Anzahl feststehender Thatsachen nach, sie lässt indessen klar erkennen, dass auch bei dieser wichtigsten Funktion des Pflanzenorganismus das Licht mächtig einwirkt, und sie lässt voraussehen, dass die Untersuchungen auf diesem Gebiete einen wesentlichen Teil der Physiologie der Fortpflanzung bilden werden.

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

Von **Wilhelm Roux** in Innsbruck.

(Schluss.)

Es sei nun meine Argumentation dem Leser zur Beurteilung dargelegt; ich werde mich dabei nur über die bei der Re- und Postgeneration im Allgemeinen anzunehmenden Mechanismen etwas ausführlicher verbreiten.

In früheren und späteren meiner Arbeiten habe ich wiederholt die Probleme der Re- und Postgeneration berührt und mich in kurzen Bemerkungen über die dabei nötigen Vorgänge ausgesprochen. Da ich jedoch nicht gerne mehr Hypothesen ausspreche, als für den gerade vorliegenden Zweck unbedingt nötig ist, so habe ich es bisher unterlassen, meine bezüglichen hypothetischen Auffassungen ausführlicher darzustellen.

Jetzt dagegen ist es durch den Widerspruch O. Hertwig's und H. Driesch's gegen die Deutung meiner Versuchsergebnisse nötig geworden, die Verschiedenheit der beiderseitigen Meinungen bis in ziemlich ferne Konsequenzen hinein zu verfolgen, und dabei besonders auch die Mechanismen der Regeneration zu berücksichtigen.

Ich argumentiere: da sich bei Fröschen, Ctenophoren, Ascidien und Seeigeln die isolierten ersten Furchungszellen zu einzelnen Stücken des Embryo entwickeln können, so ist zu vermuten, dass sie dies auch unter normalen Verhältnissen, d. h. wenn alle Furchungszellen in normaler Weise beisammen sind, thun.

Dass bei den einen dieser Tiere früher, bei den anderen erst später die Ergänzung der Teilbildungen beginnt, beruht auf früherer resp. späterer, durch den Defekt bedingter erfolgreicher Aktivierung der Postgenerationsmechanismen. Die Thatsache der Postgeneration ist außer allem Zweifel. Ihr Vorkommen wird für halbe Frösche und halbe Ctenophoren sogar von D. nicht in Abrede gestellt. Es scheint mir nach den obigen Darlegungen passender, dass wir auch die Ergänzung der typischen Halbbildungen der Echinodermen und Ascidien nicht nach D. bloß auf zufälliges stärkeres Aneinandergleiten von Zellen sondern auf Postgeneration, als Ausdruck der Thätigkeit auf die nachträgliche Herstellung des Ganzen gerichteter Mechanismen, zurückführen,

obschon die Ergänzung hier bereits auf der Blastulastufe stattfindet und mit dem Schluss der Defekträndер beginnt. Für diese Annahme spricht besonders, dass dieselbe Art der Ergänzung, welche mit dem Schluss der Defekträndер unter Bildung einer Blase beginnt, nach Nussbaum auch bei der Regeration zerschnittener erwachsener Hydrae stattfindet.

Dass D. neuerdings (nach privater Mitteilung) auch aus den acht unteren und aus den acht oberen Zellen des 16zelligen Echinodermen-Keimes eine ganze Gastrula erhielt, beweist weder für noch gegen die Spezifizität des entwickelten Teiles dieser Zellen etwas; sondern es bekundet nur, dass diese Zellen noch Voll-Postgenerationsplasson enthalten.

Ich habe nun weiterhin früher (Nr. 1 S. 294) bereits die Vermutung ausgesprochen, ohne ihr die Begründung beizufügen, dass wesentlich dieselben Mechanismen wie bei der Re- und Postgeneration auch ohne einen Defekt in Thätigkeit treten, wenn, sei es durch verzögerte Laichung, also durch innere Ursachen oder bei hochgradiger künstlicher Deformation der Eier, die Furchung hochgradig abnorm verlaufen ist, der Art, dass nicht zusammenpassendes Kernmaterial, eventuell auch Zellleibmaterial in benachbarten Zellen nebeneinander sich findet, somit gleich oder ähnlich, als wenn die richtig gebildeten und gelagerten Zellen nachträglich durcheinander gebracht worden wären.

Versuchen wir zur Begründung dieser Annahme jetzt uns vorzustellen, was für Korrelationen bei der Re- und Postgeneration im Allgemeinen stattfinden müssen, und welches wohl das auslösende Moment dieser Vorgänge sein kann.

Bei der von mir beobachteten Postgeneration z. B. des Hemiembryo anterior zu einem ganzen Embryo müssen die am Defektrande und noch in einigem Abstand von demselben gelegenen Zellen Leistungen übernehmen, die sie unter normalen Verhältnissen nicht vollbracht haben würden; denn sie produzieren eine hintere Körperhälfte. Dabei müssen nicht bloß Umlagerungen sondern auch Umdifferenzierungen schon differenzierter Zellen stattfinden. Bei der Postgeneration einer fehlenden linken Körperhälfte von einer rechten aus hat prinzipiell Aehnliches wieder in anderer Weise zu geschehen. Schneiden wir ferner zwei Hydrae, die eine etwas oberhalb der Mitte, die andere etwas unterhalb der Mitte quer durch, so schließt zunächst jedes der vier Stücke den Wundrand durch Zusammenlegen desselben und regeneriert sich dann in einem Tage ohne Nahrungsaufnahme zu einer vollkommenen, aber dem Materialverlust entsprechend kleineren Hydra. An den beiden größeren Stücken wird bei diesen Experimenten die der ursprünglichen Mitte des Tieres entsprechende Zone in dem einen Falle den fehlenden Kopfteil im anderen den Fußteil durch Umlagerung und Umdifferenzierung produzieren.

Es hängt also von der Lage des Defektes zum Ganzen resp. von der Lage der Zellen zum Defekt ab, was aus den an der Re- und Postgeneration beteiligten Zellen hervorgeht.

Wodurch wird nun die Regeneration ausgelöst?

Eine besonders aus Pathologen gebildete Gruppe von Autoren erblickt in dem durch den Defekt hervorgebrachten Wegfall des Seitendruckes an der Unterbrechungsfläche das ursächliche Moment der Regeneration. Bei der Hydra aber ist nach Schluss der Wundränder ebenso wie bei dem bereits überhäuteten Stumpf einer abgeschnittenen Extremität des Triton oder überhaupt gewöhnlich nach der Ueberhäutung eines Wunddefektes der Seitendruck wieder hergestellt und gleichwohl finden darnach die spezifischen Vorgänge der Regeneration: die Umdifferenzierung und Umordnung der bisher andersartig verwendeten und beschaffenen Zellen zu den fehlenden Organen, ohne oder mit gleichzeitiger Proliferation des Weiteren statt.

Der Wegfall des Seitendruckes könnte also bloß für die erste Auslösung herangezogen werden, während für die Auslösung und Direktion der folgenden Vorgänge ein anderes Moment in Anspruch genommen werden muss. Es ist wohl natürlicher, dieses zweite Moment, sofern es von Anfang an wirksam sein kann, auch für die erste Auslösung schon in Anspruch zu nehmen.

Es scheint mir auch ohne diese thatsächliche Widerlegung schon an sich wahrscheinlicher, dass die Auslösung der Regenerations- und Postgenerationsmechanismen, resp. die Aktivierung des Re- und Postgenerationsplasson nicht durch solch ein qualitativ unwesentliches Moment, wie den bloßen Wegfall des Seitendruckes an der Unterbrechungsfläche sondern durch das Wesentlichste des Vorganges, durch den Wegfall der spezifisch differenzierten Zellen, und somit durch das Fehlen normaler spezifischer Nachbarschaftswirkungen oder mindestens durch Einwirkung abnormer Reize infolge der neuen Nachbarschaft bedingt ist. Die Verminderung des Seitendruckes, also das Vorhandensein des zum Ersatz des Fehlenden nötigen Raumes ist dabei nur in dem Falle als eine unerlässliche Vorbedingung, aber nicht als Ursache der Regeneration anzusehen, wo, wie bei den bereits voll entwickelten Individuen der höheren Organismen, wie bei uns, die Regeneration viel weniger unter Umdifferenzierung der bereits vorhandenen differenzierten Zellen des regenerierenden Gebildes als vorzugsweise unter Bildung neuer, besonderen Raum einnehmender Zellen vor sich geht (s. Nr. 1 S. 296). In diesen Fällen kann durch Wegnahme des durch den Defekt gesetzten Raumes, z. B. durch Vernähung einer am Rumpfe gelegenen Defektwunde der Ersatz des fehlenden Stückes fast ganz gehindert werden. Doch ist bei diesen Organismen die Regeneration überhaupt quantitativ und besonders qualitativ gering, soweit sie nicht einfach in Aktivitätshypertrophie besteht.

Nach dieser meiner Annahme findet infolge des Fehlens der normalen Nachbarschaft oder infolge der abnormen äußeren Einwirkungen zuerst am Defektrand, also an den die Unterbrechungsfläche begrenzenden Zellen eine Veränderung statt, die zuerst eine Weckung der Regenerationsmechanismen in ihnen veranlasst, der dann Umdifferenzierung und Umordnung dieser Zellen folgt.

Sobald und in dem Maße als eine Zellreihe verändert ist, wirkt nun sie selber aus den gleichen Gründen, als es vorher geschah, alterierend auf die bisher noch normale, vom Defektrand abgewendete nächste Reihe von Zellen; und solche Veränderungen schreiten dann stetig vom Defektrande aus fort.

Die Summe der zu einer Zeit noch nicht veränderten Zellen stellt den *Stammkomplex* von normal verbliebenen Zellen des Individuums dar. Dieser wird also eine Zeit lang stetig vom Defektrande aus durch Umdifferenzierung verkleinert, bis in größerer Entfernung vom Defektrande die Veränderung der Nachbarschaft so gering ist, dass sie nicht mehr auslösend wirkt. Bei relativ sehr großen Defekten dagegen z. B. bei der Regeneration bloß eines kleinen Stückchens der Hydra zu einem ganzen Tier kann der Stammkomplex zeitweilig vielleicht fast total schwinden, so dass bloß noch eine einzige Zelle dem Zustande des ursprünglichen Individuums entspricht und die ihr entsprechende Nachbarschaft besitzt.

Neben dem Ersatz des Fehlenden findet also bei der Regeneration durch bloße Umdifferenzierung eine sehr ausgedehnte Umbildung des Organismus statt. Dies ist ein Nachteil der Methode, der um so bedeutender werden muss, je differenzierter der Organismus ist. Damit steht es vielleicht in Zusammenhang, dass die höher differenzierten Organismen Regenerationsweisen erworben haben, welche mit sehr starker Proliferation und dem entsprechend eingeschränkter Umdifferenzierung einhergehen, Mechanismen, die sich aber auch erst bestätigen, nachdem das Individuum eine entsprechend höhere Stufe seiner Entwicklung erreicht hat.

Zur Umgehung metaphysischer Vorstellungen habe ich angenommen (Nr. 1 S. 302), dass bei der Regeneration in dem Regenerationsplasson, welches nach einem stattgehabten Defekt allein noch das ganze Individuum aber nur potentia repräsentiert, infolge von Einwirkung des noch entwickelt und unverändert vorhandenen Teiles bloß diejenigen Regenerationsmechanismen in Thätigkeit treten, welche das nicht mehr im entwickelten resp. unveränderten Zustande Vorhandene herzustellen vermögen. Ich muss daher annehmen, dass diese Regenerationsthätigkeit von dem im normalen resp. normaleren Zustande Vorhandenen aus bestimmt und fortwährend geleitet wird, wobei neben seitlichen Wirkungen die zentrifugale Wirkungs-Richtung überwiegen wird, sofern man den vom Defektrand entferntesten Punkt des Individuums als Zentrum bezeichnet. Die genauere Bestimmung dessen,

was zu geschehen hat, findet also vorwiegend in umgekehrter Richtung statt als die Ausbreitung der ersten Anregung zur Re- oder Postgeneration.

Ist die Fähigkeit zur Auslösung und Bethätigung von Regeneration nicht an alle Zellen gleich verteilt, sondern gibt es besondere Zellen, welchen allein oder vorzugsweise die Auslösung und Leitung der Regenerationsmechanismen zukommt, wie z. B. vielleicht dem Schlundganglion der Schnecke bei der Regeneration des abgeschnittenen Kopfes, so liegen die Verhältnisse komplizierter; doch eignet es sich nicht, dieselben bei unserer Unkenntnis des Thatsächlichen hier des Weiteren zu erörtern.

Verbleiben wir daher bei dem zuerst besprochenen, wohl wesentlich auf die Postgeneration unserer Halbbildungen passenden Fall, dass alle Zellen derselben Leibesschicht annähernd gleich stark zur Auslösung und Bethätigung der Regeneration befähigt sind, und dass die Regeneration überwiegend durch Umdifferenzierung erfolgt; dabei wird die verschiedene Art dieser Bethätigung im Einzelfalle bloß von der speziellen Lage des Defektes und damit von der Lage der Zellen zu dem neuzubildenden Stück abhängen. Wir haben uns dann Folgendes vorzustellen:

Jede distal vom jeweiligen Stammkomplex gelegene Zelle wird von der proximal gelegenen, sei es direkt oder indirekt, differenzierend beeinflusst, unterliegt also der abhängigen Differenzierung; während sie selbst zugleich auf die mehr distal gelegene Zelle differenzierend wirkt. Ein Gleiches wird in geringerem Grade auch zugleich in seitlicher oder gar auch in umgekehrter Richtung stattfinden. In jedem folgenden Momente der Umdifferenzierung müssen diese Nachbarschaftsdifferenzen sich ändern, anfangs sich vergrößern, später kleiner werden, um schließlich zu schwinden.

Dabei müssen die gröberen, formalen und daher sichtbaren Regenerationsveränderungen sich successive vom Defektrand ausbreiten, wie es den Thatsachen entspricht.

Die für unsere jetzige Hauptfrage wichtigste Thatsache ist bei den ganzen Vorgängen die, dass regenerative Mechanismen nicht bloß an den den Defektrand begrenzenden Zellen, sondern auch, je nach der relativen Größe des Defektes und in umgekehrtem Verhältnis zur Beteiligung von Proliferation an der Regeneration resp. Postgeneration in mehr oder weniger großer Entfernung von dem Defektrande und damit zum Teile auch in Zellen ausgelöst werden, welche ihre bisherige Nachbarschaft fast ganz oder ganz behalten haben; nur ist diese Nachbarschaft als qualitativ geändert anzusehen. Und eben nur durch diese abnorme Qualität der Nachbarschaft ist es als vermittelt vorstellbar, dass (bei den niederen Tieren oder bei niederen ontogenetischen Entwicklungsstufen höherer Tiere) so lange Regenerationsthätigkeit ausgelöst und dirigiert wird, bis wiederum jede Zelle normale Nachbarschaft hat.

Die spezielle Art und Wirkungsweise dieser regenerativen Vorgänge liegt zur Zeit weit außerhalb des Vorstellbaren.

Auf die gleiche Weise kann nun meiner Meinung nach auch, ohne das Vorhandensein eines Defektes, bei den Eiern Driesch's, welche infolge von Pressung sich hochgradig abnorm gefurcht hatten, die Bildung eines normal gestalteten Embryo vermittelt werden. Bei diesen abnorm gefurchten Eiern liegt, wenn auch nur erst wenig differenziertes, so doch infolge der abnormen Furchung nicht zusammenpassendes Material neben einander; also ist hier eine prinzipiell ähnliche Sachlage vorhanden, wie bei der Regeneration in einiger Entfernung vom Defektrande. Es ist also anzunehmen, dass daher auch die gleichen Mechanismen, und zwar bei dem gleichen Material und nicht zu großen Abweichungen gleichfalls bis zur Erreichung desselben Endproduktes, d. h. eines normal gestalteten Embryo, thätig werden, resp. thätig bleiben. An den äußeren Formen der Gebilde kann man dies leider nicht erkennen; aber bekanntlich verläuft auch die Regeneration oft unter den Formen der normalen s. direkten Entwicklung, selbst bei der Entwicklung aus dem Stücke eines bereits hoch differenzierten Organismus unter Verwendung dieses differenzierten Materiales, obgleich die inneren Vorgänge notwendig in mancher Beziehung wesentlich andere sein müssen, als bei der normalen Entwicklung aus dem nichtdifferenzierten Ei oder seinen, typische normale Vorstufen des zu Bildenden darstellenden Furchungszellen.

Da wir oben erfahren haben, dass thatsächlich bereits die beiden ersten Furchungszellen der Frösche, Ctenophoren, Ascidien und Echinodermen erkennbar verschiedene Gestaltungsfähigkeit haben, indem sie bestimmte halbe Embryonen bildeten und beim Frosch bereits ebensolche Gründe für die gleiche Annahme bezüglich der darauf gebildeten vier Zellen vorliegen, so müssen wir auch bei der Verlagerung dieser Furchungszellen gegen einander in der eben dargelegten Weise damit rechnen.

Bei Driesch's und O. Hertwig's Annahme von der vollkommenen Gleichheit dieser ersten Furchungszellen müssten übrigens die normalen Entwicklungsvorgänge noch verschiedener von denen der Regeneration sein, obgleich sich beide unter denselben äußeren Formen vollziehen; D.'s Schluss „von gleichen Produkten auf gleiche Bildungsweisen“ muss somit direkt als unzutreffend bezeichnet werden; womit seine ganze weitere Schlussreihe ihre angebliche sichere Basis und damit ihre eigene Sicherheit verliert.

Da wir somit mit denselben Mechanismen, welche wir für die Re- und Postgeneration anzunehmen triftigen Grund hatten auch die Entwicklung bei den gleichsam verlagerten oder nicht normal spezifizierten Furchungszellen stark gepresster Eier ableiten können, also ohne eine neue besondere Annahme für diesen Fall zu machen, so scheint mir diese Ableitung

derjenigen D.'s, welche ganz besondere Annahmen machen muss und sogar das fundamentale Prinzip der Kontinuität der Gestaltungen von Anfang der Entwicklung an (s. unten S. 668 und Nr. 1 S. 330) durchbricht, vorzuziehen, ganz abgesehen davon, dass Driesch's und O. Hertwig's Auffassung mit unumstößlichen Thatsachen in direktem Widerspruche steht. Meine Auffassung dagegen steht mit allen bezüglichen bekannten Thatsachen im Einklang, ohne es nötig zu haben, ihnen irgend Gewalt anzuthun.

Wer sich über die Sachlage genauer zu informieren wünscht, den ersuche ich, meine ausführliche Abhandlung (Nr. 1) einzusehen.

Es erhellt, dass die dargelegte Auslösungs- und Bethätigungsweise der Regenerationsmechanismen der Art ist, dass diese Mechanismen überhaupt durch jede nicht unter der Reizschwelle liegende Störung der Anordnung und Beschaffenheit von Zellen in Thätigkeit gesetzt werden müssen, einerlei durch welche innere oder mechanische, chemische, thermische, elektrische äußere Ursache diese Störung selber hervorgebracht worden ist.

Immerhin verkenne ich nicht und habe ich nicht verschwiegen, dass auch das Besondere meiner Auffassung noch viele Probleme einschließt; und ich erkenne an, dass der Widerspruch bei der Behandlung so fundamentaler und schwieriger Fragen an sich nützlich ist. Er vermindert aber seinen Nutzen und sein Verdienst, wenn er sich in apodiktischen Aeußerungen und in Vergewaltigungen der Thatsachen ergeht, statt alle Argumente, auch die der eigenen Auffassung widersprechenden, eingehends zu prüfen und gegen einander sorgfältig und objektiv abzuwägen. Ich hoffe, die Zukunft wird befinden, dass meinem eigenen Streben nach dieser letzteren Richtung hin der Erfolg nicht versagt war.

Da sich die Entwicklungsmechanik wohl fernerhin mehr und eingehender als bisher mit den wichtigen und schwierigen Problemen der Regeneration resp. Postgeneration zu befassen haben wird, so scheint es zeitgemäß, dass wir versuchen, uns die bezüglichen Vorgänge noch ein wenig genauer vorzustellen und die zu Grunde liegenden Korrelationen mehr zu analysieren; zumal da auch unter normalen Verhältnissen gleiche oder ähnliche Wirkungen vorkommen werden; außerdem aber, um womöglich die Aufstellung neuer Alternativen anzubahnen, über welche auf experimentellem Wege eine Entscheidung gewonnen werden kann.

Wir haben nach dem vorstehend Dargelegten bei allen regenerationsfähigen Organismen, soweit als die erörterten Regenerationswechselwirkungen der Teile gehen, neben den *funktionellen* Wechselbeziehungen der Teile noch *gestaltliche* Wechselwirkungen der Teile untereinander als möglich anzunehmen. Während des Ablaufes der normalen Entwicklung kommen dazu noch die normalen ge-

staltenden Wechselwirkungen. Wie weit beide letzteren Wirkungsarten identisch, und worin sie von einander unterschieden sind, ist vorläufig nicht zu sagen. Aber beim Anfange der vollkommen normalen Entwicklung aus dem Ei nehmen die den regenerativen Wechselwirkungen entsprechenden Wirkungsweisen, wie es scheint, keinen so großen gestaltenden Anteil, wenigstens nicht an dem Aufbaue des Organismus aus den einzelnen Vierteln, da jede der vier ersten Zellen sich eine Strecke weit zu einem besonderen Viertel des Embryo selbständig entwickeln kann.

Da aber, wenn ein Stück des, wenn auch nur erst sehr wenig weit entwickelten aber immerhin bereits entsprechend differenzierten Ganzen fehlt, rascher oder langsamer die Mechanismen der Ergänzung des defekten Entwickelten in Thätigkeit treten, so müssen trotz dieser selbständigen Entwicklungsfähigkeit doch gestaltliche Wirkungen zwischen diesen Teilen möglich sein. Von derartigen Wirkungen wissen wir aber nicht, wie weit sie im Allgemeinen schon unter normalen Verhältnissen stattfinden, oder ob sie überhaupt erst bei Störungen: Defekten, Verlagerungen etc. aktuell werden. Außerdem müssen ebenso rätselhafte Beziehungen zwischen den entwickelten Zellen und dem von ihnen eingeschlossenen Regenerationsplasson möglich sein; diese werden vielleicht auch erst durch die Veränderung, die das Fehlen eines Teiles, resp. die Anwesenheit abnormer Nachbarschaft setzt, geweckt.

Da die typische Struktur und Gestalt der Organe sich aus sehr vielen einander funktionell gleichen Zellen zusammensetzt, so kann das angedeutete gestaltliche Leben nicht an die beim funktionellen Leben thätigen Qualitäten der entwickelten Zellen geknüpft sein; sondern es müssen in funktionell gleichen Zellen noch Verschiedenheiten vorhanden sein, welche in gewisser Weise und innerhalb gewisser Grenzen der Lage der Zellen unter den Nachbarn und dieser im ganzen Organ und eventuell des Organes im Organismus entsprechen.

Diese *Lageeigenschaften* entsprechen nun aber, wie ich oben für den auf früher Entwicklungsstufe sehr regenerationsfähigen Froschembryo dargethan habe, nicht einer einzigen festen räumlichen Lage jedes Teiles zu den anderen; sondern nicht unmittelbar benachbarte Zellen können, wie zu folgern war, ohne die wesentlichen Differenzierungsvorgänge zu stören, sehr gegen einander verschoben sein und ein sehr von der normalen Gestalt abweichendes aber dieser Abweichung proportional im Innern normal ausgestaltetes Gebilde aus sich produzieren. Dabei werden die Zellen selbst auch entsprechend deformiert sein, behalten aber, und das ist wohl das Bedingende, jede ihre normale nächste berührende Nachbarschaft, resp. auch ihre normale Kontinuität mit entfernteren Teilen.

Aus der bezüglichen Thatsache eben erschlossen wir, dass die gestaltlichen Beziehungen der Teile des Embryo nicht

wesentlich räumliche, an feste gegenseitige Lage in den drei Dimensionen des Raumes gebundene, sondern wesentlich per contiguitatem et continuitatem vermittelte, von mir sogenannte Nachbarschaftswirkungen sind, zu welchem auch eventuelle chemotaktische (Nr. 17), elektrische u. a. anscheinende Fernwirkungen gehören.

Wenn dagegen diese Nachbarschaftsbeziehungen gestört würden, dann würde auch die normale Gestaltungsthätigkeit selber gestört und dies erkennbar werden, soweit die Störungen nicht durch die Regenerationsmechanismen sogleich ausgeglichen werden.

Ich verkenne nicht, dass die der äußeren Deformation des Embryo entsprechende Umgestaltung innerer Teile, welche sich nach dieser Auffassung einfach mechanisch aus der passiven räumlichen Verlagerung bei Erhaltung der normalen Kontiguität und Kontinuität der Zellen und aus den Druckwirkungen der wachsenden Teile aufeinander ergibt, auch unter Verwendung eines mystischen Prinzipes räumlicher Lagewirkungen aus den Aenderungen der Gesamtkonfiguration abgeleitet werden kann; nur scheint es mir nicht angebracht, dies bei dem Vorhandensein der anderen Möglichkeit anzunehmen.

Wir wollen nun noch die verschiedenen gestaltenden Beziehungen unter den thätigen Teilen des Organismus etwas genauer präzisieren und behufs späterer Verwendung mit besonderen Bezeichnungen belegen.

Unter Differenzierung verstehen wir dabei bloß morphologische Veränderungen, also formale, strukturelle sowie sogenannte qualitative, immer aber mehr oder weniger lange Zeit bleibende (resp. bei fortschreitender Differenzierung eine Vorstufe anderer bleibender Aenderungen darstellende) Veränderungen, im Gegensatz zu den bloß funktionellen, einer kurz vorübergehenden Leistung dienenden und danach sogleich wieder rückgebildeten Veränderungen. Doch können die funktionellen Veränderungen z. B. in Form der Aktivitätshypertrophie und der qualitativen funktionellen Anpassung auch mit bleibenden, also morphologischen Veränderungen (somit mit Differenzierung) verbunden sein; und soweit fallen auch die an sich rein funktionellen Korrelationen in den Bereich unserer kausalmorphologischen Forschung.

Es sind zunächst die oben erörterten Unterscheidungen der Vorgänge der Selbstdifferenzierung, differentiatio sui, und der abhängigen Differenzierung, differentiatio ex alio, auf die dabei thätigen Teile zu übertragen.

Als Selbstdifferenzierungsgebilde (Organe, Zellen oder aktive Zellteile (s. Nr. 16 S. 435) resp. aktive Zellderivate) sind zu bezeichnen Gebilde, welche, resp. soweit sie aus in ihnen selber liegenden Ursachen sich verändern. Dabei ist abgesehen von nötigen äußeren Einwirkungen, welche bloß als Vorbedingungen aufzufassen sind, wie Zufuhr von Nahrung, Sauerstoff und Wärme; dies gilt also nur

sofern resp. soweit diese äußeren Einwirkungen nicht die spezifische Natur den Ort, die Zeit und Größe der Veränderung bestimmen; die Zeit bestimmen sie nicht, wenn die bezügliche Veränderung nicht früher als normal stattfindet, obschon diese Vorbedingungen bereits früher erfüllt sind; den Ort nicht, wenn sie ausgedehnter verbreitet sind als die bezügliche Aenderung; die Intensität nicht, wenn trotz Schwankungen dieser äußeren Bedingungen die Größe der Veränderungen nicht geändert wird; die Qualität nicht, wenn es sich um reingestaltende Aenderungen und bei qualitativen Aenderungen, wenn es sich nicht um stoffliche sondern bloß um thermische, mechanische etc. Vorbedingungen handelt. Dagegen wird natürlich der Sauerstoff oder anderes Material, welches mit organischen Teilen in chemische Verbindung tritt, die Qualität dieser Verbindung mitbestimmen, wenn oft auch nur zu einem verhältnismäßig kleineren Teile, als es bei anorganischen Verbindungen geschieht.

Als abhängige Differenzierungsgebilde sind Gebilde so lange resp. soweit zu bezeichnen, als ihre Veränderung ganz oder zu einem wesentlichen Teile, d. h. nach Art, Zeit, Ort oder Intensität der Veränderung, von außerhalb des Gebildes bestimmt wird.

Sind Art, Ort, Zeit und Größe der Veränderung eines Gebildes alle von außenher bestimmt, ist also die Differenzierung desselben ähnlich wie die aus einem Marmorblock gemeißelte Gestalt vollkommen von den äußeren Einwirkungen abhängig, so kann dieser höchste Grad abhängiger Veränderung wohl als passive Differenzierung und das Gebilde als passives Differenzierungsgebilde bezeichnet werden.

Da Art, Ort, Zeit und Intensität einer Veränderung jedes durch eine andere Ursache bedingt sein und jede derselben entweder in dem betreffenden Gebilde selber liegen oder ihm von außen zugeführt werden kann, so kann auch eine und dieselbe Veränderung nach einer oder einigen dieser Richtungen hin eine Selbstdifferenzierung und nach anderen hin zugleich eine abhängige Differenzierung des veränderten Gebildes sein, so dass wir vollkommene und unvollkommene Selbstdifferenzierung, differentiatio sui perfecta et imperfecta zu unterscheiden haben. Durch diese vielen Möglichkeiten wird unsere Aufgabe der vollständigen Erforschung aller Ursachen jeder morphologischen Veränderung überaus schwierig und kompliziert.

Ferner kommt es vor, dass dasselbe Gebilde sich nach einander bald mehr oder ganz durch Selbstdifferenzierung, bald mehr durch abhängige Differenzierung verändert; und dies nicht bloß bei verschiedenen Veränderungen sondern auch bei späteren, aber unter anderen Verhältnissen sich vollziehenden Wiederholungen scheinbar derselben Veränderung. Dasselbe Gebilde kann also bald Selbstdifferenzierungs-, bald abhängiges Differenzierungs-Gebilde, bald beides zugleich sein.

So kann man für die meisten Organe, z. B. Knochen, Muskeln, Drüsen eine erste Periode der Anlage und des selbständigen Wachsens und Erhaltens von einer späteren Periode des funktionellen Lebens unterscheiden, in welcher letzteren weiteres Wachstum und dauernde Selbsterhaltung nur unter dem Einfluss der Ausübung der Funktion stattfinden: eine besonders orthopädisch überaus wichtige aber gewöhnlich nicht berücksichtigte Verschiedenheit (s. Nr. 18 S. 180 und Nr. 9 S. 3).

Ferner ist oft die Gestaltung eines Organes teils von innen teils von außen her bedingt.

So ist z. B. die Entwicklung der spezifischen Struktur der Leber wohl als Selbstdifferenzierung der Leber aufzufassen, die Leber also nach dieser Richtung hin ein Selbstdifferenzierungs-Gebilde; während ihre gleichzeitig ausgebildete äußere Gestalt bei gegebener Masse des Organes bloß einen Abguss des Raumes zwischen den Nachbarorganen, also eine passive Differenzierung darstellt. Aehnliches gilt z. B. für Lungen und Nieren, weniger für Gehirn und Muskeln und zum Teil auch noch für die Knochen (s. Nr. 19).

Im Gegensatz zu den in der Selbständigkeit ihrer Differenzierung wechselnden Gebilden, den temporären Selbstdifferenzierungsgebilden und den temporär abhängigen Differenzierungsgebilden kann es nun Gebilde, z. B. Zellen oder Zellteile, geben, welche stets der Selbstdifferenzierung unterliegen. Diese seien als permanente Selbstdifferenzierungsgebilde, ihr Gegenteil als permanent abhängige Differenzierungsgebilde bezeichnet.

Von Wichtigkeit ist ferner noch neben der Bezeichnung des abhängig differenzierten Gebildes die Bezeichnung des diese Thätigkeit ausübenden resp. veranlassenden Gebildes.

Gebilde, welche auf andere differenzierend wirken, will ich Anderdifferenzierungsgebilde (z. B. Anderdifferenzierungszellen) nennen.

Die differenzierende Wirkung kann von einer gleichzeitigen oder eben vorausgegangenen, selbständigen oder unselbständigen Aenderung des differenzierend wirkenden Gebildes abhängen. Es ist aber auch denkbar, dass Gebilde auf andere differenzierend wirken, ohne sich selber dabei morphologisch zu verändern oder unmittelbar vorher verändert zu haben; solche Gebilde würden bei ihren gestaltenden Einwirkungen bloß aufgespeicherte Energie verbrauchen ohne ihre eigene Struktur dabei zu ändern.

Selbstdifferenzierungsgebilde, welche, resp. so lange sie nicht auf andere differenzierend wirken, seien als Alleinselbstdifferenzierungsgebilde oder kürzer als Alleindifferenzierungsgebilde (z. B. Alleindifferenzierungszellen) bezeichnet.

Es wird ferner nötig werden, den relativen Grad differenzierender Wirkungen verschiedener Gebilde (z. B. Zellen oder Zellteilen), welche Teile eines und desselben organischen Gebildes sind, zu unterscheiden.

Die stärker differenzierend wirkenden Gebilde seien als Differenzierungs-Hauptgebilde (z. B. Differenzierungs-Hauptzellen), die schwächeren als Differenzierungs-Nebengebilde (z. B. Differenzierungs-Nebenzellen) bezeichnet.

Da z. B. nach Entfernung des Zellkerns der Zellleib der Protisten nicht regenerationsfähig ist, so weist dies darauf hin, dass dem Kern der Rang eines Differenzierungs-Hauptgebildes gegenüber dem Zellleib zukommt.

Schon bei der Beurteilung der normalen Bildungsvorgänge wird es wichtig sein, die verschiedene Größe des Wirkungsfeldes und der Wirkungsintensität der Differenzierungs-Hauptzellen und der Differenzierungs-Nebenzellen zu kennen. Besonders wichtig wird aber diese Distinktion unter abnormen Verhältnissen; denn dann wird oft eine direkte Konkurrenz zwischen den verschiedenen Anderdifferenzierungszellen vorkommen, in welcher gewöhnlich die Differenzierungshauptzellen über Differenzierungsnebenzellen, unter abhängiger Umdifferenzierung letzterer siegen werden. Doch ist es denkbar, dass auch ein Komplex von Differenzierungsnebenzellen über eine oder einige, in seinen Wirkungsbereich geratene Differenzierungshauptzellen siegt und sie der eigenen differenzierenden Einwirkung unterwirft.

Solcherlei Vorgänge müssen, wie wir oben sahen, in ausgedehntem Maße bei der Re- und Postgeneration angenommen werden. Die dem Stammkomplex der zerschnittenen Hydra näher liegenden Zellen werden bei der wirklichen Regenerationsthätigkeit im Allgemeinen sich als Differenzierungshauptzellen zu den distalen Nachbarn verhalten; diese somit als Differenzierungsnebenzellen zu betrachtenden Gebilde werden aber gleichzeitig auf die weiter distalen, dem Defekt näheren Zellen, als Differenzierungshauptzellen wirken; während vorher bei der Auslösung der Regeneration der Prozess der Umänderung die umgekehrte Richtung einschlagen musste.

Solche Wirkungen müssen meiner Meinung nach auch schon innerhalb der Breite der normalen Entwicklung infolge der häufigen kleinen Abweichungen, der sogenannten Variationen nötig sein; dies kann der Grund ihrer phylogenetischen Züchtung gewesen sein. So habe ich schon vor Jahren (s. Nr. 9) mitgeteilt, dass nicht selten nach der dritten, wagrechten s. äquatoriellen Furchung des Froscheies die vier kleineren oberen Furchungszellen sich gegen die vier unteren größeren um 45° verschieben, wodurch das entsprechende obere Stück der ersten Furchungsebene, welche die Medianebene des Embryo darstellt um 45° gegen das größere untere Stück verdreht wird.

Es schien mir aus den Beobachtungen hervorzugehen, dass unter diesen Verhältnissen die Medianebene des späteren Embryo der Richtung des unteren Stückes der Furchungsebene folgte, wonach die unteren vier Zellen die Differenzierungshauptzellen bei dieser Bestim-

mung, die oberen dagegen nur Differenzierungsnebenzellen darstellen würden.

Wird, wie bei sehr starker Pressung während der Furchung der Eier, die Abnormität in der Lagerung oder Beschaffenheit der Furchungszellen sehr stark, so können wir nicht wissen, welche Gruppe von Zellen die weitere Entwicklung bestimmen wird; es ist dabei zugleich natürlich, dass die Medianebene nicht mehr mit einer der drei ersten Furchungsebenen zusammenfällt (s. Nr. 10).

Aehnliches kann mutatis mutandis bei den durch abnorme Wärme veranlassten Abnormitäten der Furchung (s. Nr. 7 S. 12) der Fall sein. Auch hier entzieht sich jedoch das Wesentliche des einzelnen Falles vorläufig unserer Beurteilung, so dass zur Zeit dieses Beobachtungsmaterial weder zur Stütze für noch gegen eine der beiden einander entgegenstehenden Auffassungen verwendet werden kann.

Infolge dieser Korrelationen ist es natürlich vielfach von der Lage der Zellen zu anderen Zellen abhängig, was aus ihnen wird.

Wenn abhängige Differenzierungszellen neben andere Anderdifferenzierungszellen zu liegen kommen, als es normal geschieht, so wird etwas Anderes aus ihnen als bei der normalen Nachbarschaft.

Wenn ein Komplex zusammenpassender Differenzierungsnebenzellen unter Umständen stärker differenzierend wirken kann, als eine geringere Anzahl oder einzelne Differenzierungshauptzellen, so kann bei Verlagerung letzterer neben oder unter erstere Zellen diese Lageänderung zur Folge haben, dass selbst aus Differenzierungshauptzellen etwas Anderes hervorgeht als unter normalen Verhältnissen aus ihnen entstanden wäre.

Neben diesen vielfachen differenzierenden Wechselwirkungen dürfen wir aber nicht außer Acht lassen, dass typische Gestaltungen der Organismen nur von typischen Gestaltungen aus reproduziert werden können. Die typische Wiederholung organischer Gestaltungen setzt eine ununterbrochene Kontinuität typischer Gestaltungen voraus.

Zum Wesen einer typischen Gestaltung eines Organismus gehört typische Beschaffenheit und typischer Ort inkl. Zeit der betreffenden Gestaltung. Solche Gestaltung kann daher bloß entweder aus lauter typisch beschaffenem und gelagertem Materiale oder zweitens bei Verwendung atypisch beschaffenen oder gelagerten Materiales unter dem bestimmenden gestaltenden Einfluss von Typischem auf dieses atypische Material hervorgebracht werden. Zum Beispiel kann aus Mesenchymzellen, welche atypische Bahnen gewandelt sind, typische Gestaltung nur unter dem gestaltenden Einfluss typisch gelagerter Zellen (der epithelialen Keimblätter oder des Mesenchyms) entstehen. Oder wenn nach Friedr. Dreyer die Gestaltung des Radiolariengerüstes durch die Kräfte der Blasenspannungen, also wesentlich einfach physikalisch bedingt ist; so müssen doch, soweit als diese Gestaltung in spezieller

Beschaffenheit und Lage bei den Nachkommen in der gleichen Weise wiederholt wird, die diese typische Wiederholung bestimmenden Momente ihrerseits durch Typisches reproduziert werden.

Ueberblicken wir schließlich die vorstehend behandelte Hauptfrage, so könnte es scheinen, der Kampf der Meinungen fände in letzter Instanz darüber statt, ob es wesentlich bloß eine einzige Art der Entwicklung der Individuen gibt, aus welcher dann alle vorliegenden Thatsachen abgeleitet werden können, oder ob zwei wesentlich verschiedene Arten der individuellen Entwicklung vorkommen. Von der Vermehrung durch Knospung etc. haben wir in unserer Erörterung abgesehen.

Es hat sich aber gezeigt, dass O. Hertwig und H. Driesch statt einer drei verschiedene Entwickelungsarten annehmen und zugleich mehrere Thatsachen verleugnen müssen, insbesondere die, dass man beim Frosch unter normalen Verhältnissen ausnahmslos bereits vor der ersten Furchung die drei Hauptrichtungen des Embryo bestimmen kann, sowie dass man sicher vorhersagen kann, ob eine der beiden ersten Furchungszellen nach Zerstörung der anderen Zelle einen rechten oder linken vorderen oder hinteren halben Embryo liefern wird. Diese Auffassung kann demnach nicht richtig sein.

Die verschiedenen, nicht von einer einzigen Bildungsweise ableitbaren Thatsachen haben mich dagegen veranlasst, zwei entsprechend verschiedene Bildungsmodi aufzustellen (s. Nr. 11 u. 1): Erstens einen Bildungsmodus für die normale Entwicklung, den ich als Modus der direkten Entwicklung bezeichnete, weil er typisch verläuft; derselbe ist, von speziellen Einzelheiten abgesehen, besonders durch hochgradige Selbstdifferenzierung einiger oder vieler Teile des gefurchten Eies, resp. des Embryo charakterisiert und stellt von Anfang an ein typisches System bestimmt gerichteter differenzierender Vorgänge dar, welches in festen Beziehungen zu den Hauptrichtungen des späteren Embryo steht. Zweitens den Modus der indirekten Entwicklung, welcher bei unserer früheren Kenntnis bloß für die Re- und Postgeneration anzunehmen war, dem sich aber, wie oben dargelegt, auch die Entwicklung bei hochgradig abnormer Furchung nach sehr starker Pressung der Echinodermen- und Froscheier und bei sonstigen Störungen einfügt. Diese indirekte Entwicklung ist im Gegensatz zu ersterer charakterisiert durch entsprechend atypischen aber von einem stets vorhandenen, wenn auch nur kleinen, typischen Teile aus geleiteten Verlauf und wird vermittelt durch hochgradige regulierende gestaltende Korrelationen der Teile unter einander. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass beiden Entwicklungsarten mannigfache Arten von Korrelationen gemeinsam sind; im Gegenteil die normale s. direkte Entwicklung bedarf bei den häufig vorkommenden kleinen Abweichungen dieser regulierenden Korrelationen; so kommen auch bei beiden Entwicklungsarten Umdifferenzierungen von bereits Differenziertem vor.

Soweit es angemessen ist, für verschiedene Ursachen auch verschiedenes Material, also für verschiedene Energie auch verschiedenen Stoff als Sitz resp. Quelle derselben anzunehmen, nehme ich zweierlei Hauptbildungsstoffe an: das Idioplasson der direkten Entwicklung, welches gewöhnlich durch die Befruchtung, bei Parthenogenesis durch ein anderes, unbekanntes Moment, aktiviert wird; und das Idioplasson der indirekten Entwicklung, welches bei der direkten Entwicklung zeit- und teilweise qualitativ halbiert, teilweise qualitativ ungleich geteilt wird, und welches erst durch einen Defekt an dem bereits mehr oder weniger entwickelten Ganzen oder durch Störung der Anordnung oder Qualität der entwickelten Teile aktiviert wird.

Normaler Weise herrscht ersteres Plasson über die nicht selbstdifferenzierungsfähigen Teile des Eies; ist letzteres Plasson aktiviert, so vermag es als temporäres Differenzierungshauptplasson die Herrschaft über bereits Differenziertes zu übernehmen und Umdifferenzierung desselben zu veranlassen.

Wir wollen versuchen, noch einen etwas weiteren Einblick in das Wesen der beiderseitigen Auffassungen zu gewinnen, indem wir die zu Grunde liegenden Verschiedenheiten vom Ontogenetischen in's Phylogenetische zurückverfolgen.

Die Protisten sind gleich der befruchteten Eizelle der Hauptsache nach vollkommen selbstdifferenzierungsfähig, denn in demselben Tümpel, also unter wesentlich denselben äußeren Bedingungen, entwickeln sich die verschiedensten Protistenformen neben einander, jede in ihrer typischen Weise. Auch Protisten sind einer direkten Entwicklung, ausgehend von einer bestimmten Art der Selbstteilung des encystierten, vereinfachten Individuums fähig; daneben kommt allgemein die Regeneration des entwickelten Individuums, sei es nach typischer Selbstteilung desselben, oder nach zufälligem Defekt vor. Die Verschiedenheiten zwischen beiden Entwicklungsarten mögen dabei quantitativ viel geringer sein als bei den Metazoën; qualitativ aber besteht wieder der Gegensatz zwischen typischer Entwicklung des typisch Differenzierten aus einem Einfacheren einerseits und Ergänzung eines in bestimmter Weise Differenzierten aber atypisch Defekten von dem bereits differenzierten Zustande aus. Wir haben also auch in diesen Fällen schon die oben unterschiedenen zwei Arten von Idioplasson anzunehmen.

Ein vielzelliges Wesen konnte aus diesen einzelligen selbstdifferenzierungsfähigen Protisten entstehen, indem die Nachkommen einer Zelle zusammenblieben und sich dabei, wohl zunächst an den Berührungsflächen, nicht mehr so voll aus differenzierten, wie es beim einzelnen Freileben jeder Zelle geschah. Also durch das Zusammenbleiben wurde veranlasst, dass sich jede der gleichwertigen Zellen nicht mehr zu einem Ganzen entwickelte. Vielleicht war eine ähnliche Vorstellung die erste Veranlassung zu der Ansicht O. Hertwig's.

Für die hochentwickelten Metazoëen indess, für welche O. Hertwig (s. Nr. 14 u. 15) diese Entwicklungsart behauptet: für Amphibien und Echinodermen wie auch für Ctenophoren, Ascidien und Amphioxus ist die Sachlage meiner Meinung nach eine wesentlich andere.

Wir dürfen nicht annehmen, dass alle die Eigenschaften dieser hoch entwickelten Tiere bloß durch Hemmung der Ausbildung von Eigenschaften der Protisten, also durch Rückbildung entstanden sind; das würde zu der Auffassung führen, dass wir bloß degenerierte Protisten seien. Im Gegenteile, diese Entwicklung geschah, wenn auch auf Kosten der Vielseitigkeit der einzelne Zellen, jedenfalls durch Erwerbung vieler neuer Eigenschaften: der spezifischen Gewebsqualitäten und neuer typischer Gestaltungen durch den Aufbau aus vielen Zellen.

Wir stehen somit nun aufs Neue vor der Frage, auf was für allgemeinen Entwicklungsmechanismen die der Ausbildung dieser Qualitäten und Gestaltungen zugrunde liegenden Mechanismen beruhen. Denkbar sind sehr verschiedene Weisen, wenn auch ihre Zweckmäßigkeit sehr ungleich ist; und alle werden mit Selbstregulation innerhalb gewisser Breite behufs Korrektion unausbleiblicher Störungen arbeiten müssen. Wir wollen aber ermitteln, was thatsächlich geschieht.

Beim Beginn meiner entwicklungsmechanischen Studien habe ich deshalb die bezüglichen Möglichkeiten: Korrelation, Selbstdifferenzierung und Kombinationen beider erörtert und dann experimentell Schritt für Schritt den Anteil jedes beider Prinzipien an der wirklichen Entwicklung bereits eine Strecke weit geprüft. O. Hertwig dagegen hat sich bei seinem jüngsten, ersten entwicklungsmechanischen Versuch unter Uebergebung der bereits vorliegenden Thatsachen sogleich apodiktisch und ausschließlich für die absolute Korrelation der Teile des Eies unter einander ausgesprochen

Durch sehr frühzeitige Auslösung der Postgenerationsthätigkeit nach dem experimentellen Eingriff wird die gesonderte Prüfung der direkten Entwicklung bei manchen Tieren, so bei Echinodermen und Amphioxus, sehr erschwert; während Frösche und Ctenophoren den Verlauf der direkten Entwicklung eine größere Strecke weit für sich zu verfolgen gestatten und daher für unser bezügliches Studium sich mehr eignen und zuverlässigere Schlüsse gestatten als erstere Tiere, auf deren Verhalten sich H. Driesch vorwiegend, genau genommen ausschließlich stützt [1]).

1) Während der Drucklegung vorstehender Mitteilung sind neue entwicklungsmechanische Studien H. Driesch's, Nr. VII—X (in den Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, Bd. XI, Heft 1 u. 2) erschienen. Die darin mitgeteilten Thatsachen und Erörterungen bieten keine Veranlassung, an den obigen Ausführungen etwas zu ändern.

Litteratur.

[1] Roux Wilh., Beitrag VII zur Entwicklungsmechanik des Embryo: Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Merkel-Bonnet, Anatom. Hefte, 1893, S. 279—333.

[2] Driesch Hans, Zur Theorie der tierischen Formbildung. Biol. Centralblatt, 1893, S. 296–312.

[3] Derselbe, Entwicklungsmechanische Studien I u. II. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, LIII, 1, 1891.

[4] Selenka Emil, Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Heft II: Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.

[5] Fiedler Karl, Entwicklungsmechanische Studien an Echinodermeneiern. In der Festschr. d. Univers. Zürich f. d. HH. von Naegeli und von Kölliker. Zürich 1891.

[6] Barfurth Dietrich, Halbbildung oder Ganzbildung in halber Größe. Anat. Anzeiger, 1893, Nr. 14.

[7] Driesch H., Entwicklungsmechanische Studen III—VI. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, LV, 1, 1892.

[8] Roux Wilh., Beitrag V zur Entwicklungsmechanik des Embryo: Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchow's Arch., Bd. 114, 1888.

[9] Derselbe, Beitrag III zur Entwicklungsmechanik des Embryo: Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Breslauer ärztl. Zeitschrift, 1885, Nr. 6—9.

[10] Derselbe, Ueber die ersten Teilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. Anat. Anz., 1893, Nr. 18.

[11] Derselbe, Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verh. d. anat. Ges., 1892.

[12] Derselbe, Beitrag IV zur Entwicklungmechanik: Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Kopulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. Arch. f. mikr. Anat., 1887, Bd. 29.

[13] Derselbe, Beitrag I zur Entwicklungsmechanik: Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeitschr. f. Biologie, Bd. XXI, 1885.

[14] Hertwig Oscar, Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 39, 1892.

[15] Derselbe, Aeltere und neuere Entwicklungstheorien. Rede. Berlin 1892.

[16] Roux W., Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik; Merkel-Bonnet, Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. II, 1892.

[17] Derselbe, Ueber die Selbstordnung der Furchungszellen. Drei Mitteilungen. Ber. d. med.-naturw. Vereins zu Innsbruck, April 1893.

[18] Derselbe, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.

[19] Derselbe, Das Gesetz der Transformation der Knochen. Kritisches Referat. Berliner klin. Wochenschrift, 1893, Nr. 21 ff.

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 Furchungszelle und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. 656-672