boden für das Verständnis der primitiven Organe gewonnen werden, worunter selbstverständlich der Darmkanal, als einer der ältesten und der am meisten verbreiteten Körperbestandtheile eine hervorragende Rolle einnahm.

Im Jahre 1847 beschrieb DERBÈS<sup>1</sup> die Larvenbildung bei *Echinus esculentus* und erwähnte unter Anderem ein Stadium, welches einen doppelten Sack mit einer Hautschicht und einem nach außen offenen Blinddarme repräsentirte. Diese auf der Fig. 44 bei DERBÈS abgebildete Larvenform bekam ein Vierteljahrhundert später durch HAECKEL den Namen Gastrula, welcher bald in der ganzen Gelehrtenwelt adoptirt wurde. Während nun DERBÈS glaubte, dass die Öffnung der Darmanlage den Mund repräsentire, zeigte im Jahre 1849 AUGUST KROHN<sup>2</sup>, dass dieselbe dem künftigen After des Pluteus entspricht. Außerdem hat derselbe Forscher zum ersten Male die Bildungsweise der Darmanlage beschrieben, welche gegenwärtig als embolische Invagination bezeichnet wird. »Es hat nun ganz den Anschein — sagt unser Verfasser — als

<sup>1</sup> Annales des sciences naturelles. 3<sup>e</sup> Serie. Bd. VIII. p. 94 ff. und Taf. V, Fig. 43—45.

<sup>2</sup> Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Seeigellarven. Heidelberg 1849. p. 48.

bilde sich diese Grube (die erste Darmanlage) dadurch, dass die Haut sich allmählich in die Leibeshöhle einsackt oder einwärts stülpt. Die Einsackung senkt sich immer tiefer in die Leibeshöhle hinab, und zieht sich auf diese Weise in einen Kanal aus, der endlich die dem spitzen Pole zugekehrte Portion der Leibeshöhlenwandung erreicht. Der so entstandene, mitten durch die Leibeshöhle sich erstreckende Blindsack ist nichts weiter als das Rudiment des Nahrungsschlauches, während der Rand oder Umkreis der ursprünglichen Grube zu einer in den Kanal führenden Öffnung geworden ist, welche den After darstellt.« Im Jahre 1851 fand Busch<sup>1</sup> die Gastrula bei *Asteracanthion glaciale* und *Echinocidaris neapolitanus*, nur hielt er irrtümlich die Einstülpungsöffnung für den Mund. In demselben Jahre beschrieb KROHN<sup>2</sup> junge *Auricularien* mit der schlauchförmigen, durch eine Afteröffnung ausmündenden Darmanlage und hob bereits die große Übereinstimmung solcher Stadien mit jungen Seeigellarven hervor. Somit war die Gastrula für drei Hauptklassen des Echinodermotypus festgestellt. Der letztgenannte Forscher konnte einige Jahre später<sup>3</sup> eine ganz ähnliche Larvenform auch bei einem Coelenteraten (*Pelagia noctiluca*) beobachten. Bei dieser Meduse fand er zweischichtige Embryonen mit einem blindgeschlossenen Magen und Mundöffnung. KROHN beschränkte sich bloß auf die Beschreibung solcher Stadien, ohne auf die Ähnlichkeit derselben mit den von ihm selbst bei Echinodermen gefundenen Larvenformen Rücksicht zu nehmen. — Auch bei einigen anderen Repräsentanten des Coelenteratentypus hat sich eine Gastrula erwiesen. So beschrieb COBBOLD<sup>4</sup> noch im Jahre 1853 bei *Actinia mesembryanthemum* einen sackförmigen Embryo, ohne indessen die denselben zusammensetzenden Blätter näher bezeichnet zu haben. Im Anfange der sechziger Jahre ist das Gastrulastadium von ALEXANDER AGASSIZ bei *Asteracanthion berylinus* näher untersucht worden und wurde dann auch bei verhältnismäßig so hoch stehenden Formen wie den Lungenschnecken von LEREBOLLET entdeckt.

Die erwähnten Beispiele von Gastrulae standen aber als isolirte Thatsachen und dabei im grellen Widerspruch mit der hauptsächlich an Wirbelthieren gewonnenen Ansicht über die Keimblätterbildung, sie blieben somit ohne Bedeutung für die vergleichende Embryologie bis es KOWALEVSKY gelang nachzuweisen, dass eine Gastrula auch dem

<sup>1</sup> Beobachtungen über Anatomie und Entwickl. einiger wirbellosen Seethiere. 1851. p. 84, 89.

<sup>2</sup> Archiv für Anatomie und Physiologie. 1854. p. 347. Taf. XIV, Fig. 2, 3.

<sup>3</sup> Archiv für Anatomie und Physiologie. 1855. p. 498. Taf. XX, Fig. 4—5.

<sup>4</sup> Annals and Magazine of Natural history. Vol. XI. 1853. p. 422.

niedersten Wirbelthiere und vielen Wirbellosen zukommt. Außer Amphioxus, hat er sie bei Cereanthus, Lineus, Phoronis, Sagitta, Ascidien, Aurelia und beim Regenwurm nachgewiesen, so dass er bereits im Jahre 1866 die Überzeugung aussprach, »dass dieser Modus der Entwicklung (d. h. Darmbildung durch Einstülpung) sehr verbreitet ist und wahrscheinlich allen Thieren zukommt, die eine Segmentationshöhle besitzen«<sup>1</sup>. Im darauf folgenden Jahre äußerte KOWALEVSKY dieselben Ansichten in noch präciserer Weise. So sagt er<sup>2</sup>: »Bei allen von mir hier erwähnten Embryonen (Amphioxus, Phoronis, Limnaeus, Asteracanthion, Ophiura, Echinus, Sagitta, Ascidia, Escholtzia, Cestum, Sepiola) geht die Bildung der beiden erwähnten Schichten oder Blätter (der äußeren und inneren) ganz auf dieselbe Weise vor sich. Bei allen bildet sich nach der Theilung des Dotters eine Furchungshöhle und eine sie umgebende Schicht von Zellen — das Blastoderm, welches sich von einer Seite einstülpt und die erste Anlage des Darmkanals bildet; bei allen hier erwähnten Thieren geht die Furchungshöhle oder der Nahrungsdotter, welcher die letzte ausfüllt, in die Leibeshöhle des künftigen Thieres über, die Öffnung, welche von der Einstülpung bleibt, wird zum Anus, und endlich bildet sich die Mundöffnung durch die Verschmelzung der Wände der eingestülpten Zellenschicht und der Wände des Körpers und durch die Bildung einer Öffnung an dieser Stelle. — Die Reihe dieser zusammengestellten Thatsachen giebt uns schon ein gewisses Recht, in der beschriebenen Bildung einen Grundplan, wenigstens für sehr viele Formen, zu sehen.« In demselben Jahre vertheidigte KOWALEVSKY eine Inauguralthese (Nr. 2), nach welcher »der Darmkanal bei Thieren, deren Eier eine totale Furchung durchlaufen, sich durch Einstülpung bildet«. In seiner Überzeugung von der typischen Ähnlichkeit sämtlicher Gastrulae, glaubte KOWALEVSKY entschieden, dass die Einstülpungsöffnung nicht in den Mund, sondern in den After des definitiven Thieres übergeht. Er ging in dieser Beziehung so weit, dass er in seiner Doktor-dissertation über Phoronis<sup>3</sup> den Nachweis zu liefern glaubte, dass auch bei diesem Thiere die Einstülpungsöffnung zum Anus wird, resp. dass der vordere kappentragende Körperabschnitt der Actinotrocha den analen Theil der Larve repräsentirt. Nachdem nun diese Angabe zurückgewiesen und es zugleich festgestellt wurde, dass bei Phoronis die Ein-

<sup>1</sup> Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. de l'Acad. de S. Petersb. X. Nr. 15. 1866. p. 5.

<sup>2</sup> Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mém. de l'Acad. de S. Petersb. XI. Nr. 44. 1867. p. 5.

<sup>3</sup> Анатомія и исторія развитія Phoronis, in Зап. Акад. Наукъ. Прилож. Nr. 1. 1867. p. 24.

stülpungsöffnung in die Mundöffnung der Larve übergeht, verfiel KOWALEVSKY ins andere Extrem und behauptete sogar, dass ein solcher Übergang auch bei *Pentacta doliolum* stattfindet<sup>1</sup>. Damit hat er jedenfalls zugestanden, dass die früher von ihm angenommene große Übereinstimmung der Gastrulae in Wirklichkeit nicht existirt. Auch fand er, dass bei einigen Thieren, wie *Lumbricus*, die Einstülpungsöffnung (oder Blastopor, wie man sie jetzt bezeichnet) in die innere Pharyngealmündung übergeht, während dieselbe bei anderen den definitiven After darstellt. Seine früheren Angaben über den Übergang des Blastoporus in die Anusöffnung bei *Amphioxus*, *Sagitta* und *Ascidien* berichtigte er selbst, indem er konstatiren konnte, dass derselbe bei diesen Thieren verwächst, während der definitive After eine Neubildung darstellt.

Bei der weiteren Verfolgung seiner embryologischen Aufgaben machte KOWALEVSKY die wichtige Entdeckung, dass bei *Euaxes*, wo sich das Entoderm nicht durch Invagination bildet, es auf eine Weise entsteht, welche mit diesem Modus die größte Ähnlichkeit zeigt. »Die Umwachsung der Darmdrüsenzellen bei *Euaxes* — sagt er<sup>2</sup> — können wir wohl mit demselben Prozesse bei den *Lumbricineen* und der *Sagitta* vergleichen, nur erlaubte die starke Entwicklung des unteren Blattes derselben nicht sich einzustülpen und die Zellen des oberen Blattes müssen die großen unteren umwachsen. Mit einem Worte, die Umwachsung der großen Zellen des Darmdrüsenblattes bei *Euaxes* und die Einstülpung bei den *Lumbricineen* sind nur als verschiedene Extreme, als Stufen eines und desselben Processes anzusehen.«

Wenn wir auf der einen Seite gesehen haben, dass KOWALEVSKY seine ursprüngliche Ansicht über das gleiche Schicksal des Blastoporus aufgeben musste, so musste er auf der anderen Seite selbst seine früher aufgestellte Ansicht über den gleichen Modus der Entodermbildung bei den Thieren mit totaler Furchung fallen lassen. Noch im Jahre 1868 machte er die Beobachtung<sup>3</sup>, dass bei *Eucope* die Entodermzellen durch Ablösung vom Blastoderm entstehen, ohne dass dabei eine Invagination zu Stande kommt, und etwas später kamen noch andere Untersuchungen hinzu, welche die Überzeugung von einem Allgemeinherrschen der Invagination erschütterten.

Aus dem Gesagten sehen wir, dass KOWALEVSKY auf dem besten Wege war, sämmtliche Erscheinungen der Entodermbildung einem

<sup>1</sup> Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien. Mém. de l'Acad. de S. Petersb. Bd. XI. Nr. 6. 1867. p. 4.

<sup>2</sup> Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. de l'Acad. de S. Petersb. Bd. XVI. Nr. 12. 1871. p. 28.

<sup>3</sup> Göttinger Nachrichten. 1868. Nr. 7. p. 155.

allgemeinen Gesetze unterzuordnen, dass aber der Drang der Thatsachen ihn stets darin verhinderte. Nachdem er einen vergeblichen Versuch machte, die Invagination bei einigen niederen Coelenteraten, wie Siphonophoren und Geryoniden zu konstatiren, musste man wohl einsehen, dass gerade in diesem niedersten und wohl primitivsten Thierstamme eine leicht zu findende allgemeine Regel für die Entodermbildung nicht existirt. In seiner reichhaltigen Abhandlung: »Beobachtungen über die Entwicklung der Coelenteraten<sup>1</sup>« giebt er sogar keinen allgemeinen Überblick, obwohl er im Anfange derselben (p. 43) einen solchen verspricht.

Viel geringer mussten alle hervorgehobenen Hindernisse den Augen HAECKEL's erscheinen, indem er keinen Anstand nahm auf Grund der Untersuchungen von KOWALEVSKY und einiger anderen Embryologen, zum Theil auch mit Unterstützung weniger eigener, sehr flüchtiger Beobachtungen, seine nunmehr genug bekannte Gastraeatheorie zu proklamiren<sup>2</sup>. Den 1866 von KOWALEVSKY ausgesprochenen, in seinen letzteren Arbeiten aber nicht mehr wiederholten Satz über die vollkommene Übereinstimmung sämmtlicher Gastrulae, nimmt HAECKEL, nur in einer noch bestimmteren Weise, wieder auf. So sagt er im Jahre 1874: »Die Annahme dieser Stammform (Gastraea) . . . ist fest begründet durch die Homologie oder die morphologische Identität der Gastrula bei den verschiedensten Thierstämmen« (p. 20). Diese Identität wird freilich durch Nichts bewiesen; es wird nicht einmal auf die Angaben über das verschiedene Schicksal des Blastoporus Rücksicht genommen. Bei der Besprechung der Bedeutung der Gastraeatheorie für die Homologie der Typen schiebt zwar HAECKEL die Bemerkung ein: »Die ursprüngliche Mundöffnung der Gastrula scheint sich nur auf die Zoophyten und vielleicht auf einen Theil der Würmer vererbt zu haben. Sie scheint sich noch in dem RUSCOM'schen After der Vertebraten zu wiederholen (p. 42).« Er lässt dabei aber unerwähnt, dass der Blastoporus, nach übereinstimmenden Angaben von KROHN, AGASSIZ, HENSEN, KOWALEVSKY und mir in den After der Echinopaedien übergeht, was natürlich die angenommene »Identität« sämmtlicher Gastrulae sehr abschwächen musste. In dieser Beziehung, so wie in Betreff mancher anderen Hauptthesen der Theorie steht HAECKEL auf dem Standpunkte früherer Arbeiten KOWALEVSKY's aus dem Jahre 1866 und 1867, ohne auf seine späteren berichtigenden Angaben Rücksicht genommen zu haben. So stellt er die Delamination ganz in den Hintergrund und macht sogar den Versuch, diesen Bildungsmodus als nicht erwiesen zu betrachten. Aus den späteren Arbeiten

<sup>1</sup> Извѣстія Общества Любителей Естественнаго. Москва 1873.

<sup>2</sup> Biologische Studien. II. Studien zur Gastraeatheorie. Jena 1877.

KOWALEVSKY'S entlehnt HAECKEL vor Allem die oben angeführte Ansicht über die durch starke Ausbildung des Nahrungsdotters hervorgerufene Modifikation in der Entodermbildung bei Euaxes und erweitert dieselbe zur Lehre über die Amphigastrula. Auf eigenen Füßen steht HAECKEL in seiner Theorie der Disco- und Perigastrula, wobei aber zu bemerken ist, dass diese Embryonalformen etwas durchaus Heterogenes darstellen, wie es zum Theil bereits von BALFOUR<sup>1</sup> nachgewiesen worden ist.

Obwohl nun die Gastraeatheorie HAECKEL'S im Ganzen unter dem Niveau der Embryologie der siebziger Jahre stand, so übte sie doch als eine Popularisirung der Schriften KOWALEVSKY'S (wobei verschiedene Schwerpunkte umgangen wurden) einen um so größeren Einfluss, als die damalige Wissenschaft noch keine abgerundete embryologische Theorie besaß. Es entstand, namentlich in der deutschen Litteratur, eine ganze Reihe Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge verschiedenster Thiere, wobei natürlich die von HAECKEL nicht ganz berücksichtigten Hindernisse bald mit neuer Kraft auftauchen mussten. Die Frage über das Schicksal des Blastoporus spielte in dieser Beziehung die hervorragendste Rolle. Nachdem es von mehreren Seiten bemerkt worden war, dass, so lange der Blastoporus bei verschiedenen Thieren die verschiedenartigste Bedeutung hat, es unmöglich ist eine wirkliche Homologie sämtlicher Gastrulae anzunehmen, machten BÜTSCHLI und HATSCHEK (1876) den Versuch, diese Schwierigkeit zu überwinden. Der erstere sprach die Vermuthung aus<sup>2</sup>, »dass die Einstülpungsöffnung der hypothetischen Gastraeathiere, welche die Urahnen sämtlicher Metazoen vorstellen sollen, nicht allein physiologisch, sondern auch morphologisch der Mund- und Afteröffnung der Metazoen entspreche. Das heißt, dass sich Mund- und Afteröffnung ursprünglich durch Differenzirung der einfachen Gastraeaöffnung gebildet, sich etwa durch theilweise Verwachsung der Ränder der einfachen Gastraeaöffnung hervorgebildet hätten.« Diese Annahme wird von BÜTSCHLI für den speciellen Fall des verschiedenen Schicksales des Blastoporus bei Gastropoden verwendet. HATSCHEK hat eine ähnliche Ansicht in einer viel allgemeineren Weise und in Beziehung auf sämtliche Bilaterien durchgeführt<sup>3</sup>. Nach ihm schließt sich der Gastrulamund längs einer Linie — Gastrularaphe — welche der Mittellinie der späteren Neuralseite des Thieres entspricht. Im Allge-

<sup>1</sup> Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von VETTER. Bd. II. 1881. p. 306.

<sup>2</sup> Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Diese Zeitschrift. Bd. XXIX. 1877. p. 231.

<sup>3</sup> Beiträge zur Entwicklungsgesch. und Morphol. der Anneliden. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Bd. LXXIV. 1877. p. 446 ff.

meinen erfolgt diese Schließung von hinten nach vorn, so dass von dem Anfangs sehr großen Blastoporus nur ein kleiner Rest in den Mund übergeht. In einigen Fällen verwächst der Gastrulamund vollständig. Nach dieser Theorie soll die Gastrula der Bilaterien von Anfang an oder wenigstens sehr frühe einen bilateralen Bauplan zeigen, welcher sich namentlich in der schlitzförmigen Gestalt des Blastoporus manifestiren soll. Bei dieser Fragestellung ist zum ersten Male ausdrücklich auf die hohe Bedeutung der Untersuchung des Bauplanes früherer Embryonalstadien hingewiesen worden, was an sich schon einen großen Fortschritt in der vergleichenden Embryologie bezeichnete. In seinen Specialarbeiten suchte HATSCHKE seine theoretischen Ansichten näher zu begründen. In der Verfolgung des bilateralen Bauplanes kam er zu dem Schlusse<sup>1</sup>, dass derselbe bereits in der Eizelle »bei allen bilateralen Thieren seinen Ausdruck finde«. Obwohl er annimmt, dass die Bilaterien »von einer einachsigen Gastraea abstammen«, so vermuthet er doch, »dass bei allen Bilaterien nicht nur die Gastrula, sondern auch die Keimblase, die Furchungsstadien und selbst die Eizelle bilateral gebaut seien«. Einen schlitzförmigen Blastoporus beobachtete er bei *Pedicellina*<sup>2</sup> und Anneliden<sup>3</sup>. In seiner letzten Arbeit über *Amphioxus* scheint HATSCHKE That-sachen wahrgenommen zu haben, welche mit den Forderungen seiner Theorie nicht gut übereinstimmen. So konnte er die bilaterale Symmetrie erst »von dem Stadium der vollendeten Einstülpung an erkennen«<sup>4</sup>. Die früheren Invaginationsstadien (Fig. 22, 23) versucht er selbst nicht unter den bilateralen Bauplan unterzubringen und auch die späteren Gastrulae lassen sich nur in gewissem Sinne als bilaterale auffassen. Die bilaterale Symmetrie des flachen Gastrulastadiums erkennt HATSCHKE »bei der Profilansicht und der Unregelmäßigkeit der Wölbung«, so wie auch »bei Betrachtung des Embryo vom Gastrulamunde aus, wobei der Umriss nicht als ein kreisrunder, sondern etwas oval erscheint« (p. 30). Leichte Unregelmäßigkeiten der Wölbung kommen überaus häufig vor ohne eine scharfe Bilaterie anzudeuten, der »etwas ovale« Blastopor ist aber durchaus nicht ein Zeichen des bilateralen Bauplanes, da er als Regel bei den zweistrahligem Thieren, z. B. Ctenophoren, vorkommt. Auch ist hier hervorzuheben, dass wir bei HATSCHKE vergebens nach Abbildungen der

<sup>1</sup> Über Entwicklungsgesch. von *Teredo*. Arbeiten aus dem zool. Institut in Wien. Bd. III. 1880. p. 26.

<sup>2</sup> Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. Diese Zeitschrift. Bd. XXIX. 1877. p. 526.

<sup>3</sup> Studien über Entwicklungsgesch. der Anneliden. Arbeiten des zool. Inst. zu Wien. Bd. I. Heft 3. 1878. p. 4.

<sup>4</sup> Studien über Entwicklung des *Amphioxus*. Arbeiten aus dem zool. Inst. in Wien. Bd. IV. 1884. p. 28.

älteren Amphioxusembryonen von der Gastralfläche aus suchen werden, welche doch außerordentlich wünschenswerth wären um sich ein Urtheil über seine Ansichten von der Gastrulaschließung zu bilden.

Während einige Gastraeatiker, wie z. B. RABL<sup>1</sup>, die wichtigste Frage in der Morphologie der Gastrula noch für unerledigt halten, glauben andere Anhänger der Theorie, wie z. B. die Gebrüder HERTWIG, dass sie »uns für den zweiblätterigen Zustand des Keimes volles Verständnis errang«<sup>2</sup>. An diesem Glauben festhaltend, erachteten sie wahrscheinlich es auch für unnöthig eine genauere Auskunft über die Gestalt und Schließung des Blastoporus bei den von ihnen untersuchten Chaetognathen zu geben, obwohl dieser Punkt unstreitig die wichtigste von KOWALEVSKY und BÜTSCHLI in ihren Untersuchungen dieser Thiere gelassene Lücke bildet. Unter den Abbildungen über die Sagittaentwicklung, von denen viele uns um keinen Schritt weiter führen, findet man bei O. und R. HERTWIG keine einzige, auf welcher der ganze Blastoporus zu sehen wäre.

Aus diesem kurzen Überblick ist wohl genug zu ersehen, dass die Morphologie des so wichtigen Embryonalstadiums, wie es die Gastrula ist, noch weit entfernt ist vollständig aufgeklärt zu sein. So lange dies aber der Fall ist, bleibt es unmöglich, sich einen Begriff über die phylogenetische Bedeutung dieser Embryonal-, resp. Larvenform zu machen. Aus diesem Grunde habe ich eine Reihe Beobachtungen unternommen, wobei ich natürlich den möglichst ursprünglichen Gastrulaformen, d. h. den sog. Archigastrulae, vor Allem meine Aufmerksamkeit widmen musste. Zunächst habe ich die Gastrula der Echiniden untersucht, aus dem Grunde, weil die Echinodermengastrula in mancher Hinsicht ganz besonders typisch erscheint. Aus dem Wurmtypus wählte ich verhältnismäßig so ursprüngliche Formen wie *Lineus*, *Polygordius*, *Phoronis* und ging dann zu einfachen Ascidien über, deren Gastrula bereits mehrmals untersucht worden ist. Die Untersuchungen sind zum größten Theile auf der zoologischen Station in Neapel im Winter 1880, zum Theile aber (*Lineus*) in Messina und (*Polygordius*) in Odessa angestellt worden.

Ich gehe nun zur speciellen Darstellung meiner Ergebnisse über, wobei ich mit *Echinus miliotuberculatus* beginne. Über die Entwicklung dieser Echinide (freilich unter dem Namen *Echinus miliaris*) hat im Jahre

<sup>1</sup> Über die Entwicklung der Tellerschnecke. *Morphol. Jahrbuch.* Bd. V. 1879. p. 607.

<sup>2</sup> Die Coelomtheorie. *Jenaische Zeitschr.* Bd. XV. 1884. p. 4.

1879 SELENKA<sup>1</sup> berichtet, ohne auf die uns hier besonders interessirende Hauptfrage des Blastoporus speciell Rücksicht genommen zu haben. Die erste Differenzirung der Keimblätter beginnt bei dem genannten Seeigel, wie bei so vielen anderen Thieren, mit einer Verdickung der unteren Blastodermzellen, welche in Gestalt verlängerter mehrseitiger Prismen erscheinen und ganz allmählich in kürzere Elemente des übrigen Blastoderms übergehen. Bevor nun die verdickten Zellen sich einzustülpen anfangen, erzeugen sie bekanntlich eine Anzahl Wanderzellen, welche zum größten Theile die spätere Cutis liefern<sup>2</sup> und als Mesoderm- oder Mesenchymzellen in Anspruch genommen werden. SELENKA behauptet, dass diese Zellen in Form von zwei Zellenhaufen durch Theilung der verdickten Blastodermzellen entstehen und auch auf einigen späteren Stadien ihre ursprüngliche Symmetrie zum großen Theile bewahren. Meine Erfahrungen stimmen mit diesen Angaben in so fern nicht überein, als sie lehren, dass eine solche Symmetrie und Regelmäßigkeit der ersten Mesodermanlage nicht vorhanden ist. Auf dem ersten Stadium, wo ich die Mesodermzellen als abgesonderte Elemente wahrnahm (Fig. 4), bildeten sie einen Haufen verschiedenartig geformter Zellen, welche noch nicht in die Segmentationshöhle hervorragten und keine Spur einer symmetrischen Anordnung zeigten. Auf etwas späteren Stadien lösen sich, unter Zunahme ihrer Anzahl, die Mesodermzellen immer auffallender von den sie umgrenzenden verdickten Blastodermzellen los und erscheinen nunmehr (Fig. 2, 3) als ein gesonderter Zellhaufen im Inneren der Segmentationshöhle. Bei Durchmusterung von hunderten solcher Stadien findet man wohl einige wenige Exemplare mit paariger Anordnung der Mesodermelemente; jedoch bilden solche Individuen eine Ausnahme von der Regel, welche ich an mehreren Serien festgestellt habe. Auf welche Weise sich die ersten Mesodermelemente bilden, d. h. ob sie durch Quertheilung der verdickten Blastodermzellen entstehen, oder ganze eingewanderte Zellen repräsentiren, konnte ich nicht entscheiden. Die von SELENKA beschriebene trichterförmige, sich dann verlängernde Spalte im verdickten Blastodermtheile habe ich wohl gesehen, konnte mich aber nicht von ihrem Zusammenhang mit der vermeintlichen Symmetrie der Mesodermanlage überzeugen.

Wenn ich hier die zuerst sich differenzirenden Wanderzellen gleichgültig als Mesoderm- oder Mesenchymelemente bezeichne, so geschieht es aus dem Grunde, weil ich mich nicht der Ansicht der Gebrüder HERTWIG anschließen kann, nach welcher Mesoderm und Mesenchym »zwei

<sup>1</sup> Keimblätter und Organanlage der Echiniden. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. p. 39 ff.

<sup>2</sup> Man vgl. darüber den Zool. Anzeiger 1884. Nr. 78. p. 144.

ganz verschiedene Bildungen« repräsentiren sollen<sup>1</sup>. Ohne hier in eine Kritik der Coelomtheorie einzugehen, will ich bloß ein Paar Bemerkungen einschalten, welche nothwendig sind, um meinen Standpunkt zu rechtfertigen. Faktisch sind die beiden Dinge bei einer ganzen Reihe Embryonalformen (so z. B. bei den Embryonen vieler Anneliden, Arthropoden und Vertebraten) von einander nicht zu trennen; principiell dürfen sie auch nicht für etwas ganz Verschiedenes angesehen werden. Wenn man dem vollkommen richtigen Principe der Gebrüder HERTWIG treu bleiben will, dem Principe, nach welchem »um in die Processe, welche den Aufbau der Organismen bedingen, einen Einblick zu gewinnen, man immer gut thun wird, da zu beginnen, wo sie in ihrem ersten Auftreten und in ihrer ursprünglichen Einfachheit zu beobachten sind, wo sie sich, man möchte fast sagen, vor den Augen des Beobachters abspielen« (Coelomtheorie, p. 2), so muss man unbedingt mit den einfachsten Metazoen, den Spongien, anfangen, einer Thiergruppe, welche auffallenderweise von den Gebrüdern HERTWIG vollständig ignoriert wird. Bei den Schwämmen sehen wir selbst bei ausgewachsenen Formen einen Übergang abgelöster Entodermzellen in wandernde Mesenchymelemente sich vollziehen, welche letztere wiederum zum Geißelepithel der Gastrovascularkanäle sich umbilden können<sup>2</sup>. Diese Kanäle, die man allgemein mit dem »Entoderm« ausgekleidet denkt, können aber nach den Ansichten der Gebr. HERTWIG als Urzustände ihres wahren Mesoderms aufgefasst werden. Bei Echinodermen sind ja die Mesenchymzellen auch nichts Anderes als abgelöste Theile der gemeinschaftlichen Anlage des Ento- und Mesoderms (im Sinne der Gebr. HERTWIG). Der ausschließlich histologische Standpunkt der Gebr. HERTWIG und der von ihnen angenommene »ausgesprochene Gegensatz« »zwischen zwei verschiedenen Gewebsformen, dem Epithel und dem Mesenchym« (a. a. O. p. 78) kann bei der Betrachtung einfachster Zustände des Mesoderms eben so wenig durchgeführt werden, wie etwa der Unterschied zwischen knorpeligen, einen soliden Strang bildenden Entodermzellen der Hydroidtentakeln und den, einen Kanal auskleidenden epithelialen Entodermzellen der Tentakeln vieler Medusen. Hier muss ich auch den von BALFOUR<sup>3</sup> gemachten Einwand wiederholen, dass selbst die Entodermanlage nicht selten aus mesenchymartigen Zellen zusammengesetzt erscheint, ohne den ihr so eigenen epithelialen Charakter zu zeigen.

Ungefähr zwanzig Stunden nach der Befruchtung beginnt die Inagination, in welcher ein Theil der verdickten Blastodermzellen des un-

<sup>1</sup> Die Coelomtheorie. Jenaische Zeitschr. Bd. XV. 1884. p. 420.

<sup>2</sup> Man vgl. diese Zeitschr. Bd. XXXII. p. 375 ff.

<sup>3</sup> Handbuch der vergl. Embryologie. Bd. II. p. 322.

teren Larvenabschnittes die Rolle spielt. Anfangs ist die ganz seichte Grube von der Gastralfläche aus noch nicht zu sehen; erst wenn die Einstülpung tiefer geworden ist, kann man den Blastopor unterscheiden, welcher mehr oder weniger regulär kreisförmige Konturen zeigt (Fig. 4)<sup>1</sup>. Der Durchmesser des Blastopors gleicht ungefähr einem Drittel des Durchmessers des unteren ebenfalls kreisförmigen Larventheiles. Mit der weiteren Entwicklung nimmt der Blastopor allmählich an Größe ab, wobei er seine ursprüngliche Gestalt und centrale oder subcentrale Lage behält, was darauf hindeutet, dass die Blastoporränder ganz gleichmäßig wachsen. Nachdem der invaginirte Entodermsack sich ungefähr bis zur Mitte der Gallerthöhle emporgehoben hat, fängt die Larve an ihren radiären Bauplan in einen doppelt symmetrischen umzuändern. Der letztere wird durch eine ziemlich starke Krümmung des oberen Larventheiles (Fig. 9) hervorgerufen, wodurch zuerst eine (den künftigen Mund beherbergende) Bauchfläche von einer etwas mehr gewölbten Rückenfläche unterschieden wird. Die Bilaterie wird noch durch den Beginn von Skelettausscheidung erhöht, welche, wie ich hier beiläufig erwähnen will, im Inneren von Mesodermzellen erfolgt (Fig. 9—14). Etwas später neigt sich der Entodermsack gegen die obere Partie der Bauchfläche (Fig. 12) zu, wodurch eine bilaterale Lage dieses Organes zu Stande kommt. Der Blastopor behält dagegen die dem radiären Bauplan entsprechende Bildung, indem er seine kreisrunde Form noch schärfer als früher aufweist, obwohl er noch bedeutend an Größe abnimmt. Seine Verkleinerung schreitet auch auf weiteren Stadien immer fort, so dass er bei der auf der Fig. 13 abgebildeten Larve kaum ein Drittel seines ursprünglichen Durchmessers behält. Er wird bekanntlich zum After, so dass wir hier ein typisches Beispiel der sog. analen Gastrula vor uns haben. Die Mundöffnung (Fig. 13 o) ist so weit vom Blastopor entfernt und die Stelle, an welcher dieselbe entsteht, wird so früh markirt, dass an eine Zusammenstellung derselben mit einem Theile des ursprünglichen größeren Blastopors gar nicht zu denken ist. Die Theorie des schlitzförmigen Blastopors kann somit bei unserem Thiere keine Anwendung finden, trotzdem dass die Larve ziemlich früh ihre doppelt symmetrische Gestalt erhält.

Wenden wir uns nun zum Typus der Würmer. HATSCHEK<sup>2</sup> glaubte bei *Lumbricus* eine »ziemlich unverfälschte (primäre)« Gastrulabildung

<sup>1</sup> Ich muss hier ein für alle Mal bemerken, dass diese, so wie sämtliche übrigen Abbildungen mit dem Prisma gezeichnet wurden, wobei besonders auf die detailirte Genauigkeit der Konturen Rücksicht genommen wurde.

<sup>2</sup> Beiträge zur Entwicklungsg. u. Morphol. d. Anneliden. Wiener Sitzungsber. 1877. p. 448.

gefunden zu haben, welche er auch als Basis seiner oben erwähnten Theorie ansieht. Indessen trägt die ganze Entwicklungsgeschichte der Regenwürmer so auffallende Zeichen einer adaptiven Verkürzung, dass man kaum die Meinung НАТСЧЕК's annehmen kann. Die inäquale Furchung, die Abwesenheit einer Metamorphose weisen schon deutlich auf das Eintreten sekundärer Entwicklungsverhältnisse hin und genügen, um anderen Anneliden mit einem verlängerten Entwicklungszyklus den Vorzug zu geben. In dieser Beziehung habe ich große Hoffnungen auf solche primitive Anneliden gesetzt, wie *Polygordius*, und glaube darin mich nicht geirrt zu haben. Die Eier dieser Thiere (ich meine unsere pontische Form *P. flavocapitatus*) durchlaufen eine regelmäßige Dotterzerklüftung, welche zu einer Blastula und dann zu einer Invaginationsgastrula hinführt; noch im Blastulazustande beginnt das Larvenleben, welches sich dann in einer eigenthümlichen Trochophoraform offenbart<sup>1</sup>. Nachdem ein Theil der Blastodermzellen sich stark verdickt hat, beginnt deren Einstülpung ins Innere des Embryo; die Invaginationshöhle ist Anfangs sehr gering und trotzdem sind deren Ränder sehr scharf markirt, so dass man mit bester Klarheit den Blastopor untersuchen kann. Bei Betrachtung von der Gastralfläche erscheint derselbe in Form eines centralen Kreises, dessen Durchmesser etwas unter dem Drittel des ganzen Durchmessers des Embryo steht (Fig. 42). Die Ähnlichkeit einer solchen Gastrula mit der oben beschriebenen Echinuslarve (man vgl. die Fig. 42, 43 mit Fig. 4, 5) ist ganz besonders auffallend. In beiden Fällen haben wir nach dem radiären Bauplane konstruirte Gastrulae mit kreisrundem centralen Blastopor und drei Schichten. Bei *Polygordius* befinden sich nämlich in der Segmentationshöhle einzelne isolirte Zellen, welche die ersten Mesodermelemente darstellen und, wie REPIACHOFF bereits angedeutet hat, höchst wahrscheinlich aus dem Entoderm ihren Ursprung nehmen. Die Unterschiede zwischen beiden Gastrulae sind sämtlich quantitativer Natur. Bei *Echinus* ist die Segmentationshöhle (der sog. Gallertkern) bedeutend größer, der Entodermsack dagegen verhältnismäßig kleiner, als bei *Polygordius*; beim ersten flimmert das ganze Ektoderm, beim letzteren nur ein Theil desselben. Nicht bedeutsamer ist der Unterschied, welcher darin besteht, dass die *Polygordius*gastrula die Eihülle behält, welche in der Gegend des Blastopors eine uhrglasförmige Auftreibung zeigt (Fig. 43 c). Bei weiterer Entwicklung nimmt die Gastrula unserer Annelide eine mehr verlängerte Gestalt an, wobei

<sup>1</sup> Über die Embryologie des *Polygordius flavocapitatus* siehe die Mittheilung REPIACHOFF's im Zool. Anz. 4881. Nr. 94. p. 518. Die Angabe, nach welcher dieser Wurm keine Metamorphose durchlaufen soll, und aus dem Gastrulazustande direkt in ein wurmförmiges Stadium übergehe, beruht auf einem Irrthum.

der Entodermsack sich auf gewöhnliche Weise vertieft (Fig. 44), unter allmählicher Verkleinerung des Blastopors. Der letztere behält übrigens seine reguläre kreisrunde Gestalt bei oder wird etwas oval, in Übereinstimmung mit dem radiären Bauplane der ganzen Larve. Auch in späteren Stadien schließt sich der Blastopor nicht, sondern erhält sich, wird aber ins Innere des Larvenkörpers versenkt, was als Folge einer Neubildung des Oesophagus zu Stande kommt. Das letztgenannte Organ ist ektodermalen Ursprungs und bildet einen geräumigen trichterförmigen Körper, welcher nach außen durch eine große ebenfalls kreisrunde oder etwas ovale definitive Mundöffnung mündet (Fig. 45 *oe*). Zur Zeit der Oesophagealeinstülpung verliert die Larve ihre ursprüngliche radiäre Körperform und wird nunmehr ausgesprochen doppelsymmetrisch. Der letztere Bauplan wird sowohl durch die Gestalt des gesamten Körpers, als auch (und zwar in noch stärkerem Grade) durch die Verschiebung des Entodermsackes (Mitteldarmes) dokumentirt, welcher sich an das Ektoderm anlegt. Die durch Zusammenziehung ihrer Ränder verschließbare Mundöffnung behält noch die Lage am unteren Körperpole der Larve, welche mit Pfeilschneller Geschwindigkeit im Wasser umherschwimmt. Der Darmkanal bleibt einige Zeit blindgeschlossen, um später einen kurzen mit einer Afteröffnung mündenden Hinterdarm zu erhalten.

So ähnlich die Gastrula des *Polygordius* mit der Echinidengastrula auf den ersten Stadien auch war, so verschieden erweist sich nunmehr das Schicksal ihrer Theile. Während wir bei *Echinus* eine typische radiäre anale Gastrula sahen, bekommen wir bei *Polygordius* eine eben so typische und radiäre, aber eine orale Gastrula. Es wird wohl kaum möglich sein einmal den Nachweis zu liefern, dass die in allgemeinen Zügen beschriebene *Polygordius*gastrula eine sekundärere Form als etwa die Gastrula der Lumbricinen oder vieler anderer Polychaeten darstellt, resp. dass die radiäre Form der *Polygordius*gastrula eine sekundäre aus einer ursprünglicheren bilateralen Gastrula abgeleitete ist. Ich glaube vielmehr annehmen zu können, dass wir hier eine verhältnismäßig primitive Embryonalform vor uns haben, von welcher sich die charakteristischen Eigentümlichkeiten anderer Annelidengastrulae durch sekundäre Anpassungsvorgänge ausgebildet haben. So meine ich, dass unter Anderem auch der große schlitzförmige Blastoporus eine später erworbene Eigenschaft der Annelidengastrulae darstellt, welche vielleicht im Zusammenhange mit der vorzeitigen Differenzirung der Bilaterie und eines mächtigen Entoderms entstanden ist. Einen solchen Blastoporus hat z. B. GIARD<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Note sur l'embryogénie de la *Salmacina Dysteri*. Comptes rendus de l'Acad. d. Sciences 17. Janvier 1875. p. 2669.

bei *Salmacina Dysteri*, REPIACHOFF<sup>1</sup> bei *Saccocirrus*, GÖTTE<sup>2</sup> bei *Nereis* beschrieben und er ist auch für *Oligochaeten* wohl als Regel anzusehen; das sind aber lauter Formen, welche jedenfalls in Bezug auf die Ursprünglichkeit mit *Polygordius* nicht konkurrieren dürfen. Eine *Schizogastrula* ist ferner bei *Nematoden* (GÖTTE), *Brachiopoden*, *Gasteropoden*, *Crustaceen* und *Insekten* beschrieben worden, also auch bei *Thieren*, welche phylogenetisch nicht so tief als *Polygordius* stehen und welche bei Weitem nicht einen so ausführlichen Entwicklungseklus durchlaufen, als die genannte *Annelide*.

Die Resultate, welche aus der Gastrulation des *Polygordius* hervorgehen, werden noch verstärkt durch die Thatsachen, welche uns die Betrachtung der niederen Würmer liefert. Wenn wir von den Formen mit inäqualer Furchung (wie z. B. den *Dendrocoelen*) absehen, in der Furchung hier zu viele sekundäre Erscheinungen anzutreffen, und uns nur an die *Turbellarien* mit regulärer (primordialer) Furchung, einer *Blastulabildung* mit *Segmentationshöhle*, einer reinen *Invaginationsgastrula* wenden, so müssen wir an erster Stelle die *Nemertinen* mit *Pilidiumbildung* herbeiziehen. Da meine früheren Angaben über die Entwicklung von *Lineus lacteus*<sup>3</sup> nicht vollständig genug waren um über die Frage des *Blastopors* eine genaue Auskunft zu geben, so habe ich die Entwicklung desselben Thieres von Neuem untersucht. Zu dem früher von mir über die Beschaffenheit der Eier Gesagten muss ich jetzt hinzufügen, dass jedes Ei mit einer *Gallerthülle* umgeben ist; durch Zusammenkleben solcher Hüllen entstehen bisweilen kleine *Eihaufen*, welche sich in tiefe *Wasserschichten* einsenken. Nach der totalen und regulären *Dotterzerklüftung* entsteht eine *Blastula* mit einer nicht sehr umfangreichen *Segmentationshöhle* (Fig. 15). Die Anfangs ziemlich ungleichmäßigen *Blastodermzellen* ordnen sich dann in zweierlei Elemente, wovon die unteren (*Entodermzellen*) dicker und größer als die oberen (*Ektodermzellen*) erscheinen. In enger Nachbarschaft mit den ersteren befinden sich in der *Segmentationshöhle* einige *Mesodermzellen* (Fig. 16—18 m), welche höchst wahrscheinlich (wenn nicht ganz unzweifelhaft) aus den *Entodermzellen* abstammen, eben so wie es bei *Echinodermen* der Fall ist. Die *Blastodermzellen* bedecken sich früh mit kurzen *Wimperhaaren* und die *Blastula* beginnt ihre *Rotationsbewegungen* im Inneren der *Eihülle*.

<sup>1</sup> a. a. O. p. 548.

<sup>2</sup> Abhandl. zur Entw. der Thiere. 4. Heft. Leipzig 1882. p. 86.

<sup>3</sup> Man vgl. meine Studien über die Entwicklung der *Echinodermen* und *Nemertinen*. Mém. de l'Acad. des Sciences de S. Petersb. Bd. XIV. Nr. 8. 1869. p. 49. Die dort beschriebene *Nemertine* ist *Lineus lacteus*, eine bei *Messina* recht häufige Thierform.

Der Embryo nimmt dann eine charakteristische, auf der Fig. 17 wieder-gegebene Gestalt an, wobei er den radiären Bauplan in prägnantester Weise aufweist. Die untere abgeplattete Fläche eines solchen Stadiums enthält hohe Entodermzellen, welche bald sich einzustülpen anfangen. Nicht selten bricht die Larve bereits auf einem solchen Stadium die Eihülle durch und fängt an als freie Blastula im Wasser umherzuschwimmen; häufiger aber bleibt sie längere Zeit in derselben eingeschlossen und schlüpft erst in der Gastrulaform heraus. Die Invagination erfolgt gleichmäßig auf der unteren Fläche der Larve und der Anfangs ziemlich große Blastopor (Fig. 19) weist eine mehr oder weniger vollkommene kreisrunde Gestalt auf; er liegt ganz oder fast ganz central. Die junge Gastrula (Fig. 19—21) erscheint zu dieser Zeit überhaupt in Form eines radiär gebauten Wesens, wenn man von ganz geringen Unregelmäßigkeiten in der Konturirung des Entodermblindsackes absieht. Eine solche radiäre Gastrula zeigt eine große Übereinstimmung sowohl mit der oralen Gastrula des *Polygordius*, als mit der analen Gastrula des *Echinus*; die Unterschiede erscheinen dagegen in jeder Beziehung unbedeutend. Nur bleibt die radiäre Gestalt bei *Lineus* kurze Zeit bestehen und mit jedem Schritte der weiteren Entwicklung tritt die bilaterale Symmetrie immer schärfer hervor. Zuerst offenbart sie sich in der Biegung des Entodermsackes, welche bei der Profilansicht (Fig. 24) auffällt; der nunmehr kleiner gewordene Blastopor verändert zugleich seine kreisrunde Gestalt in eine eiförmige (Fig. 22), so dass man an ihm einen spitzen und einen stumpfen Pol unterscheiden kann. Mit der Oesophagealeinstülpung wird der zum Mitteldarm gewordene Entodermsack immer weiter verschoben, so dass er an die hintere Körperwand des *Pilidium* stößt (Fig. 25, 26). Der Blastopor wird durch die Bildung des Oesophagus ins Innere eingezogen und die an seiner Stelle aufgetretene Mundöffnung nimmt allmählich an Größe zu (Fig. 27). Wir gelangen somit zu den Verhältnissen, welche für *Pilidium* charakteristisch und zum Theil bereits bekannt sind.

Wenn wir die *Pilidiumgastrula* mit den oben beschriebenen Entwicklungsstadien des *Polygordius* vergleichen, so müssen wir vor Allem eine auffallende Homologie in den Hauptpunkten konstatiren. Die *Pilidiumgastrula* ist ebenfalls eine Anfangs radiäre, dreischichtige, orale Gastrula, deren Übergang zur Bilateralsymmetrie durch Verschiebung des Entodermsackes zuerst bedingt wird. Man kann wohl annehmen, dass die *Polygordius*larve einen vorübergehenden *Pilidium*zustand durchläuft (Fig. 45), welcher u. A. durch einen blindgeschlossenen Mitteldarm charakterisirt wird. Ein ganz ähnliches Stadium kommt auch anderen Thieren zu. So kann ich die von *НАТСНЕК* auf seinen Fig. 16—20 ab-

gebildeten Pedicellinaembryonen und den auf der Fig. 15 von demselben Autor abgebildeten Embryo von *Teredo* schlechtweg als Pilidiumzustände dieser Thiere bezeichnen. Daraus folgt, dass Pilidium überhaupt eine sehr alte Larvenform repräsentirt. Wenn ich mich demnach entschieden gegen den Versuch HATSCHER's, Pilidium »auf die Trochophoraform zurückzuführen«<sup>1</sup>, aussprechen muss, so kann ich mich der Ansicht BALFOUR's<sup>2</sup> vollkommen anschließen, dass die Trochophora aus dem Pilidium abzuleiten ist, und dass die letztgenannte Larvenform überhaupt einen sehr primären und in phylogenetischer Beziehung wichtigen Larventypus bildet.

Die Gastrulabildung bei *Phoronis* schließt sich in mancher Beziehung an die bei Pilidium wahrgenommenen Verhältnisse an. Die Segmentation und Blastulabildung sind in hohem Grade übereinstimmend. Die Zellen einer Hälfte des Blastoderms verdicken sich frühzeitig um die erste Anlage des Entoderms zu erzeugen; die Anfangs ziemlich geräumige Segmentationshöhle reducirt sich dabei auf einen kleinen spaltförmigen Raum (Fig. 29). Bald darauf fängt die Bildung des Mesoderms an, welche, eben so wie bei anderen bisher behandelten Thieren, in Form einiger wenigen, vom Entoderm abstammenden Zellen entsteht (Fig. 30, 31 n). Etwas später beginnt die Invagination, welche im Anfange so seicht ist, dass sie von der Gastralfäche gar nicht zu bemerken ist. Nur bei Betrachtung des ovalen Embryo im optischen Längsschnitte (Fig. 31) ist die Einstülpung deutlich zu unterscheiden. Bei genauerer Untersuchung kann man bereits auf diesem Stadium einen doppelt symmetrischen Bauplan des Embryo konstatiren. Der Rest der Segmentationshöhle erscheint an einem Ende größer als an dem anderen, wesshalb am ersteren sich die Mesodermzellen ansammeln (Fig. 31 m). Bei der weiteren Vertiefung des Entodermsackes wird dieses Verhältnis immer deutlicher, wie es auf den Figuren 32 und 33 wiedergegeben ist. Der Blastopor nimmt aber noch keinen Antheil an dieser doppeltsymmetrischen Bildung, indem er auf einige Zeit die regelmäßige kreisrunde Form behält (Fig. 32). Bald darauf, unter Größenabnahme, wandelt er seine Form in die eines zugespitzten Ovals um (Fig. 34). In passender Lage des Embryo (Fig. 36) kann man eine in Verbindung mit dem Blastopor befindliche longitudinale Furche wahrnehmen, welche zum Hinterende des Embryo hinzieht und sich nur auf das Ektoderm beschränkt. Diese Furche erhöht den bilateralen Bauplan des Embryo, erscheint indessen als eine vergängliche Bildung, welche man auf späteren Stadien vergebens suchen würde. Die weitere Entwicklung kon-

<sup>1</sup> Studien zur Entwicklungsgesch. der Anneliden. p. 104.

<sup>2</sup> Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. p. 334.

centrirt sich hauptsächlich auf der vorderen oder Kopfregion des Embryo, in welcher sich auch die Leibeshöhle (aus der ursprünglichen Segmentationshöhle entstanden) mächtig ausbildet (Fig. 37—39). Der Blastopor verkleinert sich sehr bedeutend und nimmt dabei eine herzförmige Gestalt an; seine Konturen bleiben aber nur im hinteren Abschnitte deutlich erhalten, während vorn sie mehr oder weniger vollständig verloren gehen. Dieser Umstand ist mit der beginnenden Oesophagealeinstülpung in Zusammenhang zu bringen, welche aber hauptsächlich im vorderen Körperabschnitte erfolgt (man vgl. die Fig. 37 und 39). Auf diesem Stadium ist die oben erwähnte Longitudinalfurche bereits verschwunden; es hat sich aber dafür in der Nähe des unteren Körperpols auf der Gastralfläche des Embryo eine kleine Öffnung — der After — gebildet (Fig. 38 *an*). In der Leibeshöhle sind bereits viele Mesodermelemente enthalten, welche an beiden Körperschichten des Embryo haften bleiben, um eine doppelte Mesodermauskleidung darzustellen (Fig. 37—39 *m, m'*). Die Weiterentwicklung in denselben Richtungen führt zu dem Resultate, dass sich am Kopfende der bekannte schirmförmige Anhang bildet, welcher schließlich den letzten Rest des Blastopors vollständig überdeckt (Fig. 40 und 41). Auf diesem Stadium verlässt der Embryo seine Brutstätte und fängt an als Larve im Wasser frei umherzuschwimmen. Die zu diesem Zwecke erforderlichen Wimperhaare bilden sich indessen schon viel früher, noch während des Gastrulastadiums aus.

Die Gastrulation der Phoronis lehrt uns, dass wir hier ein Beispiel einer früheren Differenzirung des bilateralsymmetrischen Bauplanes vor uns haben, als dies bei Echinus, Polygordius oder Lineus der Fall ist. Bei Phoronis sehen wir zum ersten Mal diesen Bauplan noch auf dem frühesten Stadium der Entodermeinstülpung auftreten, so dass wir hier kein Recht mehr haben von einer radiären Gastrula zu sprechen. Bemerkenswerth ist jedoch, dass in der Manifestirung dieses Planes der Blastopor längere Zeit keinen Antheil nimmt, und dass dabei die Hauptrolle der Lagerung des Entodermsackes zukommt.

Indem die Phoronisgastrula dem Typus der dreischichtigen oralen Gastrula anzureihen ist, wird ihre Verwandtschaft mit der Piliidiumgastrula schon an und für sich sehr wahrscheinlich. Aber auch die jüngste Actinotrocha zeigt eine auffallende Ähnlichkeit mit den zum Piliidiumtypus gehörenden Planarienlarven (z. B. Stylochopsis), so dass man sie wohl am besten für eine aftertragende weiter entwickelte Larve dieses Typus ansehen kann. Die von BALFOUR<sup>1</sup> betonte Ähnlichkeit mit Echinodermlarven muss dagegen als Folge sekundärer Anpassungen

<sup>1</sup> Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. p. 343.

angenommen werden, zumal die Gastrulation eine ganz andere als bei Echinodermen ist.

Wenn sich die Phoronisgastrula hauptsächlich durch frühere Bilaterie von den übrigen hier betrachteten oralen Gastrulae auszeichnet, so ist dieser Unterschied mit der verkürzten Entwicklung jener Thierform in Zusammenhang zu bringen, was jedenfalls auch mit dem späteren Beginn der freien Metamorphose im vollkommenen Einklange steht. Um die daraus hervorgehenden Folgerungen zu kontrolliren, musste es vor Allem nothwendig sein, eine sog. Archigastrula bei einem Thiere mit notorisch verkürzter Entwicklung zu untersuchen. Diesen Forderungen schienen mir die Ascidien am besten zu entsprechen, weil es bei ihnen gar nicht zur Bildung einer bewimperten Larvenform kommt. Die Larve schlüpft bereits in einem hohen Ausbildungsgrade aus dem Ei aus, so dass aller Grund vorhanden ist, gerade hier eine abgekürzte Embryonalentwicklung anzunehmen. Aus dieser Gruppe wählte ich die *Ascidia mentula*, wegen der Durchsichtigkeit und sonstiger guter Eigenschaften ihrer Eier. So vollständig in mancher Hinsicht die Arbeit KOWALEVSKY'S, »Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien«<sup>1</sup>, auch ist, so giebt sie uns doch keine genügende Antwort auf die Frage der Ausbildung des Bauplanes und der Gestaltung des Blastopors auf verschiedenen Stadien, so dass ich sofort zur Auseinandersetzung meiner Beobachtungen übergehen muss.

Das letzte Stadium, auf welchem der radiäre Bauplan überhaupt noch wahrzunehmen ist, ist eine Blastula mit verdickter vegetativer Hälfte, ein Stadium, welches auf der Fig. 46 wiedergegeben ist und welches bis auf die fehlenden Mesodermzellen und Wimperhaare dem Pilidiumembryo der Fig. 47 entspricht. Die Bilateralsymmetrie erscheint noch während des Blastulazustandes auf einem vogastralen Stadium und wird durch eine bestimmte Anordnung der Entodermzellen dokumentirt (Fig. 47). Auf beiden Seiten sieht man je ein Paar größerer Zellen hervortreten, welche gegen einander konvergiren. Außerdem spricht sich der bilaterale Bau noch in der unregelmäßigen Krümmung des ganzen Embryo aus (Fig. 48), so dass man bereits auf diesem Stadium ganz deutlich den Kopftheil des Embryo, von dessen Schwanztheile, vorn und hinten, unterscheiden kann. Das nächste Stadium wird durch eine ganz seichte Einstülpung charakterisirt und zeigt dabei eine noch auffallendere Bilaterie als früher. Der Kopftheil wird jetzt noch schärfer von dem dünneren Schwanzabschnitte unterschieden und selbst der freie Kontur des sich invaginirenden Entoderms zeigt deutlich ganz

<sup>1</sup> Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. VII. 1874. p. 404.

ähnliche Differenzen (Fig. 50). Die bilaterale Anordnung wird jetzt nicht nur an den vier oben erwähnten Zellen, sondern an den meisten die beiden Schichten zusammensetzenden Elementen wahrnehmbar (Fig. 49): Der ganze Embryo wird in zwei symmetrische Hälften durch eine von Zellgrenzen bedingte Linie zerlegt, auf deren beiden Seiten die Zellen ganz regelmäßige Reihen bilden. Der Blastopor, welcher erst von diesem Stadium an unterschieden wird, nimmt einen großen Theil der Gastralfläche ein und zeigt sofort einen vollkommen ausgeprägten bilateralsymmetrischen Bauplan. Er hat im Ganzen eine ungefähr hufeisenförmige Gestalt und ist oben, d. h. in der Kopfregion, scharf rundlich konturirt; auf beiden Seiten ist er von den vier oben erwähnten größeren Zellen umgeben, unten flacht er sich ganz allmählich ab, so dass seine Konturen in dieser Gegend gar nicht hervortreten (Fig. 49). Ein solcher Blastopor, den man übrigens durchaus nicht als einen schlitzförmigen bezeichnen kann, zeigt eine große Formähnlichkeit mit dem mancher Mollusken und Brachiopoden (namentlich mit dem von *Argiope* nach KOWALEVSKY). Mit der weiteren Entwicklung der Anlage der Chorda und dem Fortschreiten der Invagination im Zusammenhange steht die Umgestaltung des Blastopors, dessen beide Seitenränder gegen einander konvergiren, so dass der Blastopor nunmehr eine herzförmige Gestalt annimmt; dabei nimmt er auch merklich an Größe ab (Fig. 52). Um diesen Vorgang direkt zu beobachten, kann man einen lebenden Embryo unter dem Mikroskope fixiren und die Kontur seines Blastopors von Zeit zu Zeit mit Hilfe des Prisma abzeichnen. Auf diese Weise habe ich zwei Konturen erhalten, welche auf der Fig. 53 wiedergegeben, und welche in einem Zwischenraum von anderthalb Stunden genommen worden sind. Beim Vergleiche kann man sich leicht überzeugen, dass die Blastoporränder im Kopftheile und am unteren Pole stärker als von den Seiten wachsen, was auch die weiteren Erscheinungen zur Genüge erklärt. Eine Zeit lang behält der Blastopor noch seine subcentrale Stelle; mit jedem weiteren Schritte wird er aber immer tiefer nach unten gezogen. Auch bei *Ascidia mentula* lässt sich, eben so wie wir bei *Phoronis* gesehen haben, eine an den Blastopor stoßende Ektodermfurchung wahrnehmen (Fig. 56 und 58 s), welche bis zum unteren Körperende des Embryo reicht und sich später mit der Neuralfurchung verbindet (Fig. 60 s). Überhaupt sind die geschilderten Embryonalerscheinungen beider genannter Thierformen in mancher Beziehung äußerlich sehr ähnlich; nur die weiteren Phänomene bekunden eine principielle Verschiedenheit. So zieht sich bei *Phoronis* der Entodermsack in den Hintertheil des Körpers, bei *Ascidia* biegt er sich dagegen in den mächtig entwickelten Kopftheil; während der Blastopor beim letztgenannten Thiere sich in

der unteren Körperregion konzentriert, bleibt er bei Phoronis im Kopfabschnitte, um in die Pharyngealöffnung überzugehen. Bei seiner Verkleinerung verliert der Blastopor unserer Ascidia seine frühere Gestalt und verwandelt sich in eine beinahe kreisrunde Öffnung (Fig. 57, 59), welche als centrale Öffnung in der nunmehr ringförmigen Chorda (Fig. 57 *ch*) auf einige Zeit bestehen bleibt. Die anwachsenden Ränder der Neuralfurche verdecken sie bald darauf und enthüllen sie den Augen des Beobachters.

Von allen geschilderten Gastrulae entspricht diejenige der Ascidien am meisten den Forderungen der Theorie НАТСЧЕК's, weil wir hier die früheste Ausbildung der Bilateralsymmetrie und den größten und dabei ebenfalls doppelsymmetrischen Blastopor antreffen. Nur wird wohl kaum Jemand in diesen Erscheinungen nunmehr ein Zeichen ursprünglicher palingenetischer Phänomene wahrnehmen. Der Vergleich der Ascidiengastrula mit der von НАТСЧЕК selbst geschilderten Gastrulation des Amphioxus wird genügen, um zu zeigen, dass die oben erwähnten Eigenschaften der ersteren als Folgen einer verkürzten Embryonalentwicklung anzusehen sind. So sehr НАТСЧЕК geneigt ist den bilateral-symmetrischen Bauplan der Amphioxusgastrula möglichst früh zu erkennen, so kann er denselben doch nur nach dem zweiten Gastrulastadium konstatiren; der Blastopor bleibt aber auch dabei noch längere Zeit gleichmäßig oval, d. h. zweistrahlig.

---

Die erste Schlussfolgerung, die ich hier notiren muss, ist die, dass die von HАЕCKEL angenommene Identität der sog. Archigastrulae (Gastraeatheorie p. 20 und 154) in der Wirklichkeit nicht existirt. Die oben beigebrachten Thatsachen haben dies bereits genügend nachgewiesen. Ferner muss ich hervorheben, dass die Annahme, eine Archigastrula müsse unbedingt zweiblättrig sein, ebenfalls zu verwerfen ist. Wir haben verhältnismäßig sehr primitive Archigastrulae gesehen, welche noch während des Blastulastadiums bereits einige Mesodermzellen besaßen. Zweiblättrige Archigastrulae sind überhaupt ziemlich selten: außer solchen Thieren, deren Mesoderm ausschließlich durch Faltung des Entoderms entsteht (wie Amphioxus, Brachiopoden, Sagitta), findet man eine solche Gastrula noch bei den Coelenteraten, wie Acalephen und Actinien, wo das Mesoderm entweder sehr spät oder auch gar nicht erscheint.

Es wurde schon oben mehrmals hervorgehoben, dass die Archigastrulae nicht nur bei Echinodermen, sondern auch bei den übrigen niederen Bilaterien Anfängs radiär gebaut sind. Bei der Ausbildung des doppelsymmetrischen Bauplanes manifestirt sich dieser zunächst in der

Lagerung des Entodermsackes und in der allgemeinen Körperform und erst später wird er auf die Gestalt des Blastopors übertragen. In den Fällen, wo der letztere von Anbeginn bilateral-symmetrisch erscheint, bildet sich dieser Bauplan noch während des Blastulastadiums aus, so dass man eine Regel aufstellen kann, nach welcher der Blastopor erst in zweiter Linie, sekundär, doppeltsymmetrisch wird. Von diesem Gesichtspunkte aus kann man dem geschlitzten großen Blastopor keine palingenetische Bedeutung zuschreiben und muss ihn als eine embryonale Anpassungserscheinung ansehen.

Wenn man somit die radiäre Gastrulaform als die primäre annimmt, so drängt sich uns sofort die Frage auf, ob die äußerlich so ähnlichen Gastrulae der Echinodermen und niederer Würmer (Lineus, Polygordius) als wirklich homologe zu betrachten sind. Einer Beantwortung im positiven Sinne folgt die Nothwendigkeit, den After der Echinopaedien für das Homologon der Pharyngealöffnung der Würmer zu halten, was jedenfalls außerordentlich riskirt ist<sup>1</sup>. So kühne Annahmen würden nur dann zulässig sein, wenn die Gastraeatheorie uns in jeder anderen Beziehung den Schlüssel zum Verständnis morphologischer Probleme abzugeben im Stande wäre. Dies ist aber entschieden nicht der Fall. Ich habe bereits mehrmals hervorgehoben, dass die Theorie einer Invaginationsgastrula uns bei der Betrachtung der Embryonalerscheinungen niederster Metazoen im Stiche lässt. Die für die niedersten Schwämme (Halisarca und Ascetta) und Hydromedusen (Eucope, Obelia, Tiara, Zygodactyla u. a.) charakteristische Entodermbildung durch Auftreten einzelner Zellen in der Segmentationshöhle, welche zunächst ein solides Parenchym erzeugen und erst in zweiter Instanz eine epithelartige Entodermsschicht bilden, ein Modus, welchen man als Parenchymulabildung durch Migration bezeichnen kann, kann unmöglich als eine Verkürzung des Invaginationsprozesses angesehen werden. Abgesehen davon, dass diese Zellenmigration faktisch eine längere Zeit als die Invagination in Anspruch nimmt, ist auch der ganze Vorgang unstreitig ein ausführlicherer zu nennen. Dagegen kann die Entodermbildung durch Invagination, welche bei den höheren Coelenteraten (Acalephen, Actinien, z. Th. Ctenophoren) vorkommt, ganz ungezwungen als ein abgekürzter Process aufgefasst werden. Im letzteren Falle<sup>2</sup> wird der Entodermsack nicht nur auf ein-

<sup>1</sup> Absichtlich werden hier die Mollusken vermieden, weil die widersprechenden Angaben von R. LANKESTER und BÜTSCHLI einerseits und RABL andererseits eine erneute Untersuchung der Paludinaentwicklung wünschenswerth machen.

<sup>2</sup> Da ich meine Beobachtungen über die Entodermbildung der Coelenteraten erst später zu publiciren hoffe, so verweise ich einstweilen auf die russische Abhandlung von KOWALEVSKY aus dem Jahre 1873, wo man den Migrationsprocess bei

mal gebildet, sondern es wird das Parenchymulastadium einfach übersprungen und die Gastralhöhle durch Invagination gebildet. Da wir keinen Grund haben die Entodermbildung durch Migration als eine sekundäre caenogenetische Erscheinung zu betrachten, müssen wir ihr unbedingt einen Platz geben bei jedem Versuche, die ersten Embryonalvorgänge zu erklären. Die echte Delamination, wie sie bei den meisten Hydropolyphen, Siphonophoren und so vielen Schwämmen vorkommt, kann schon eher als das Resultat einer gewissen Abkürzung des ursprünglicheren Migrationsprocesses aufgefasst werden, was noch im höheren Grade auf die typische Invagination anzuwenden ist. Wenn BALFOUR<sup>1</sup> behauptet, dass »die Abspaltung in einigen Fällen wenigstens sekundär aus der Einstülpung sich entwickelt habe«, so muss man nicht außer Acht lassen, dass er solche Fälle nicht aus dem Bereiche der Schwämme oder Cniden, sondern aus dem Gebiete der Brachiopoden (*Thecidium*) und Nemertinen citirt. Nun sagt aber KOWALEVSKY<sup>2</sup> selbst, dass er den Ursprung der Entodermzellen bei *Thecidium* nicht verfolgt hat und es genügt, einen Blick auf seine Abbildungen (Taf. III, Fig. 6—8) zu werfen, um sich zu überzeugen, dass die Entodermbildung bei diesem Brachiopoden noch lange nicht aufgeklärt ist. In noch höherem Grade muss dasselbe über die Angaben der Delamination bei Nemertinen (*Tetrastemma*) gesagt werden, welche wahrscheinlich auf ungenügender Beobachtung beruhen, was hier um so begreiflicher wird, als die direkte Nemertinenentwicklung zu den schwierigsten Kapiteln der Embryologie gehört. Ich erlaube mir, als Vermuthung auszusprechen, dass bei erneuten Beobachtungen der Entodermbildung bei *Thecidium* und *Tetrastemma* (welche im Interesse der vergleichenden Embryologie ganz besonders wünschenswerth wären) ein Gastrulastadium aufgefunden wird. Die neuerdings von APOSTOLIDES<sup>3</sup> behauptete Delamination bei *Ophiothrix* beruht wahrscheinlich auf einer Verwechslung des Mesoderms mit dem Entoderm.

Um der Gastraeatheorie treu zu bleiben, muss man also behaupten

*Obelia* (*Eucope polystyla*) mit der Invagination bei *Acalephen*, *Actinien* und *Cereanthus* vergleichen kann.

<sup>1</sup> Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. p. 304.

<sup>2</sup> Siehe dessen Abhandlung über die Entwicklung der Brachiopoden im XIV. Bande der Nachrichten der Moskauer Gesellschaft. 1874. p. 14, 15.

<sup>3</sup> Anatomie et développement des Ophiures. 1884. p. 72 ff. Wenn ich mich gegen die Annahme einer Delamination bei *Ophiothrix* ausspreche, so muss ich APOSTOLIDES vollkommen beistimmen, wenn er gegen meine frühere Angabe behauptet, dass bei den Embryonen von *Amphiura squamata* ein Hinterdarm nebst After vorkommt. Ich habe selbst diese Bildungen bei einer erneuten Untersuchung des Gegenstandes beobachtet.

ten, dass der Wurm Kopf dem Hinterende der Echinodermlarve morphologisch entspricht, ferner, dass die Entodermbildung niederster Metazoen und die bei ihnen so häufige Parenchymula unerklärliche Erscheinungen sind, denen man keine phylogenetische Bedeutung zuschreiben darf. Die niedersten Würmer, d. h. die parenchymatischen Turbellarien (die sog. Acoela) muss man nach dieser Theorie als rückgebildete Nachkömmlinge solcher Thiere ansehen, welche ein ausgebildetes Darmlumen besaßen, obwohl bei jenen kein Parasitismus oder festsitzende Lebensweise, d. h. die bekannten Ursachen einer Degeneration, vorkommen. Alle diese Schwierigkeiten können leicht überwunden werden durch die Annahme, dass die Gastraea nicht die ursprünglichste Metazoenform darstellt, sondern dass sie einen späteren Zustand repräsentirt, welcher auf Metazoen ohne Darmlumen und mit einem inneren verdauenden Parenchym (Meso-Entoderm) folgte. Von diesem Gesichtspunkte müssen die Parenchymlarven der Spongien und Hydroiden, so wie die niedersten darmlosen Turbellarien für nahe Verwandte unter sich und auch für die phylogenetisch ältesten Metazoen angesehen werden. Erst später bildeten sich aus ihnen höhere Thierformen mit einem differenzirten Darmkanale, etwa wie die heutigen Hydropolypen, deren Ontogenie die wichtigsten phylogenetischen Phasen (Migration der Entodermzellen, Bildung des soliden Parenchyms und spätere Ausbildung eines Darmlumens, resp. Mundöffnung) wiederholt. Die einfachsten Hydroiden, wie die Protohydra<sup>1</sup>, entsprechen am meisten der hypothetischen Gastraea, obwohl sie nicht niedriger und primitiver organisirt sind als die Schwämme oder Acoela. Durch abgekürzte Entwicklung erschienen die Hauptmerkmale solcher Hydroiden immer früher im Laufe der Ausbildung, was zu einem ontogenetischen Gastrulastadium führte. Wie ein solches entstehen konnte, hat RAY LANKESTER ausführlich dargelegt<sup>2</sup>. Durch die Tendenz der möglichst frühzeitigen Differenzirung stark ausgebildeter Organe (das frühe Auftreten der Cephalopodenaugen, der Wirbelthierchorda etc.) kann die immer frühere und raschere Ausbildung des Entoderms im Kreise der Metazoen erklärt werden, was jedenfalls einen großen Einfluss auf den Process der Gastrulation ausüben musste. So sehen wir Gastrulae mit einem enormen Blastopor entstehen (Ascidien, Mollusken, Insekten), welche, wie oben bemerkt wurde, am leichtesten als embryonale Anpassungserscheinungen begriffen werden können. Von die-

<sup>1</sup> Die von GREEFF entdeckte Protohydra wurde von mehreren Forschern igno- rirt. Dieselbe Thierform ist im vorigen Jahre von REINHARD bei Odessa gefunden und auch von mir, obwohl außerordentlich selten, beobachtet worden.

<sup>2</sup> Notes on Embryology and Classification. Quart. Journ. of Micr. Sc. 1877. p. 440.

sem Gesichtspunkte aus können auch solche Vorkommnisse erklärt werden, wie das Auftreten mehrerer Gastrulastadien während der Entwicklung einer und derselben Thierform. In letzterer Zeit hat sich wirklich ein *embarras de richesse* von Gastrulae ergeben. Ich meine nicht nur die Wirbelthiere, wo, wie z. B. bei Knochenfischen, ganz verschiedene Gastrulabildungen beschrieben worden sind (man vgl. die Angaben KUPFFER's mit denen anderer Embryologen), oder einige Arthropoden, bei welchen BALFOUR (Handb. II, p. 306) sekundäre Gastrulae erwähnt, sondern sogar niedere Metazoen. So besitzen die Acalephen zwei Gastrulastadien. Die erste erfolgt während der Invagination des Entoderms und sie gehört somit zu den frühesten Embryonalstadien; die zweite Gastrula bildet sich nach dem Festsetzen der Larve zur Zeit der Entstehung des sekundären Mundes (Ascula). Ich kann HAECKEL nicht beistimmen, wenn er <sup>1</sup> »die Bildung der sekundären Mundöffnung bei den Discomedusen nicht als eine wirkliche Neubildung, sondern vielmehr als die Wiedereröffnung eines Kanals, der einige Zeit hindurch völlig geschlossen war« betrachtet. Nun ist die Gastrula der *Aurelia aurita* (derselben Meduse, welche auch HAECKEL untersuchte) von der Ascula durch ein langes Zwischenstadium getrennt, während welchem die mundlose Planula ein beträchtliches Wachstum und Ausbildung von Nesselorganen erfährt; in einigen Fällen verschmelzen mehrere Individuen zusammen, um eine neue kolossale Planula darzustellen. Nach dem Festsetzen vergeht auch erst eine (bisweilen sehr geraume) Zeit, bis sich endlich der Nachmund herausbildet, welcher, wie HAECKEL richtig bemerkt, mit der Stelle des Blastopors übereinstimmt <sup>2</sup>. Ich sehe demnach keinen Grund, das Vorhandensein einer Mundöffnung während des ganzen Planulastadiums anzunehmen, zumal die mit Mund versehenen Larven anderer Thiere sich während des freien Larvenlebens ganz anders verhalten. Auch muss ich für meine Anschauungsweise einen analogen Fall aus dem Gebiete der Kalkschwämme anführen. *Sycandra* ist in so fern interessant, als sie uns während ihres Entwicklungszyklus drei Gastrulaformen aufweist: zuert die von F. E. SCHULZE beschriebene Pseudogastrula, dann die Amphigastrula und schließlich die jüngste, mit einem Munde versehene Schwammform (das Vorhandensein von Mesodermzellen kann nicht als Einwand angeführt werden, da solche auch bei anderen Gastrulae vorkommen). Zwischen beiden letzteren Stadien ist ein charakteristischer Zustand eingeschoben, welcher sich durch eine vollkommene Mundlosigkeit auszeichnet; das

<sup>1</sup> Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita*. Jena 1881. p. 12.

<sup>2</sup> Ich will hier beiläufig bemerken, dass nach meinen an *Beroe* angestellten Untersuchungen auch bei diesem Thiere die Lage des Blastopors mit der des künftigen Mundes übereinstimmt.

Osculum bricht erst lange nach dem Festsetzen, resp. nach der Skelettbildung durch. Dieses Beispiel zeigt uns noch, dass die oben vermuthete Abkürzung in der Entwicklung sich nicht auf einmal, sondern so zu sagen etappenweise eingestellt hat. Das erste Abkürzungsstadium hat nur die frühzeitige Entodermbildung und dessen Einschließen ins Innere der Larve erreicht. Bei einem solchen Sachverhalte leuchtet es von selbst ein, dass von den mehreren Gastrulae wenigstens eine (oder einige) eine mehr oder weniger rein adaptive Bedeutung hat. Von diesem Gesichtspunkte können die Verschiedenheiten der Gastrulae, welche eine solche Schwierigkeit der Gastraea-Theorie darbieten, als ähnliche embryologische Erscheinungen aufgefasst werden, wie etwa die verschiedene Embryonalkrümmung bei so nahe verwandten Thieren, wie Isopoden und Amphipoden.

Wenn es bei einigen Thieren zu einer Hypergastrulation kommt, so können andere Thiere als Beispiele der Bildung von Pseudogastrulae, d. h. von Gastrula ähnlichen, aber ihnen durchaus nicht entsprechenden Stadien angeführt werden. So behauptet KÖLLIKER<sup>1</sup>, dass die von E. VAN BENEDEN beim Kaninchen beschriebene Gastrula einem solchen Stadium durchaus nicht entspricht, da das bleibende Ektoderm von dem Entoderm VAN BENEDEN'S abstammt etc. Auch habe ich mich gegen die von E. VAN BENEDEN bei *Dicyema* angenommene Gastrula ausgesprochen<sup>2</sup>, welche höchst wahrscheinlich ebenfalls eine Pseudogastrula repräsentirt. Ein interessantes Beispiel eines solchen Stadiums bieten uns die cyclostomen Bryozoen dar. Die von BARROIS bei mehreren Gattungen (*Phalangella*, *Crisia*, *Diastopora*) beschriebenen Gastrulae sind eben reine Pseudogastrulae, wie ich mich bei der Untersuchung verschiedener Cyclostomata, namentlich der *Discoporella radiata* überzeugt habe. Das Entoderm bildet sich viel früher, als dies von BARROIS<sup>3</sup> angegeben wurde, aus; ich habe dasselbe, allerdings in einem noch wenig entwickelten Zustande, bereits auf dem frühesten von mir beobachteten Embryonalstadium wahrgenommen (Fig. 64). Bei einem größer gewordenen Embryo bilden die Entodermzellen eine ganze Schicht abgeplatteter Zellen (Fig. 62), so dass das betreffende Stadium eine sog. Diblastula repräsentirt. Der Zustand, welcher einer wirklichen Gastrulation entspricht, muss also schon früher abgelaufen sein. Eine Hälfte der Diblastula stülpt sich nun in ganz ähnlicher Weise ein, als dies bei der Bildung

<sup>1</sup> Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift. Leipzig 1882. p. 38.

<sup>2</sup> Untersuchungen über Orthonectiden. Diese Zeitschrift. Bd. XXXV. 1884. p. 300.

<sup>3</sup> Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires. Lille 1877. p. 61 ff. Taf. III.

einer radiären Invaginationsgastrula erfolgt (Fig. 63). Die Einstülpungshöhle ist Anfangs sehr seicht und der Pseudoblastoporus beinahe kreisrund (Fig. 64). Die weiter fortschreitende Invagination übt einen Druck auf das Entoderm aus, so dass die Darmhöhle zu einem spaltförmigen Lumen wird (Fig. 65). Noch auf diesem Stadium kann man leicht verführt werden den beschriebenen Embryo für eine dreiblättrige Gastrula anzunehmen, obwohl bereits am Grunde der Invaginationshöhle ein verdächtiger Zapfen zum Vorschein kommt. Die Weiterentwicklung desselben überzeugt uns bald, dass wir es hier mit einem sog. Saugnapfe zu thun haben, einer Bildung, welche bei den Bryozoenlarven überhaupt sehr häufig vorkommt (Fig. 66). Der eingestülpte Sack ist demnach eine Ektodermbildung, welche größtentheils die Saugnapfscheide darstellt und an der Basis den Saugnapf selbst erzeugt. Während des Festsetzens kommt der letztere aus seiner Scheide heraus und dient zur Anheftung der Larve. Der eigentliche Entodermsack bleibt noch längere Zeit geschlossen; bei der fertigen Larve bricht er jedoch durch eine centrale kreisrunde Öffnung durch, so dass wir schließlich eine sekundäre, mit einem Saugnapfe versehene gastrulaähnliche Form erhalten (Fig. 67).

Odessa, den 2/14. Mai 1882.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel XIX und XX.

Fig. 1—14 beziehen sich auf *Echinus miliotuberculatus*.

Fig. 1. Ein Stück des unteren Theiles eines Embryo während der ersten Bildung von Mesodermzellen. Ocular 3 + Syst. 9 (trocken) von HARTNACK. Osmiumdämpfe.

Fig. 2. Ein Haufen Mesodermzellen einer 48stündigen Larve von oben betrachtet. 3 + 7. Osmiumsäurepräparat.

Fig. 3. Eine Larve 20 Stunden nach der Befruchtung im optischen Längsschnitte. 3 + 7. Osmiumsäure.

Fig. 4. Eine ebenfalls 20stündige, aber bereits in der Gastrulation begriffene Larve von der Gastralfläche aus betrachtet. 3 + 5. Nach dem lebenden Objekte.

Fig. 5. Dieselbe Gastrula im optischen Längsschnitte. 3 + 5. Nach dem lebenden Objekte.

Fig. 6. Ein weiteres Gastrulastadium. Von der Gastralfläche. 3 + 5. Nach dem lebenden Objekte.

Fig. 7. Dasselbe im optischen Längsschnitte. 3 + 5. Nach dem lebenden Objekte.

Fig. 8 und 9. Eine etwas ältere Gastrula mit beginnender Skelettbildung. 3 + 5.

Fig. 10. Eine 23stündige Gastrula von der Gastralfläche, 3 + 5. Nach dem lebenden Objekte.

Fig. 11. Eine isolirte skelettbildende Mesodermzelle derselben Larve, 3 + 8. Nach dem lebenden Objekte.

Fig. 12. Dieselbe Larve im optischen Längsschnitte.

Fig. 13. Ein 39stündiger Pluteus zur Zeit der Mundbildung. Das Skelett ist weggelassen, 3 + 5. Nach dem lebenden Objekte. *o*, Mundbucht.

Fig. 14. Die Afteröffnung derselben Larve, 3 + 8.

Fig. 15—28 bezieht sich auf *Lineus lacteus*.

Fig. 15. Eine Blastula, 3 + 7. Osmiumsäure. Glycerin.

Fig. 16. Ein weiter entwickeltes Stadium während der begonnenen Mesodermbildung (*m*). 3 + 5. Essigsäure. Glycerin.

Fig. 17. Eine Blastula mit verdicktem Entoderm, 3 + 5. Osmiumsäure. Glycerin.

Fig. 18. Derselbe Embryo von oben.

Fig. 19. Ein frühes Gastrulastadium von der Gastralfläche, 3 + 5. Osmiumsäure. Glycerin.

Fig. 20. Derselbe Embryo im optischen Längsschnitt.

Fig. 21. Derselbe Embryo um 90° gedreht.

Fig. 22. Eine bilateralsymmetrische Gastrula von der Gastralfläche, 3 + 5. Osmiumsäure. Glycerin.

Fig. 23. Dieselbe Gastrula im Frontalschnitte.

Fig. 24. Dieselbe Larve im Sagittalschnitte.

Fig. 25. Ein zwei Tage altes Pilidium von der Gastralfläche, 3 + 5. Nach dem lebenden Objekte.

Fig. 26. Dasselbe Pilidium im Sagittalschnitte, 3 + 5.

Fig. 27. Ein etwas weiter entwickeltes Pilidium von der Gastralfläche, 3 + 5. Nach dem lebenden Objekte.

Fig. 28. Dasselbe Pilidium im Sagittalschnitte.

Fig. 29—40 beziehen sich auf *Phoronis hippocrepina* und sind alle nach Präparaten in saurem Karmin und Glycerin bei 3 + 5 angefertigt. Die Wimperhaare sind überall weggelassen.

Fig. 29. Eine Blastula mit verdicktem Entoderm.

Fig. 30. Eine weiter entwickelte Blastula mit Mesodermzellen *m*.

Fig. 31. Das früheste Gastrulastadium.

Fig. 32. Eine weiter entwickelte Gastrula von der Gastralfläche.

Fig. 33. Dieselbe Gastrula im Sagittalschnitte.

Fig. 34. Ein noch älteres Gastrulastadium von der Gastralfläche.

Fig. 35. Dasselbe im Sagittalschnitte.

Fig. 36. Dasselbe in einer Zwischenlage, um die Furche *s* zu zeigen.

Fig. 37. Ein weiter entwickeltes Stadium mit bereits verstrichener Furche. *m*, Visceralblatt des Mesoderms; *m'*, Dermalblatt desselben.

Fig. 38. Derselbe Embryo auf 90° um die Längsachse gedreht. *an*, After.

Fig. 39. Derselbe Embryo im Profil. *m*, *m'* wie in Fig. 37.

Fig. 40. Eine Larve mit großem Kopflappen von der Gastralfläche.

Fig. 41. Eine weiter entwickelte Larve.

Fig. 42—45 beziehen sich auf *Polygordius flavocapitatus* und sind nach mit Osmiumdämpfen bearbeiteten Präparaten dargestellt.

Fig. 42. Eine Gastrula von der Gastralfläche, 3 + 9.

Fig. 43. Dieselbe Gastrula im optischen Längsschnitte. 3 + 9. *c*, Auftreibung der Eihülle.

Fig. 44. Eine weiter entwickelte Gastrula mit begonnener Oesophagealeinstülpung. 3 + 9.

Fig. 45. Eine freischwimmende Larve mit eingestülptem Oesophagus *oe*. 3 + 8.

Fig. 46—60 beziehen sich auf *Ascidia mentula*. Sämmtliche Embryonen nach dem Leben bei 3 + 5 (mit Ausnahme der Fig. 53) gezeichnet.

Fig. 46. Eine 32zellige Blastula.

Fig. 47. Das letzte Blastulastadium mit symmetrischer Anordnung der Zellen, von der Gastralfläche aus.

Fig. 48. Dasselbe Stadium im optischen Längsschnitte.

Fig. 49. Ein frühes Gastrulastadium von der Gastralfläche aus betrachtet.

Fig. 50. Dasselbe im optischen Längsschnitte.

Fig. 51. Dasselbe vom hinteren Ende aus betrachtet.

Fig. 52. Derselbe Embryo eine viertel Stunde später.

Fig. 53. Zwei Konturen des Blastopors einer Gastrula, wovon der zweite (innere) anderthalb Stunden nach dem ersten entnommen wurde. 3 + 7.

Fig. 54. Ein weiteres Gastrulastadium mit herzförmigem Blastopor.

Fig. 55. Derselbe Embryo im optischen Längsschnitte.

Fig. 56. Derselbe in die Lage gebracht um die Furche *s* zu zeigen.

Fig. 57. Ein weiter entwickelter Embryo mit ringförmiger Chorda *ch*.

Fig. 58. Derselbe mit der Furche *s*.

Fig. 59. Das letzte Gastrulastadium mit dem kleinen Blastopor und zwei Reihen von Nervenzellen.

Fig. 60. Derselbe Embryo mit der Furche *s*.

Fig. 61—67 beziehen sich auf *Discoporella radiata*.

Fig. 61. Eine Diblastula mit nur wenigen Entodermzellen. 4 + 8. Essigsäure.

Fig. 62. Eine weiter entwickelte Diblastula mit großer Gastralhöhle. 3 + 8.

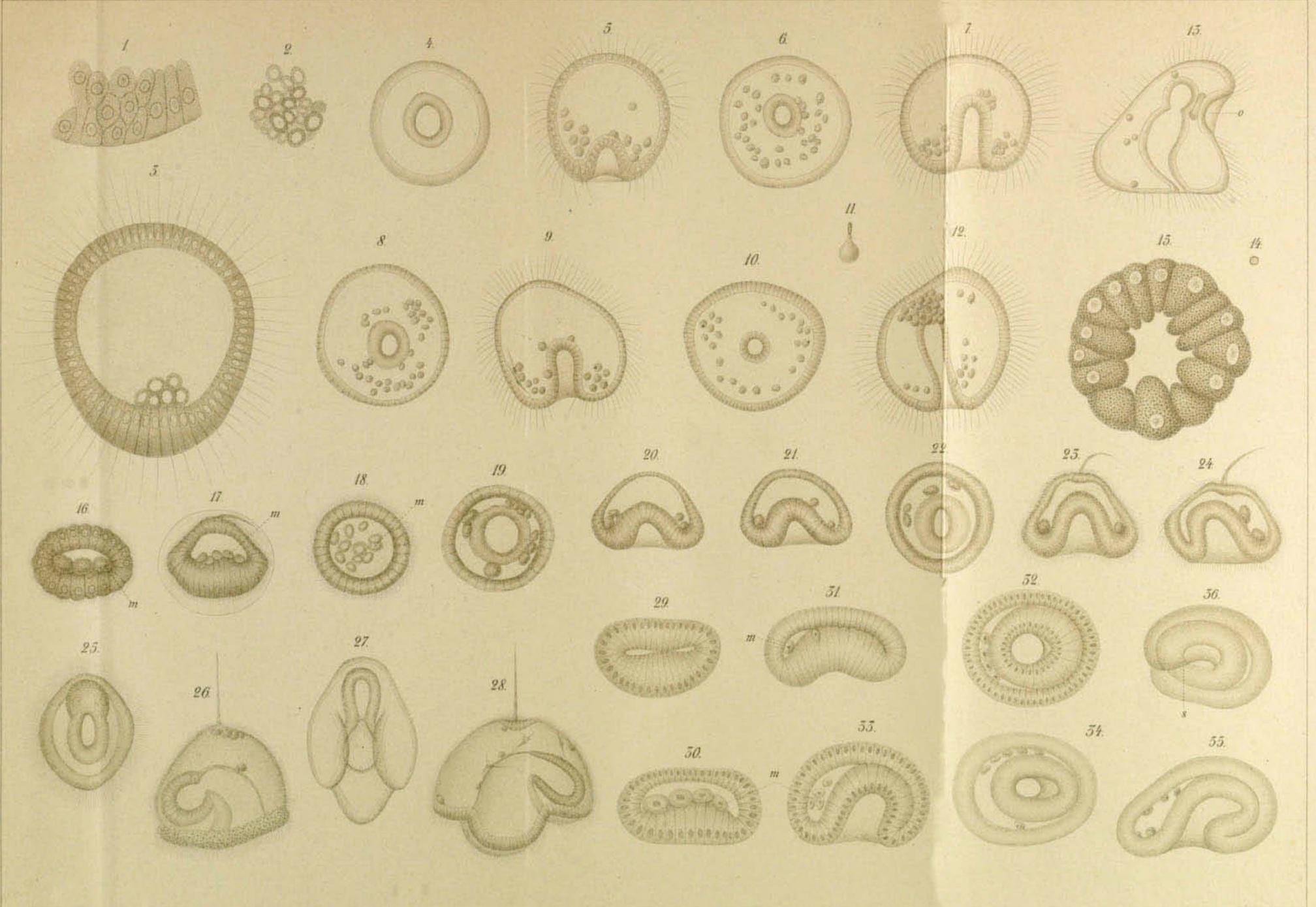
Fig. 63. Eine Pseudogastrula im optischen Durchschnitte. 3 + 8. Essigsäure.

Fig. 64. Ein weiter entwickeltes Stadium von der Pseudogastralfläche. 3 + 8.

Fig. 65. Eine noch weiter entwickelte Pseudogastrula mit tiefer Saugnapfeinstülpung. 3 + 7.

Fig. 66. Eine frei schwimmende Larve mit entwickeltem Saugnapfe. 3 + 7.

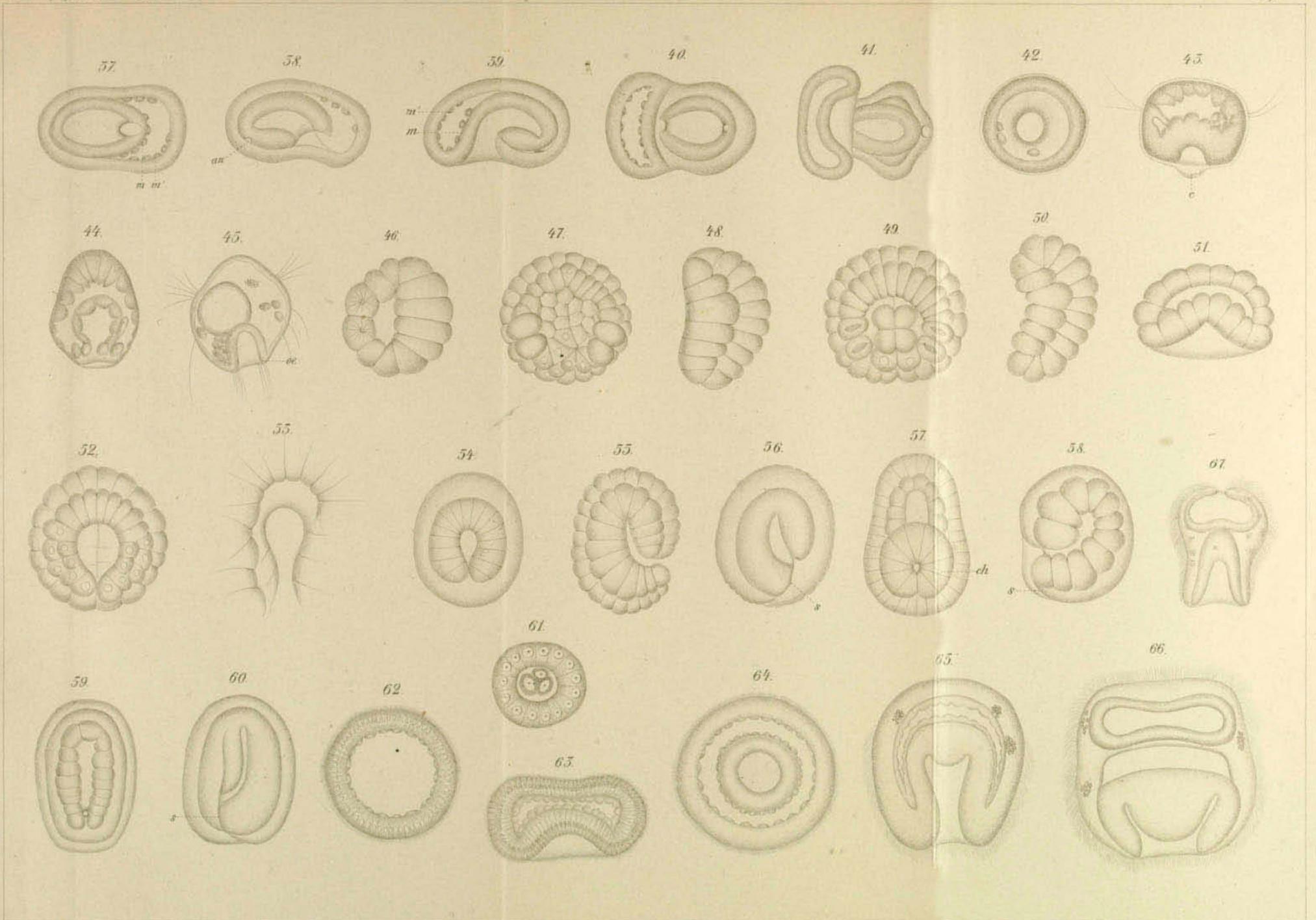
Fig. 67. Eine festgesetzte Larve mit Mundöffnung und zum Theil ausgestülptem Saugnapfe.



St. Metchnikoff del.

Verlag v. W. Engelmann, Leipzig.

Lith. Anst. W. Winter, Frankfurt a/M.



El. Metchnikoff del.

Printed by Engelmann's Lithy

Lith. Anst. v. Werner & Walter, Frankfurt a/M.