

bindung mit den Ergebnissen über die Verbreitung anderer Gruppen wirbelloser Tiere, sowie der wasserbewohnenden Wirbeltiere der Alpenseen den wissenschaftlichen Kreisen vorlegen zu können.

Die gegenwärtige Mitteilung, speziell über eurhyaline Rotiferen hochgelegener Gewässer, dürfte das Interesse für Gewinnung neuer und ausgedehnterer Untersuchungsergebnisse über die Süßwasserbewohner, die gleichzeitig jetzt noch im Meerwasser leben oder mit Meeresbewohnern in nächster Verwandtschaft stehen, neuerdings wachrufen, wie dies auch von anderer Seite durch das Studium der Ostrakoden geschieht.

Dass derartige Studien in ausgedehnteren Alpengebieten, wenn auch mehrere Arbeiter sich denselben widmen, nur langsam fortschreiten können, bedarf wohl kaum erwähnt zu werden. Es sind deren Ergebnisse eben in Geduld abzuwarten. Die Alpen und besonders ihre Gewässer, Quellen, Moore, in unterirdischen Räumen angesammelte Wasser, kleinere und größere Seen bergen noch manchen wissenschaftlichen Schatz. Diese Schätze zu heben, dazu bedarf es auch vor allem der Zeit, abgesehen von den vielen anderen Faktoren.

Ueber die Spezifikation der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge.

Von **Wilhelm Roux** in Innsbruck.

Es wird jetzt von zwei Autoren der Versuch gemacht, eine Reihe von Thatsachen, die ich experimentell ermittelt habe, in wesentlich anderer Weise zu deuten, als es von mir gesehehen ist. Ich habe aus den bezüglichen Thatsachen gefolgert, dass die normale individuelle Entwicklung von Anfang an ein System bestimmt gerichteter Vorgänge ist, welches in festen Beziehungen zu den Hauptrichtungen des späteren Embryo steht, derart dass jede der ersten vier Furchungszellen nicht bloß einem bestimmten Viertel des Embryo räumlich entspricht, sondern auch für sich im Stande ist, dieses Viertel hervorzubilden. Letzteres schloss ich daraus, dass ich aus halben resp. Viertel- und Dreiviertelstücken halbe resp. Viertel- und Dreiviertel-Embryonen erhielt. Diese Art der Bildung des Embryo aus einzelnen selbständig sich entwickelnden Stücken habe ich als Mosaikarbeit bezeichnet. Jede dieser ersten Furchungszellen erhält daher nach meiner Meinung einen dieser besonderen Leistungen entsprechenden Teil desjenigen Idioplasm, welches durch die Befruchtung aktiviert worden ist. Dieses Material ist nach meiner Auffassung vorzugsweise im Zellkern enthalten und wird, soweit letzteres der Fall ist, durch die indirekte Kernteilung in entsprechender Weise qualitativ ungleich geteilt. Die beiden Annahmen dieses letzteren Satzes sind jedoch nicht unerlässlich notwendige Glieder meiner in ihren wesentlichen Teilen experimentell erwiesenen Auffassung.

Gegen diese Deutung meiner und danach von anderen Autoren ermittelte weitere bezüglicher Thatsachen hat H. Driesch auf Grund seiner Deutung der an sich sehr wertvollen Ergebnisse von ihm an Echinodermeneiern angestellter Versuche und O. Hertwig¹⁾ ohne eigene tatsächlichen Unterlagen auf Grund früherer Spekulationen und in Anlehnung an Driesch Einwendungen erhoben, wobei jedoch beide Autoren genötigt waren und auch nicht Anstand genommen haben, die vorliegenden Thatsachen teilweise zu vergewaltigen.

Die darauf bezüglichen Verhältnisse sind bereits von mir ausführlich dargelegt worden (Nr. 1); und die neuen seitdem von Driesch ermittelten Thatsachen passen durchaus zu der von mir vertretenen Auffassung, so dass keine Veranlassung vorliegt, dieselbe abzuändern.

Es ist nicht möglich, die vielen Thatsachen und ihre Deutung in der Kürze, die diese Zeitschrift vorschreibt, nochmals zu schildern und kritisch zu erörtern.

Aus dem gleichen Grunde halte ich es auch nicht für der Sache dienlich, dass Driesch jüngst eine vorläufige Mitteilung über seine derzeitige Auffassung (Nr. 9 dieser Zeitschrift) publiziert hat, in welcher er ebenso willkürlich wie mit den Thatsachen auch mit den Gegen Gründen verfährt, noch dazu ohne dieselben mitzuteilen, so dass der Leser auf D.'s Urteil angewiesen bleibt.

Dies veranlasst mich zu einer Entgegnung. Bei der hier nötigen Kürze kann es jedoch nicht der Zweck der folgenden Zeilen sein, den Leser über den ganzen Stand der Streitfragen zu orientieren, sondern ich beabsichtige bloß einige Punkte dieser Äußerungen D.'s richtig zu stellen und ein Argument von mir etwas weiter auszuführen, als es bisher geschehen war.

Da die Diskussion aber fundamentale Fragen der Entwicklungsmechanik der Organismen betrifft, so darf auch eine so eng beschränkte Behandlung des Themas Interesse beanspruchen; und gerade durch den Widerspruch und das dadurch veranlasste Ziehen weiterer Konsequenzen wird das Wesen der vorliegenden Probleme beleuchtet und dem allgemeinen Verständnisse näher gebracht.

Zunächst sind einige angebliche Berichtigungen Driesch's zu berichtigen.

Driesch stellt gegen Weismann, Wilson und mich in Abrede, dass er aus einem halben Echinodermenei eine halbe „Blastula“ erhalten habe. Die genannten Autoren haben dies wohl gleich mir den hier reproduzierten Figuren 5 u. 6 seiner Arbeit (s. Nr. 3) entnommen, indem sie dabei das Wort „Blastula“, übereinstimmend mit Selenka's

1) Jüngst hat O. Hertwig versucht, seinen Widerspruch nachträglich durch tatsächliches Beweismaterial zu stützen (Sitzungsber. der k. preuß. Akad. der Wiss. zu Berlin, Mai 1893), dessen Unrichtigkeit ich jedoch auf Grund früher angestellter Versuche sogleich darthun konnte (Anat. Anz., 1893, Nr. 18).

Anwendung desselben auf Echinodermen (s. Nr. 4 Taf. VIII Fig. 60 nebst Erklärung), in der allgemeinen Bedeutung als „Keimblase“, d. h. als rundliches Gebilde mit relativ großer Höhle und entsprechend dünner Wandung gebrauchten, wie es auch bei Vergleichung zwischen verschiedenen Tierklassen allein verwendbar ist. Ein Stadium, welches der viel späteren, von Driesch unter Abweichung von Selenka ausschließlich als „Blastula“ bezeichneten Bildung entspricht, gibt es z. B. bei Amphibien nicht, so dass diese nach Driesch gar kein Blastulastadium hätten.

Die Bezeichnung „typische Morula“ will D. jetzt ebenfalls willkürlich auf „das letzte der Blastulabildung (letztere in seiner eben erörterten Auffassung genommen) vorhergehende Furchungsstadium“ beschränken; ein Vorgehen, welches wieder zu „Missverständnissen“ und „Berichtigungen“ Veranlassung geben kann, da dadurch diejenige Bildung, welche von den genannten Autoren und mir als Blastula bezeichnet worden ist, nach D. noch nicht einmal eine Morula wäre.

Weiterhin findet D. es unzutreffend, dass ich bei der Bildung der normalen und der halben Morula von Umordnung des Eimateriales spreche; er sagt: „Was soll die Semimorula mit Umlagerung zu thun haben, wo sie doch gerade die Folge des Liegenbleibens der Zellen am Orte ihrer Entstehung ist“. Ich ersuche den Leser, die linke Hälfte der hier reproduzierten Fig. 6 Driesch's mit der rechten Hälfte, welche letztere die nicht weiter geteilte, nur vielleicht beim Absterben ein wenig mehr gerundete andere Zelle des Zweizellenstadiums darstellt, zu vergleichen. Mir scheint, es muss bei der Umbildung der früheren linken so gestalteten Zelle zu der dargestellten entwickelten Form der linken Eihälfte mit der Furchung zugleich eine sehr erhebliche und zwar in ihrem Endresultat typische Materialumlagerung vor sich gehen, da die einfache Zelle solid und nicht entsprechend der entwickelten Form ausgehöhlt ist. Von einem Entstehen der Semi-blastula durch Liegenbleiben des Materiales der entsprechenden Zelle des Zweizellenstadiums, worum es sich hier handelt, kann also wohl nicht die Rede sein. Ob diese typische Materialumlagerung bloß während der einzelnen Zellteilungen oder noch unter nachträglichen Verschiebungen der bereits vollkommen gesonderten Zellen stattfindet, ist hier ohne Bedeutung.

In dieser typischen Materialumlagerung zu einer hohlen Halbkugel bekundet sich nach meiner Meinung sicher das Vermögen dieser einen Zelle, eine wahre Halbbildung zu produzieren. Wenn nach Driesch und Hertwig jede der beiden ersten Furchungszellen beide einander vollkommen gleich sind, und es unter normalen Verhältnissen allein durch die Wechselwirkung dieser beiden Zellen aufeinander bedingt ist, dass jede der Zellen bloß eine halbe Morula hervorbringt, so müsste nach Tötung oder nach Entfernung der einen von beiden Zellen, die andere sich sogleich zu einer ganzen Hohl-

kugel entwickeln, wie es nach Wilson beim *Amphioxus* im gleichen Falle geschieht (ohne dass jedoch aus letzterem Verhalten sicher zu folgern wäre, dass beim *Amphioxus* diese Zellen schon unter normalen Verhältnissen vollkommen einander gleich wären; sondern dieses Verhalten kann auf frühzeitigerem in Thätigkeit treten des nicht durch die Befruchtung, sondern erst durch den Defekt aktivierten Postgenerationsplasson oder auch bloß auf abnormer Verschiebung der Zellen beruhen; s. u. Seite 616)).

Aus Driesch's angeblicher Berichtigung gewinnt der Leser weiterhin den Eindruck, dass die für die Deutung der ersten Entwicklungsvorgänge so wichtige Angabe, beim Seeigel entstehe aus dem halben Ei eine echte Semimorula von der Form einer hohlen Halbkugel, eine ihm von mir gemachte falsche Unterstellung sei; denn die Nicht-hohlheit der Semimorula resp. Semiblastula ist die Grundlage seiner ganzen bezüglichen Erörterungen, ohne welche dieselben keinen Sinn haben; auch sagt er jetzt S. 304 direkt: „Die Semimorula ist also ein als Form in toto gar nicht gekennzeichnetes Gebilde“.

Um dem Leser die Möglichkeit zu einem eigenen Urteil zu gewähren, habe ich Driesch's bezügliche Figuren 5 u. 6 hier reproduzieren lassen und zwar nach den aus seiner Tafel ausgeschnittenen, dem Manuskripte beigefügten Originalen.

Fig. 1.

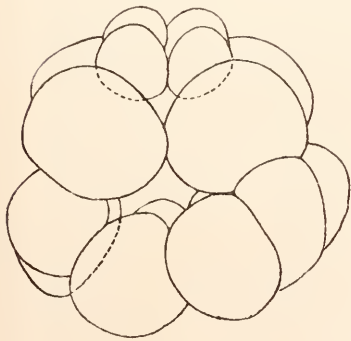


Fig. 5.

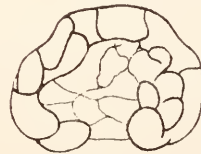
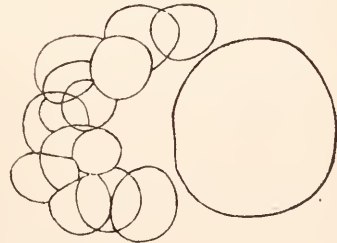


Fig. 6.



Nach Driesch reproduziert.

Ein Blick auf diese Figuren wird über die Berechtigung des Beginns Driesch's belehren. Zudem hat D. früher (Nr. 3 S. 167) gesagt: „Die Furchung isolierter Furchungszellen des 2-Zellenstadiums von *Echinus mikrotuberculatus* ist also eine Halbbildung, wie sie von Roux für operierte Froscheier beschrieben worden ist“. Es war aber der Kernpunkt meiner Beobachtungen, dass die

Semimorula des Frosches hohl war. Und vorher findet sich bei D. die Stelle: „5 $\frac{1}{2}$ Stunden nach der Befruchtung beginnt das eigentliche Interesse des Versuches; indem nämlich im Sinne absoluter Selbstdifferenzierung die letzterwähnte Teilung eine typische Hälfte des Sechszellenstadiums, wie es oben (Fig. 1) dargestellt ist, in Erscheinung treten lässt“. Diese Fig. 1 D.'s ist hier unter gleicher Nummer reproduziert und stellt die junge Morula mit großer Furchungshöhle dar; also ist wohl zu vermuten, dass die „typische Hälfte“ davon auch hohl gewesen sei. D. sagt ferner: „der Halbkeim bot das Bild einer vielzelligen offenen Halbkugel dar, wenn auch die Mündung etwas verengt erschien“. In seiner letzten Publikation dagegen sagt er (Nr. 2 S. 303): „Fig. 2 zeigt Bilder der Halfurchung eines *Echinus*-Eies, bei welcher von einer Semimorula, d. h. einer Halbkugel gar keine Rede sein kann, und bei *Sphaerechinus* ist das immer so“.

Wenn Driesch diese früheren, tatsächlichen Angaben desavouieren will und nach so deutlichen Aussprüchen und Abbildungen die Semimorula der Echinodermen als „ein als Form in toto gar nicht gekennzeichnetes Gebilde“ bezeichnet, so weiß ich nicht, welche seiner anderen tatsächlichen Angaben wir als so sicher ansehen dürfen, dass er sie nicht auch widerruft. Und ich habe schon (Nr. 1) betont, dass das Vorkommen solider, rundlicher Semimorulae neben dem Vorkommen hohler halbkugelförmiger für unsere Frage ohne Bedeutung ist; da die letztere Bildung die typische, besondere gestaltende Kräfte bekundende Form darstellt, statt welcher durch geringe Störungen der Tätigkeit dieser Kräfte, wie sie bei Halbbildungen leicht vorkommen können, die nichts besonderes repräsentierende erstere Form hervorgehen kann. Wenn bei *Amphioxus* und *Sphaerechinus* die ersten Furchungszellen etwas weniger fest aneinander haften als bei anderen Eiern, können geringe Erschütterungen stets die Bildung einer Semimorula verhindern, auch wenn die Tendenz dazu vorhanden ist.

Für Driesch dagegen ist jetzt (Nr. 3 S. 304) „die Halbkugel ein in gewissem Sinne zufälliges Resultat“, das dadurch entsteht, dass die Zellen der betreffenden Eier „weniger stark an einander gleiten“ als in den anderen Fällen, so dass sie an dem Orte liegen bleiben, wo sie entstanden sind. Es würde richtiger gewesen sein zu sagen: die annähernd kugelige solide Semimorula ist ein in gewissem Sinne zufälliges Resultat, welches dadurch entsteht, dass die Zellen durch abnormes Aneinandergleiten von dem Orte hinweg gekommen sind, an den sie durch die, eine typische Halbbildung produzierenden Kräfte hingelagert worden sind oder bei mangelnden Störungen hingelagert worden wären. Um sich von der Notwendigkeit besonderer, gestaltender resp. ordnender Kräfte bei der Produktion einer hohlen Halbkugel aus einer soliden, sich wiederholt teilenden abgerundeten Halbkugel (wie Fig. 6 linke Hälfte) zu überzeugen, empfehle ich D., aus Thon diese Vorgänge nachzumodellieren und zu

versuchen, zu welchem Resultat er allein mit dem Mechanismus der Halbierung und Abrundung der Stücke gelangt.

Aber wenn auch D. das wesentlichste Charakteristikum der Semimorula resp. Semiblastula, die halbe Kugelschalenform jetzt in Abrede stellt, so bleibt doch noch die gleichzeitige und vollkommen selbständige, ebenfalls auf Echinodermen bezügliche Beobachtung von K. Fiedler (5), welcher aus einer der beiden ersten Furchungszellen, noch dazu nach vollkommener Entfernung der anderen Zelle, in drei Fällen je eine „halbe Blastula“ gewonnen hat, von der er sagt: „die überlebende der beiden ersten Blastomeren lieferte eine aus zahlreichen kleinen Zellen bestehende hohle Halbkugel. Die anfangs weite Oeffnung verengte sich nach einigen Stunden sehends, worauf leider Absterben eintrat“.

Die Umdeutung, welche D. zu Gunsten seiner Auffassung mit den Ergebnissen L. Chabry's an Ascidien vorgenommen hat, ist bereits von D. Barfurth als unzutreffend (6) dargelegt worden.

Ebenso rasch fertig wie hier mit Thatsachen ist Driesch auch auf theoretischem Gebiete, welches wir jetzt betreten. Die Argumentationen des Gegners bezeichnet er einfach als unzutreffend und ersetzt den Mangel an Beweisen dafür sowohl wie für seine eigene Auffassung durch apodiktischgeformte Aeußerungen. Er engagiert sich überhaupt noch viel zu sehr für Unbekanntes durch bestimmte sichere Aussprüche über dasselbe.

Von zahlreichen auf zu flüchtiger Redaktion beruhenden Unzutreffendheiten im Ausdruck, welche D.'s Publikationen, besonders für einen Gegner seiner Auffassungen trotz nicht zu kondensierter Darstellung und übersichtlicher Anordnung des Stoffes, schwerverständlich machen und viel guten Willen sowie reichliche Zuthat eigenen Salzes seitens des gewissenhaften Lesers erfordern, um nicht zahlreiche Widersprüche in ihnen zu finden, sowie von nebensächlichen unrichtigen Reproduktionen meiner Auffassungen sehe ich ab und begnüge mich, die Punkte zu erörtern, denen ein allgemeineres Interesse zukommt.

Aus den Beobachtungen von Pflüger, mir und Driesch, dass durch Druck auf das sich teilende Ei und aus Driesch's eigener Wahrnehmung, dass auch durch Einwirkung abnormer Wärme auf das Ei die Furchung in abnorme Bahnen gelenkt werden kann, folgert Driesch (Nr. 3 S. 55) jetzt, im Gegensatz zu seiner früheren Meinung, dass „die normale Furchung keine Selbstdifferenzierung (Roux) ist“.

Dies Urteil beruht auf ungenügender Kenntnis der von mir gegebenen Definition des Begriffes der Selbstdifferenzierung. Da ich wiederholt bemerkt habe, dass die richtige Anwendung dieses, für unsere kausalen Forschungen notwendigen Begriffes einige Schwierigkeiten in sich birgt, so will ich ihn hier nochmals erläutern.

Das Wort **Selbstdifferenzierung** und sein Gegenteil die **abhängige Differenzierung** beziehen sich auf den Sitz der Veränderungsursachen

eines räumlich oder bloß in Gedanken abgegrenzten, sich verändernden Gebildes. Liegen die Ursachen dieser Veränderungen in dem so abgegrenzten Gebilde selber, so bezeichne ich die Veränderung als Selbstdifferenzierung dieses Gebildes, und zwar dies auch dann, wenn zu dieser Veränderung die Zufuhr von Energie, sei es in Form von Wärme, Sauerstoff, flüssiger oder fester Nahrung etc., von außen her nötig ist. Der Ausdruck Selbstdifferenzierung soll sich bloß auf die spezifischen Ursachen der Veränderung, auf die Ursachen der Art, Oertlichkeit, Zeit und Intensität der Veränderung beziehen.

Werden diese Eigenschaften der Veränderung nicht durch diese Zufuhr von außen bestimmt, so stellt diese Zufuhr bloß eine, vielleicht unerlässliche, Vorbedingung der Veränderung, aber nicht die spezifische Ursache derselben dar; diese Zufuhr kann alsdann auch schon lange vorher stattgefunden haben, ohne dass die Veränderung stattfindet.

Ich habe nun früher gezeigt, dass die aus typisch gestaltenden und qualitativ sondernden Vorgängen sich zusammensetzende normale Furchung beim Froscheie auch dann normal verläuft, wenn das Ei auf einer senkrecht stehenden, langsam rotierenden Scheibe fixiert ist, so dass also Schwerkraft, Erdmagnetismus, Licht- und Wärmestrahlen in stetig wechselnder Richtung auf das Ei wirken, also keine typisch gestaltenden Wirkungen an ihm hervorbringen können. Es sind somit zum normalen Verlaufe der Furchung keine gestaltenden äußeren Einwirkungen nötig; die normale Furchung des Eies ist daher als Selbstdifferenzierung zu bezeichnen, obgleich ein gewisses Maß von Wärmezufuhr unerlässliche Vorbedingung ist. Der normale Ablauf der Furchung ist ferner abhängig von der normalen Gestalt des Eies; da das Ei diese früher erlangte Gestalt aber gleichfalls ohne äußere gestaltende Einwirkungen einhält, sind solche wiederum zur normalen Furchung nicht nötig. Daraus aber, dass Druck und höhere Wärme den gestaltlichen und damit vielleicht auch qualitativen Verlauf der Furchung zu ändern vermögen, kann nicht geschlossen werden, dass die spezifischen Ursachen der normalen, gestaltlichen und qualitativ sondernden Vorgänge der Furchung nicht im Eie selbst gelegen seien. D.'s Widerspruch ist somit hinfällig.

Wenn man von Selbstdifferenzierung spricht, muss man genau genommen immer das Ganze oder den Teil, welchen man dabei im Auge hat, nennen. Man kann nicht sagen: „die Entwicklung ist Selbstdifferenzierung“, denn diese Aeußerung bezieht sich nicht auf ein abgegrenztes Gebilde oder Stück, sondern auf die Vorgänge der Entwicklung; jede Entwicklung ist Veränderung; und jede Veränderung beruht auf Wechselwirkung, da nichts seinen Zustand von selbst ändern kann.

Es ist daher auch nicht richtig ausgedrückt, wenn D., um mir zu opponieren (Nr. 2 S. 303) sagt: „die direkte (scil. normale) Entwicklung ist keine Selbstdifferenzierung sondern korrelative Differenzierung“;

er hätte sagen müssen: die direkte Entwicklung (NB. des Eies) ist keine Selbstdifferenzierung der einzelnen Blastomeren; oder wenn seine Opposition eine allgemeine sein soll, hätte sie lauten müssen: bei der direkten Entwicklung des Eies kommt keine Selbstdifferenzierung einzelner Zellen oder Zellkomplexe vor. Das würde dann im Sinne von O. Hertwig heißen: Die direkte Entwicklung des Eies findet nur unter Wechselwirkungen aller Zellen desselben untereinander statt.

Es ist ferner nicht zweckmäßig und muss zu Missverständnissen führen, dass D. fortfährt, entgegen dem Sprachgebrauche die aus einem halben Ei hervorgegangenen ganzen Embryonen als Teilbildungen zu bezeichnen, zumal nachdem ich dem Sprachgebrauche entsprechend als Teilbildungen (Meroplasten) halbe-, Viertel- und Dreiviertel-embryonen bezeichnet habe. Man nimmt nicht ein ganzes fertiges Haus, das aber bloß aus der Hälfte des ursprünglich dazu bestimmten Materials erbaut ist, ein Teilgebilde, ein Teilhaus. Die von mir eingeführten Bezeichnungen Halbei-Ganzbildungen (Semioholoplasten), Dreiviertel-Ganzbildungen sind vollkommen bezeichnend und schließen daher jedes Missverständnis aus. Ich werde daher bei ihrer Verwendung verbleiben und glaube, dass die Verwirrungen, die durch D.'s Bezeichnungsweise entstehen, ihm zur Last fallen.

Die hauptsächlichste theoretische Differenz zwischen Driesch sowie O. Hertwig einerseits und mir andererseits besteht darin, dass erstere Autoren behaupten, die ersten (8 resp. 16 oder 32) Furchungszellen seien in ihrem Wesentlichen vollkommen gleichwertig, nur in Unwesentlichem von einander ein wenig verschieden; jede gleiche also wesentlich noch der ganzen Eizelle. D. folgert dies daraus, das aus jeder einzelnen der 2 resp. 4 ersten Furchungszellen infolge Tötung oder Entfernung der anderen Blastomeren (aber, wie wir sahen, meist erst nach vorgängiger Produktion einer deutlichen Halbbildung) gleichwohl ein ganzes Individuum entsteht; besonders aber leitet er dasselbe aus seinen jüngsten Versuchen ab, in welchen durch Pressen von Echinodermeneiern während der Furchung die Furchungskugeln, wie er mitteilt, so abnorm gelagert waren, dass unter vielen Versuchen jede Zelle neben jeder anderen zu liegen kam, mit dem Erfolg, dass gleichwohl daraus eine normal-gestaltete Pluteuslarve entstand.

D. nimmt auf Grund dieses normal-gestalteten Produktes ohne jeden Beweis als selbstverständlich an, dass auch die Bildungsweise desselben die normale sei, dass also die uns unbekannteren inneren Vorgänge bei dieser Entwicklung mit den Vorgängen bei der normalen Entwicklung im Wesen identisch seien. Er thut dies, obgleich es genügend bekannt ist, dass gleichgestaltete Produkte auf verschiedenen Wegen hervorgebracht werden können, dass z. B. bei der Regeneration nach Selbstteilung er-

wachsener Tiere oder nach künstlichem Defekt derselben, von bereits differenziertem aus die fehlenden Teile wieder und daher notwendiger Weise unter wesentlich anderen Vorgängen produziert werden, als bei der Entwicklung aus dem nicht differenzierten Ei; eine Thatsache, die mich zur Unterscheidung zweier Entwicklungsarten (Nr. 11 und 1) veranlasst hat: der direkten, bei den höheren Organismen allein die normale Art darstellenden Entwicklung aus dem nicht differenzierten Ei, und der indirekten Entwicklung oder der Entwicklung fehlender Teile eines Organismus von bereits entwickelten Teilen desselben aus.

Wenn D. den Nachweis erbracht hätte, dass die Vorgänge dieser Gestaltungen wirklich die normalen seien (was aber nicht ohne die Ermittlung dieser Vorgänge möglich gewesen wäre) so wäre sein und O. Hertwig's Schluss, dass die ersten 8—32 Furchungszellen nicht spezifisch differenziert, sondern gleichwertig seien, vielleicht als zutreffend zu bezeichnen.

Dann bliebe aber absolut unverstündlich, dass ich schon vor der ersten Furchung am normal gehaltenen Froschei alle Hauptrichtungen des Embryo sicher vorausbestimmen konnte, und dass bei Operationen am zweigeteilten Froschei nach Zerstörung der von mir als rechte oder linke, bei Anachronismen als cephalo oder kaudale Furchungszelle erkannten Zelle stets, wie vorausgesagt, ein linker resp. rechter, kaudaler resp. cephaler halber Embryo entstand. Dass ich dies mit Sicherheit voraussagen konnte, beweist, von allen anderen Argumenten abgesehen, absolut sicher, dass diese Bestimmungen bereits getroffen waren, dass also schon die beiden ersten Teilzellen des Eies nicht mehr gleichwertig waren.

Es ist selten, dass versucht wird, so unwiderleglichen Argumenten die Beweiskraft abzusprechen.

Warum entstand ferner nicht ein einziges Mal ein schief zu den Hauptrichtungen abgegrenzter halber Embryo? Ja was müsste überhaupt aus einer typischen halben, hohlen Semimorula, die sich nicht schließt, entstehen, wenn alle Zellen derselben gleichwertig sind?

Sehen wir für jetzt davon ab, dass es noch ganz unbekannt ist, welche wahre Bedeutung die unter so starken Deformationen des Eies gebildeten Furchungszellen im Verhältnis zu den normalen Furchungszellen der Stadien mit gleicher Zellenzahl haben, — für etwas geringere Deformationen habe ich nachgewiesen (Nr. 9 u. 10), dass eine der drei ersten Furchen noch der Medianebene entspricht — so wäre es die Hauptaufgabe D.'s zur Stütze seiner Auffassung gewesen zu beweisen, oder zum Mindestens auf Grund von Thatsachen wahrscheinlich zu machen, dass die Entwicklungsvorgänge die normalen seien; ohne dieses stehen alle seine, in apodiktischer Form geäußerten Folgerungen vollkommen in der Luft; sie beruhen auf einer *petitio principii*.

D. begnügt sich jedoch damit, für die von mir und Chun aus halben Frosch- und Ctenophoren-Eiern erhaltenen halben Embryonen eine Ableitung zu versuchen, die, wie früher gezeigt wurde, an sich schon hinfällig ist und selbst, wenn sie für diese Tiere zutreffend wäre, auf mein Hemitherium anterius des Kalbes (s. Nr. 1 S. 288) und auf die Halbbildungen von Echinodermen und Ascidien (Chabry) nicht anwendbar wäre. Der Versuch, die Echinodermen-Halbbildungen auf die oben dargelegte Weise zu beseitigen ist ebenso missglückt wie derjenige, die Halbbildungen der Ascidien auf dem Wege der Umdeutung zu eliminieren.

Ich vertrete dagegen die Ansicht (Nr. 1), dass bei den abnormen Verhältnissen halber oder stark gepresster, wie durch manche chemische Mittel z. B. Borsäure, Strychnin (Roux) geschädigter Eier früher oder später abnorme Bildungsvorgänge stattfinden, nämlich Gestaltungsvorgänge, die nicht durch die Befruchtung als solche veranlasst sind, sondern welche mit Vorgängen übereinstimmen, die bei der Re- und Postgeneration vorkommen und durch den Defekt resp. durch die Störung der normalen Anordnung ausgelöst werden, Vorgänge bei denen somit idioplastisches Material aktiviert wird und in herrschende Thätigkeit tritt, das bei der normalen Entwicklung gar nicht oder nur in minimaler, regulierender Weise thätig ist.

Wir haben ersteren Falles typisch ausgebildete, unzweifelhafte Halbbildungen, die auf einem bei den einen Tieren früheren, bei den anderen späteren Stadium auf einmal beginnen sich zu einem Ganzen zu kompletieren: ob das zunächst bloß durch nachträgliche Umlagerung und entsprechend nötige Umdifferenzierung oder auch sogleich mit unter Proliferation von Zellen geschieht, macht keinen wesentlichen Unterschied; diese Umlagerung und Umdifferenzierung müssen stets zusammen vorkommen und sind das Wesentlichste des Geschehens, ja bei der Regeneration der *Hydra* und der Postgeneration des Seeigels das ganz oder fast ganz Ausschließliche; die gleichzeitige Vermehrung von Zellen, die Proliferation, kann daher nur als ein dabei qualitativ nicht wesentlicher Nebenvorgang betrachtet werden.

D., der, wie sich inzwischen gezeigt hat, ebenfalls die Entstehung von Ganzbildungen aus Furchungsbruchteilen unter die Gesichtspunkte der Umlagerung und Proliferation gebracht hat, versteht jedoch darunter erheblich Anderes als ich, so dass unsere Differenz nicht, wie er meint, bloß eine scheinbare ist. D. erklärt nämlich diese beiden Vorgänge als prinzipiell verschieden und nimmt an, die Ganzbildung aus Furchungsbruchteilen durch Umlagerung käme bloß bei den einen (Echinodermen, Ascidien, Amphioxus), die Postgeneration durch Proliferation bei den anderen Tieren (Frosch, Ctenophoren) vor; und die Ergänzung durch Umlagerung rechnet er, wie sich aus seinen weiteren Folgerungen ergibt, willkürlich zur normalen s. direkten Entwicklung.

Der Gegensatz zwischen den beiderseitigen Ansichten wird noch dadurch illustriert, dass D. auch beim Amphioxus die Halbei-Ganzbildung durch Umlagerung entstehen lässt, obgleich er Wilson's Angabe annimmt, dass bei Amphioxus aus dem halben Ei gar nicht zuerst eine Halbbildung intendiert werde, sondern von der ersten Teilung der Halbeizelle an die Zellordnung einer ganzen Morula vorhanden sei, so dass eine nachträgliche Umordnung der gebildeten Zellen gar nicht nötig wäre. Dasselbe Geschehen wie bei Amphioxus nimmt D., da er etzt die Halbbildung, die echte Semimorula der Echinodermen verleugnet, auch für diese an. Wir beide verwenden also dieselben Bezeichnungen in wesentlich verschiedener Weise. Driesch's „Umordnung“ ist ein „mehr zufälliger Akt“, ein „stärkeres Gleiten der Zellen an einander“, wodurch ein rundlicher Zellhaufen entsteht und wodurch allein nach D.'s Auffassung schon die Bedingung zu einer Ganzbildung gegeben ist. Nach meiner Auffassung handelt es sich dagegen bei dem Schluss der Semimorula oder Semiblastula ebenso wie des Hemiembryo um ein in Thätigkeittreten ganz neuer, durch die Wirkung des Defektes aktivierter Gestaltungsmechanismen, oder mit anderen Worten um Thätigwerden des Post- und Regenerationsplasson; und es müssen dabei mit der Umordnung der Zellen entsprechende innere, eventuell auch äußere Umdifferenzierungen der bisher aktiven Teile stattfinden.

Das Wesentliche der Verschiedenheiten der beiderseitigen Auffassungen wird besonders deutlich, wenn wir die Konsequenzen derselben ziehen: Nach D. müsste aus der hohlen Semimorula des Frosehes, wenn wir ihren Defektrand durch Zusammenlegen auch nur passiv geschlossen und auf diese Weise eine in D.'s Sinne ganze Morula aus der halben gemacht hätten, diese letztere sich infolge der jetzigen Lage der Zellen zu einander ohne Weiteres zu einer ganzen Gastrula und einem ganzen Embryo entwickeln. Nach meiner Meinung dagegen würde daraus ein halber Embryo mit zusammengelegtem Defektrande entstehen, sofern nicht inzwischen die Postgenerationsmechanismen thätig geworden sind. Schließt dagegen eine typische hohle Semimorula oder Semiblastula auf einmal ihren Defektrand von selber, so ist das nach meiner Meinung schon der Ausdruck der geweckten Postgenerationsthätigkeit. Wäre aber der scheinbare Selbstschluss nach D. bloß durch ein zufälliges, kapilläres Zusammengleiten der Zellen (das vielleicht durch zeitweiliges Einbringen in ein geeignetes Mittel wie 1 proz. Kochsalzlösung auch künstlich veranlasst werden kann), bedingt, so entstünde, wenn nicht die Postgenerationsmechanismen geweckt werden, nach meiner Meinung ebenfalls nur ein Hemiembryo mit zusammengelegtem Defektrand, nicht ein ganzer Embryo.

D. lässt unter den nach seiner Auffassung nicht spezifizierten, einander vollkommen gleichwertigen ersten 8—16 oder 32 Furchungszellen durch Entstehung etwas stärker gespannter Zellen oder einer sonstigen physikalischen Ungleichheit eine Differenz eintreten und

damit erst Richtung in das bisher richtungslose Geschehen kommen; und von dieser nach seiner eigenen Meinung „unwesentlichen“ protoplasmatischen¹⁾ Veränderung geht nun das Ganze gerichtete Geschehen der Bildung des Embryo aus, indem es dabei vollkommen von der Lage aller Zellen zu diesen zuerst differenzierten Zellen abhängt, was aus jeder wird. D. bezieht sich dabei auf rechtwinklige also feste Koordinaten, so dass geradezu die räumliche Lage der Zellen zu einander als solche und damit die Gestalt des ganzen Zellkomplexes, die Gesamtkonfiguration des Gebildes von wesentlichster Bedeutung für die Gestaltungs- und Differenzierungsvorgänge desselben wäre.

Demnach könnten annähernd richtige Differenzierungen nur bei normaler äußerer Gestalt eines Gebildes vor sich gehen; und D. scheint zu glauben, mit dieser Betonung der eventuellen differenzierenden Bedeutung der Lage der Zellen ein wesentlich neues Gestaltungsprinzip aufgestellt zu haben. Ich glaube jedoch, so weit dasselbe Richtige enthält, ist es bereits von jedem vertreten worden, der einmal ernstlich über die Regeneration nachgedacht hat. D. kündigt eine ausführliche Abhandlung über seine bezüglichen Vorstellungen an. Ich sehe daher von einer Kritik seiner bisher vorliegenden kurzen Äußerungen ab und werde nur Veranlassung nehmen, weiter unten meine bezüglichen, auf die Thatsachen der Post- und Regeneration sich stützenden Auffassungen etwas ausführlicher darzulegen, als es bereits andeutungsweise (Nr. 8) in meiner Schilderung der Postgeneration der fehlenden Froschhälfte unter Verwendung des Materiales der getöteten Eihälfte geschehen ist. Zunächst seien einige Thatsachen in Erinnerung gebracht resp. neu mitgeteilt.

Ich habe schon im ersten Beitrag zur Entwicklungsmechanik (Nr. 13 S. 71—73) darauf hingewiesen und es danach weiterhin verfolgt (s. Nr. 10), dass deformierte Eier trotz entsprechend abnormer Gestaltung des

1) Da man jetzt anfängt, einmal wieder die gestaltlichen Leistungen des Protoplasmas bei der Entwicklung im Gegensatz zu denen des Kernes hervorzuheben, ja bereits zu überschätzen, so sei an die von mir ermittelten Thatsachen erinnert (s. Nr. 9 u. 12), welche darauf hinweisen, dass die Hauptrichtungen des Embryo bei Zwangslage zum Teil durch die Gestalt sowie durch die Anordnung der verschiedenen Arten des Protoplasma bedingt sind, indem dasselbe nicht bloß einstellend auf die Kernspindel wirkt, sondern, entsprechend der Längs- und Querstellung der Spindel zur Symmetrierichtung des Protoplasma, die qualitative Natur der ersten Kernteilungen bestimmt und so bewirkt, dass zum richtigen Protoplasma der Kopfseite auch das richtige Idioplason des Kernes kommt. Zugleich aber erwiesen seltene Ausnahmen, dass dem Kernmaterial bei diesen Wechselwirkungen doch die größere differenzierende Bedeutung zukommen muss, da einige Mal die Kopfseite des Embryo nicht der normaler Weise entsprechenden Protoplasmaanhäufung zugewendet war, sondern 90° seitlich dazu oder noch seltener geradezu entgegengesetzt stand. Weiteres siehe Zool. Anz., 1893, Nr. 4311.

Ganzen, von einigen lokalen, mechanisch erklärbaren Störungen abgesehen, einen innerlich so wohlgebildeten Embryo liefern, als wäre der Embryo erst nach seiner Entwicklung allmählich passiv zu seiner jetzigen äußeren Gestalt deformiert worden. Ich werde die bezüglichen Versuche ausführlicher darstellen. Aus ihnen geht hervor, dass eine derartige differenzierende Wirkung der räumlichen Lage der Zellen, wie sie D. anzunehmen scheint, nicht besteht, sondern dass die richtigen Differenzierungen wesentlich von Wirkungen *per continuitatem et contiguitatem*, also von Nachbarschaftswirkungen abhängen.

Gegen erstere Auffassung spricht auch, wie ich schon (Nr. 1) erwähnt habe, die große Gruppe derjenigen Doppelbildungen, welche dem von mir formulierten Gesetze der doppelten Symmetrie der Organanlagen folgen, indem hier in jedem der beiden mit einander verschmolzenen Individualgebilde alle Organe bis zur Vereinigungsebene so normal gestaltet sind, wie an einem normalen Individuum, welchem erst nachträglich die fehlenden Teile abgeschnitten wurden; ein Verhalten, in welchem keine Wechselwirkung der Teile beider so ausgedehnt mit einander vereinigt unvollkommener Individualanlagen zu einem Ganzen erkennbar ist, sondern nach welchem vielmehr jedes unvollkommene Individuum sich für sich entwickelt zu haben scheint.

Ehe ich zur Darlegung meiner eigenen Argumentation in Sachen der behandelten Hauptfrage übergehe, sei noch ein unrichtiger Schluss D.'s zurückgewiesen.

Driesch schließt folgendermaßen (Nr. 2 S. 301):

„Der Satz Roux', dass die direkte normale Entwicklung in den ersten Stadien durch Selbstdifferenzierung der ersten Furchungszellen charakterisiert ist, ist widerlegt durch die Verlagerung der Furchungszellen mit nachfolgender normaler Entwicklung.“ (D. musste richtiger sagen: mit nachfolgender Lieferung späterer normal gestalteter Produkte.)

Da D. jedoch jetzt selber die sichere Thatsache der Entstehung halber Frosch- und Ctenophoren-Embryonen aus halben Eiern nicht mehr bestreitet und er auch nicht mit Pflüger annimmt, dass diese Gestaltung der Embryonen durch von außen einwirkende Kräfte erfolge, so muss er auch zugeben, dass die gestaltenden Kräfte zur Bildung des halben Embryo in dem halben Ei vorhanden sein müssen; also muss auch nach D.'s Auffassung die Entwicklung dieser isolierten halben Eier Selbstdifferenzierung derselben sein. D.'s Widerspruch gegen meine Auffassung schließt also einen logischen Widerspruch ein.

Auf Grund dieses irrthümlichen Schlusses folgert D. nun weiter: „Ist aber die direkte Entwicklung in ihrem Beginne keine Selbstdifferenzierung sondern korrelative Differenzierung (zu ergänzen ist: der ersten Furchungs-

zellen, s. o.), dann fällt auch jeder (!) Unterschied zwischen ihr und der Totogeneration beim Seeigel, Amphioxus, Ascidie und Siphonophore weg“. Diese Totogeneration lässt D. durch die oben erwähnte mehr „zufällige“ Umlagerung der einander angeblich gleichwertigen Furchungszellen zu einem rundlichen Zellhaufen mit nachfolgenden differenzierenden Wechselwirkungen entstehen.

Selbst wenn die direkte Entwicklung wirklich keine Selbstdifferenzierung der ersten Furchungszellen wäre, woraus folgert D., dass dann auch jeder Unterschied zwischen ihr und der von ihm angenommenen Art der Totogeneration wegfällt?

D. müsste, nach Eliminierung des oben nachgewiesenen logischen Widerspruches, von seinem Standpunkte aus sagen: bloß isolierte erste Furchungszellen entwickeln sich durch Selbstdifferenzierung, die sich berührenden aber nicht; sondern bei diesen geschieht die Entwicklung bloß durch gestaltende Wechselwirkungen aller Zellen untereinander. Dabei müsste er also für die Entwicklung der isolierten Blastomeren zu Körperstücken einen ganz neuen, von der normalen Entwicklung durchaus abweichenden Modus annehmen; und dazu käme als dritter besonderer Modus derjenige der nachträglichen Postgeneration dieser Stücke des Frosch- und Ctenophorenembryo zu ganzen Embryonen. D.'s Auffassung erweist sich also, in ihre Konsequenzen verfolgt, nicht als eine Vereinfachung. Den Modus der Entwicklung einzelner Blastomeren zu Körperstücken denkt sich D. allerdings überaus einfach. Er sagt (Nr. 2 S. 306): „Bei Frosch und Ctenophore ist die Blastula eine Halbkugel, die eine Ordinate ist ein Durchmesser, die andere ist der auf ihr senkrechte Radius: daher bildet sich hier ein Halbembryo, denn in der anderen Hälfte des Ordinatenfeldes liegt gar kein Material, auf das dieses bestimmend wirken könnte“. Gewiss eine sehr einfache Art des Entstehens eines halben Organismus, welche aber wohl auf einer entweder zu einfachen oder zu früh resignierenden Auffassung von der Entwicklung beruht.

(Schluss folgt.)

Ueber die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen.

Von Dr. med. **E. Ballowitz**,

Privatdozent und Prosektor in Greifswald.

Es ist eine fast allgemein verbreitete Anschauung, dass die als Chromatophoren bezeichneten Pigmentzellen, welche sich in der Haut niederer Wirbeltiere vorfinden und Ursache ihrer Färbung und ihres Farbenwechsels sind, die Fähigkeit besitzen, amöboide, pigmenthaltige Fortsätze auszusenden und einzuziehen.

So heißt es z. B. in dem soeben erschienenen Lehrbuche der Zoologie von Kennel (1893, S. 57 und 58): „Als Chromatophoren bezeichnet man Pigmentzellen, die in hohem Grade die Fähigkeit der Kontraktion und Expansion besitzen. Sie kommen meist in der äußeren

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Roux Wilhelm

Artikel/Article: [Ueber die Spezifikation der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge 612-625](#)