

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XIV. Band.

1. November 1894.

Nr. 21.

Inhalt: **Herbst**, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. I. (Fortsetzung.) — **Voigt**, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien (Schluss). — **v. Lendenfeld**, Einige neuere Arbeiten über die Verdauung bei Infusorien und Plasmodien. — **Nusbaum**, Einige Bemerkungen über die Extremitätenanlagen bei den Isopodenembryonen. — **Rosenthal**, Kleinere Schriften und Briefe von Robert Mayer. Nebst Mitteilungen aus seinem Leben. — **Bowditch**, Are composite photographs typical pictures? — **Ewald**, The influence of light on the gas exchange in animal tissues.

Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale
Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. I.

Von **Curt Herbst**.

(Fortsetzung.)

**II. Teil. Ueber die Bedeutung der Richtungsreize für die kausale
Auffassung ontogenetischer Vorgänge.**

A. Einleitung und Historisches.

Nachdem wir in den vorhergehenden Kapiteln den Einfluss richtender Kräfte auf die Bewegungs- und Wachstumsrichtung der Organismen und ihrer Organe kennen gelernt haben, wollen wir im folgenden den Versuch machen, unsre Erfahrungen auf ontogenetische Vorgänge anzuwenden. Natürlich dürfen wir nicht hoffen, alle oben aufgezählten Arten von Richtungsreizen in der Ontogenese als gestaltende Faktoren anzutreffen, da für viele derselben in dem Entwicklungsprozesse wohl kaum Gelegenheit zur Bethätigung vorhanden sein dürfte. So viel sich bis jetzt übersehen lässt, dürfte der richtende Einfluss einseitiger Stoffwirkungen die größte Rolle spielen. In den meisten Fällen werden wir zur Zeit nur das Vorhandensein einer taktischen oder tropischen Erscheinung wahrscheinlich machen, dagegen den speziellen Charakter derselben nicht bestimmen können. Dies wird dem Prinzipiellen, welches die nachfolgenden Ausführungen an sich tragen, keinen Abbruch thun.

Der erste Forscher, welcher einen richtenden Einfluss äußerer Faktoren auf Gestaltungsvorgänge im Keim vermutete, war — so viel

ich weiß — His¹⁾ [25]. Derselbe vertritt nämlich in seinen Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo die Ansicht, dass sich die Flächenzunahme des Lachskeimes am leichtesten so verstehen lasse, „wenn man den Zellen das Bestreben zuschreibt, in größtmöglicher Ausdehnung der oberen Fläche sich zuzuwenden. Wo die Schicht dick ist, da drängen sich tiefer liegende Zellen in Folge dieses Bestrebens zwischen die oberflächlichen ein und treiben sie auseinander; wo die Schicht dünner ist, da breiten sich die Zellen derart aus, dass sie eine größtmögliche freie Oberfläche gewinnen. — Das Streben aber der Zellen zu größtmöglicher Oberflächenentfaltung lässt sich seinerseits am ehesten aus einem Respirationsbedürfnis derselben ableiten, und man kann dabei an Erfahrungen erinnern, welche auch anderweitig in der Hinsicht gemacht worden sind, speziell an diejenigen, welche Ranvier über den Einfluss der Luft auf Zellenwanderungen mitgeteilt hat [25 S. 220]“.

His dachte dabei — wie er selbst Kupffer²⁾ gegenüber bemerkt — nicht „an eigentliche Massenauswanderungen, sondern an Vorgänge mehr lokalisierten Charakters“, er suchte nur die Flächenausdehnung des äußeren Keimblattes, welches ja eine kompakte Platte bildet, — ob mit Recht oder Unrecht, mag dahingestellt bleiben — durch das Sauerstoffbedürfnis der Zellen plausibel zu machen. Da er später — abgesehen von einer kurzen Bemerkung, welche ich nachträglich entdeckt habe und weiter unten erwähnen werde — nie wieder auf diesen Punkt zurückgekommen ist, so lässt sich aus diesen Erörterungen nicht ersehen, ob er überhaupt den Richtungsreizen einen wesentlichen Anteil an dem Aufbau der Embryonen zuschreibt.

Ein sehr wertvolles Beispiel für die Beteiligung von richtenden Kräften an ontogenetischen Prozessen hat in neuerer Zeit Loeb [38] geliefert. Derselbe konnte nämlich feststellen, dass die Zeichnung des Dottersackes der *Fundulus*-Embryonen durch die Anordnung der Blutgefäße bedingt ist, und zwar ist es das strömende Blut, welches das Anlagern der Chromatophoren an die Gefäßwände bewirkt, denn erstens tritt diese Ansammlung erst dann ein, wenn die Zirkulation begonnen hat, und zweitens kann sie durch einen Zusatz von KCl zum Meerwasser, wodurch der Kreislauf des Blutes, aber nicht die Entstehung der Blutgefäße gehemmt wird, aufgehoben werden.

1) Durch einige Bemerkungen Roux's [57 S. 2], auf die mich mein Freund Hans Driesch hinwies, wurde ich auf die betreffenden Äußerungen aufmerksam gemacht.

2) Kupffer vertrat wie eine Anzahl anderer Forscher (Vogt, Stricker, Oellacher etc.) die Ansicht, dass am Aufbau des Teleostierembryo aktive Zellenwanderungen beteiligt seien, doch scheint er nicht auf die Ursachen dieser Wanderungen eingegangen zu sein. Vergl. His l. c. S. 248—249.

Die Chromatophoren bleiben in diesem Falle in den Räumen zwischen den Gefäßen liegen, und der Dottersack behält infolge dessen seine tigerartige Zeichnung wie zu Anfang bei.

Besonders erwähnenswert ist noch die Beobachtung Loeb's [38], dass die Chromatophoren, sobald sie sich einem Gefäße angelagert haben, ihr amöbenartiges Aussehen verlieren und gleichsam eine Scheide um die Gefäße bilden¹⁾.

So wichtig mir nun diese Entdeckung zu sein scheint, so hat doch Loeb ihre Bedeutung für die kausale Auffassung ontogenetischer Vorgänge nicht erkannt; wenigstens weist er mit keinem Worte darauf hin.

Im Frühjahr 1893 veröffentlichte Roux [59] drei kurze Mitteilungen über die Selbstordnung der Furchungszellen. Er berichtet hierin über Beobachtungen, welche das Nähern isolierter Furchungskugeln des braunen Frosches gegen einander und ihre durch den engen Zusammenschluss bedingte gegenseitige Abplattung betreffen. Roux sieht in diesen Erscheinungen aus verschiedenen Gründen eine aktive Lebensfähigkeit der Zellen und vermutet als Grund der Annäherung positive Chemotaxis: „Die Furchungszellen verhalten sich zumeist in hohem Maße positiv chemotropisch zu einander, pigmenthaltige und pigmentlose Zellen ohne Unterschied. Einige Male wurden auch Erscheinungen beobachtet, welche vielleicht auf negativem Chemotropismus beruhen. Mit der Richtigkeit dieser Deutung der beobachteten Näherungsercheinungen wird der sogenannte Chemotropismus als ein wichtiges gestaltendes Prinzip der Ontogenese aufzufassen sein“.

Auch in seiner Streitschrift gegen Driesch und Hertwig deutet Roux [58 S. 664] mit einigen Worten an, dass taktische Erscheinungen in der Ontogenese vielleicht eine Rolle spielen können.

Zu der gleichen Ansicht bin nun auch ich [23. II] unabhängig von Roux im Verlaufe meiner Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gestaltung vom Medium (II. Teil S. 198 ff.) gelangt. Die Beobachtung des Wanderns der Kalkbildungszellen an bestimmte Stellen der Gastrulawand der Echinidenlarven stellten mich vor die Frage nach der Ursache dieses Wanderns. „Warum wird nicht auch einmal der Urdarm von einem Kalkgerüst umgeben und das Ektoderm freigelassen?“ — so fragte ich mich. Die Antwort hierauf lautete, dass es wahrscheinlich die positive Oxygenotaxis der Kalkbildungszellen ist, welche denselben ihre Bewegungsrichtung wenigstens zum Teil vorschreibt. „Es liegt nämlich auf der Hand, dass bei einer normalen Gastrula oder einem normalen Pluteus das Ektoderm, welches infolge der Flimmerbewegung stets von frischem Seewasser umspült wird, weit geeigneter zum Austausch der Gase ist als das Entoderm. Bei den *Lithium*-Larven liegen aber die Verhältnisse anders, indem hier sowohl Ekto- als Entoderm an der Begrenzung der äußeren Körper-

1) Vergl. hierzu Kölliker [30 S. 37 u. Fig. 24 Taf. II].

oberfläche Anteil nehmen. Die Folge davon ist, dass jetzt eine größere Quantität Sauerstoff, als es sonst möglich ist, durch die Wandung des Urdarmabschnittes diffundieren und ein Anlegen von Kalkbildungszellen an dieselbe veranlassen kann“. Und in der That wurde letzteres in einigen Fällen beobachtet. So dürfte es denn wahrscheinlich sein, dass die Bildungszellen des äußeren Kalkpanzers in der That von ihrem Sauerstoffbedürfnis gezwungen werden, sich dem Körper-epithel dicht anzulegen. Für die Fälle, wo auch an inneren Organen Kalkabscheidungen vorkommen, müsste man selbstverständlich eine andere Ursache in Anspruch nehmen.

„Es braucht wohl kaum besonders betont zu werden, dass die in Bezug auf das Wandern der Kalkbildner aufgeworfene Frage im Prinzip in jeder Ontogenese häufig wiederkehrt; und zwar gehören hierher nicht nur jene Vorkommnisse, wo von freibeweglichen Mesoderm- resp. Mesenchymzellen an einem bestimmten Orte einheitliche Organe gebildet werden, sondern auch solche, wo eine bestimmte Zellengruppe, wie von einer unsichtbaren Macht getrieben, auf eine ganz bestimmte Stelle zuwächst. In die letztere Kategorie würde z. B. das Heranwachsen der Nerven an die richtigen Muskeln gehören“ (l. c. S. 199).

Im folgenden wollen wir nunmehr versuchen, an der Hand einiger Beispiele die Fruchtbarkeit vorstehender Ausführungen darzuthun. Wir wollen mit den

B. Taktischen Erscheinungen in der Ontogenese

beginnen.

a) Die Aero- (Oxygeno-) Taxis der Furchungszellen von Arthropodeneiern.

Es ist bekannt, dass der befruchtete Eikern bei Myriapoden, Insekten und vielen Krebsen (z. B. beim Flusskrebs) im Innern der Eizelle liegt und sich hier zu teilen beginnt. Nachdem die Zahl der Furchungskerne, von denen jeder von einem amöbenartigen Protoplasmakörper umgeben ist, ein gewisses Maß erreicht hat, kriechen diese Furchungszellen — wie wir *cum grano salis*¹⁾ sagen können — an die Peripherie des Eies und bilden hier das Blastoderm. Ein ähnliches Wandern der Furchungskerne mit den sie umgebenden, sternförmigen Plasmainseln kommt auch an den Eiern der Araneiden und zahlreicher Crustaceen vor, bei denen die Furchung anfangs total ist und erst später superfiziell wird, indem die Zellgrenzen an der Peripherie erhalten bleiben, im Innern aber mehr oder weniger verschwinden.

Ausgezeichnete Beispiele für diesen letzteren Typus liefern nach Brauer und Morin die Eier von *Branchipus stagnalis* und *Theridium maculatum*, einer dipneumonon Spinne²⁾.

1) Vergl. hierzu Korschelt und Heider S. 765 [32].

2) Vergl. hierzu die Fig. 227 u. 363 bei Korschelt und Heider [32].

Es ist selbstverständlich, dass das Wandern der Furchungszellen in den erwähnten Fällen eine Ursache haben muss, und ich meine, dass wir nicht fehlgehen, wenn wir dieselbe in der positiven Acrotaxis suchen. Einen indirekten Beweis für die Richtigkeit dieser naheliegenden Vermutung sehe ich in dem Resultat von Experimenten, welche Loeb [40] an *Fundulus*-Eiern angestellt hat. Aus denselben geht nämlich mit großer Deutlichkeit hervor, dass die Embryonen des betreffenden Fisches mit fortschreitender Entwicklung immer empfindlicher gegen Sauerstoffmangel werden und dass mithin die Furchungszellen weniger sauerstoffbedürftig als die Zellen späterer Entwicklungsstadien sind. Auch aus einer Beobachtung Roux's [56 S. 39] scheint hervorzugehen, „dass die Furchung noch bei sehr geringer Gelegenheit zum Gasaustausch vor sich gehen kann, während die Bildung neuer Gestaltung durch Wachstum eines solchen nicht entbehren kann“. Wir verstehen aus dieser Thatsache, warum die Furchungskerne mit ihren amöbenartigen Protoplasmainseln anfangs im Innern der Eier liegen bleiben und erst später positiv aerotaktisch werden und an die Peripherie wandern. Es braucht wohl nicht erst besonders betont zu werden, dass nicht etwa alle Furchungszellen zu gleicher Zeit an die Eioberfläche zu kriechen brauchen, sondern dass die einen früher, die anderen später — je nach ihrer spezifischen Sauerstoffempfindlichkeit — auf die einseitige Sauerstoffzufuhr reagieren können. Falls neben dem Sauerstoffbedürfnis keine anderen Momente die Bewegung der Blastomeren bestimmen, so müssen letztere nach unsrer Ansicht selbstverständlich stets die Stelle der Peripherie zu erreichen suchen, welche ihnen am nächsten liegt. Beginnt die Blastodermbildung an einer bestimmten Stelle und breitet sie sich erst allmählich über die ganze Oberfläche aus, so kann dies meiner Meinung nach die Folge der Eiform und der anfänglichen Lage des befruchteten Eikernes sein. Hiernach lässt es sich vielleicht verständlich machen, warum z. B. bei *Hydrophilus* die Blastodermbildung in einer queren, dem hinteren Pole genäherten Zone, bei *Blatta* dagegen, bei welcher übrigens die „Furchungszellen“ sehr frühzeitig positiv aerotaktisch werden, an der Ventralseite des Eies beginnt. Nicht unerwähnt mag bleiben, dass ich weit davon entfernt bin, zu glauben, es ließen sich alle Fälle von einseitiger Ansammlung der Blastomeren auf vorstehende einfache Weise erklären, denn es ist sehr wohl möglich, dass die Richtung der Bewegung der Wanderzellen auch noch durch andere Momente mit bestimmt werden kann, worauf ja schon hingewiesen wurde.

b) Die Chemo- (Tropho-) Taxis der Dotterzellen (Vitellophagen).

Bekanntlich ist von verschiedenen Forschern festgestellt worden, dass bei vielen Insekten einige der Furchungszellen im Dotter bleiben und hier zu den sogenannten Vitellophagen werden. Wir haben in

dieser Erscheinung meiner Meinung nach einen Fall von positiver Chemotaxis oder — wie wir hier präziser sagen können — von Trophotaxis vor uns. Ob diese Dotterzellen überhaupt keine Aerotaxis besitzen oder ob dieselbe nur durch die stärkere Anlockung von Seiten des Dotters verdrängt wird, kann natürlich nicht entschieden werden. Bei der Richtigkeit der letzteren Alternative wäre dann selbstredend auch zuzugeben, dass möglicherweise die positiv aerotaktischen Blastodermzellen auch eine positive Trophotaxis aufweisen, welche aber wegen der stärkeren Reizbarkeit für einseitige Sauerstoffzufuhr — wenigstens zunächst — nicht zur Geltung kommen kann. Mir scheint diese Ansicht sehr viel für sich zu haben, und zwar erstens deswegen, weil es Insekten gibt (*Blatta* und *Neophylax*), bei denen zuerst alle Furchungszellen an die Oberfläche wandern und erst sekundär einige in das Innere des Dotters zurückkehren, und weil zweitens auch bei den Formen, welche primäre Dotterzellen besitzen, eine nachträgliche Einwanderung von Zellen des Blastoderms resp. des Keimstreifens in den Dotter hinein stattfindet. Wir haben also in diesen beiden Fällen eine Aenderung der Reizstimmung mancher Zellen mit fortschreitender Entwicklung vor uns, und zwar könnte man das Phänomen so auffassen, dass jetzt die positive Trophotaxis über die Aerotaxis Herr wird.

Auch bei den Myriapoden, Arachniden, Crustaceen und Pyrosomen sehe ich die Ursache der Entstehung der Vitellophagen und Kalymmoeyten in einer chemotaktischen Reizbarkeit der betreffenden Zellen. Unsre Theorie wäre jedoch nicht ohne weiteres auf sämtliche Meroeyten der meroblastischen Wirbeltiereier anwendbar, wenn die Beobachtungen von Rückert und Opperl richtig sein sollten.

Interessant für unsre Auffassung sind jene Fälle, wo sich die in den Dotter eingewanderten Zellen später am Aufbau des Mitteldarmes beteiligen, wie dies bei den Chilopoden (*Geophilus*), bei den Spinnen und zahlreichen Krebsen (*Palaemon*, *Eupagurus* etc. — bei *Astacus* liegen die Verhältnisse etwas anders —) der Fall ist. Hier kriechen nämlich die Dotterzellen, welche entweder von Anfang an im Dotter verbliebene „Furchungszellen“ oder sekundär eingewanderte Elemente des Blastoderms repräsentieren, nach einer gewissen Zeit an die Oberfläche des in einzelne Schollen zerfallenen Dotters, vermehren sich durch Teilung und bilden so das Epithel des Mitteldarmes. Wir haben also in diesem Falle wieder eine Veränderung der Reizbarkeit mit fortschreitender Entwicklung vor uns, und zwar wäre die Aenderung bei jenen Zellen eine doppelte, welche zuerst als Furchungszellen an die Peripherie des Eies gewandert, dann selbst oder ihre Tochterzellen in das Innere zurückgekehrt und schließlich zum zweiten Male an die Oberfläche des Dotters herausgekrochen sind, um hier das Mitteldarmepithel zu konstituieren. Es ist wahrscheinlich, dass die Ursache dieses zweiten Wanders ebenfalls in positiver Aerotaxis zu suchen ist, neben

der aber vielleicht auch noch ein gewisser Grad von ehemotaktischer Reizbarkeit vorhanden ist, denn es wäre sonst nicht einzusehen, warum die Vitellophagen nicht ganz den Dotter verlassen und sich der äußeren Körperbedeckung anlegen, wo doch die Bedingungen zum Gasaustausch noch günstiger als auf der Oberfläche des Dotters sein müssen. Dass die wandernden Dotterzellen neben der positiven Aerotaxis eine gewisse Empfindlichkeit für Berührungsreize besitzen, und dass diese das Liegenbleiben an der Oberfläche der Dotteranhäufung bedingt, ist natürlich auch nicht ausgeschlossen.

Mag dem nun sein, wie ihm wolle; das Wichtige unsrer bisherigen Untersuchungen scheint mir in dem Nachweis zu bestehen, dass bei vielen Arthropoden bestimmte Richtungsreize möglicherweise die Ursache für die Entstehung der äußeren Körperbedeckung und häufig sogar für die des Mitteldarmepithels abgeben können.

c) Ueber die Ursache der Entstehung der Schwann'schen Scheiden und der Neurilemmata.

Durch die Untersuchungen von zahlreichen Forschern ist in neuerer Zeit — wie man weiß — festgestellt worden, dass die Nerven als Bündel nackter Axenzylinder aus dem Rückenmark hervordringen. Erst sekundär legen sich an diese Bündel Mesenchymzellen aus dem umgebenden Gewebe an, dringen zwischen die einzelnen Axenfasern ein und bilden um dieselben die sogenannten Schwann'schen Scheiden. Besonders lehrreich erweist sich in dieser Beziehung die Darstellung, welche Kölliker in seinen histologischen Studien an Batrachierlarven über diese Verhältnisse gegeben hat [30].

Nach der Darstellung dieses Gelehrten bestehen die Nerven im Schwanz der jüngsten Larven — wie schon Hensen richtig erkannt hatte [22] — aus nackten Axenzylindern. Erst später lassen sich auf denselben — und zwar zunächst in der Nähe der Axe — Kerne nachweisen, welche hierauf „auch an den Aesten und schließlich selbst nahe an den letzten Endigungen erscheinen“. Schon nach diesen Beobachtungen lässt sich vermuten, dass die betreffenden Kerne Zellen angehören, welche sich aus dem umgebenden Bindegewebe den Nerven angelegt und um die einzelnen Axenzylinder die sogen. Schwann'sche Scheide gebildet haben. Man wird in dieser Vermutung besonders deswegen bestärkt, weil „die kernhaltigen Stellen der blassen Nervenfasern der Batrachierlarven oft so aussehen, als ob sie aus Zellen beständen, die von außen auf die Protoplasmafäden sich angelagert hatten, indem dieselben an der Oberfläche der Nerven vorspringende, unregelmäßig knollige, rundliche oder längliche Massen darstellten“ (l. c. S. 4). Die Kölliker'sche Fig. 5 auf Taf. I gibt ein deutliches Beispiel hiervon.

„Vergleicht man diese Bildungen mit den im umliegenden Gewebe befindlichen, so überzeugt man sich, dass dieselben ebenso beschaffen sind wie die hier vorkommenden sehr zahlreichen amöboiden Zellen, und es sind besonders die Fälle beweisend, in denen die Zellen, wie z. B. bei *Bufo*, eine gewisse Anzahl Pigmentkügelchen enthalten, welche dann auch in den den Nerven angelagerten Elementen in gleicher Weise sich finden“ (l. c. S. 4). Der Entstehung der Schwann'schen Scheiden der Schwanznerven der Batrachierlarven aus angelagerten Zellen aus der Schwanzgallerte erscheint somit sicher begründet.

An uns tritt nun die Frage heran, welche Ursache dieses Anlegen der Mesenchymzellen bewirkt. Der Leser wird bereits vermuten, dass ich dieselbe in einem Reize suche, den die Nervenfasern auf die umliegenden Bindegewebszellen ausüben. Eine nähere Präzisierung dieser Neurotaxis — wie wir vorläufig sagen können — lässt sich zur Zeit nicht geben, wenn es auch wahrscheinlich ist, dass eine spezifische Substanz die Anlockung bewirkt. Aus der Thatsache, dass das Auftreten der Kerne in zentrifugaler Richtung erfolgt, lässt sich vermuten, dass das anlockende Reizmittel in den jüngsten Nervenenden entweder überhaupt nicht oder nicht in dem richtigen Maße vorhanden ist, wissen wir doch, dass für jede taktische Bewegung eine bestimmte Reizschwelle erreicht sein muss.

Doch nicht nur die Entstehung der Schwann'schen Scheiden ist meiner Meinung nach durch einen Richtungsreiz bedingt, sondern auch die übrigen Hüllen mesenchymatösen Ursprunges, welche die Nervenbündel umfassen. Hierher sind also die als Neurilemmata oder Perineurien bezeichneten Schichten zu zählen, zu denen auch die sogen. Henle'schen Scheiden gehören. Was diese letzte Kategorie anlangt, so teilt Kölliker in der erwähnten Arbeit mit, dass er Pigmentzellen „auch an einzelnen dunkelrandigen Nervenfasern und an ganzen Stämmchen von *Pelobates*-Larven bald mehr vereinzelt, bald in dichter Folge“ gesehen hat, „Elemente, die als erste Andeutungen Henle'scher Scheiden anzusehen sind“. Es ist wohl sicher, dass diese Zellen ebenfalls von einem von den Nervenstämmchen ausgehenden Reize angelockt worden sind.

Sollte einmal entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen werden, dass sich derartige Perineurien auch als hohles Röhrensystem anlegen können, ohne dass im Innern Nervenbündel vorhanden sind, so wird meine Hypothese zugleich mit dieser Entdeckung fallen.

Im Anschluss an vorstehende Auseinandersetzungen muss ich einer kurzen Bemerkung von His gedenken, welche derselbe in seiner Schrift „zur Geschichte des Rückenmarkes“ [26] S. 511 macht. Hier heißt es nämlich, dass die „mit Bindegewebskapseln versehenen Endapparate (Pacini'sche Körper, Endkolben, Tastkörper, Tastkugeln etc.) deshalb ein besonderes Interesse bieten, weil sich daran zeigt, dass

von Seiten der Nerven an der Endstelle eine Art von Reiz auf die Umgebung ausgeübt und dadurch die Anhäufung besonderer Zellschichten veranlasst wird“. Dies ist eine zweite Bemerkung von His, welche als eine Vorläuferin unserer Hypothese zu betrachten ist. Ueber ihre Richtigkeit soll hier nicht in ausführlicherer Weise geurteilt werden, es sei nur erwähnt, dass ich eher glaube, es gehe von den Zellen, welche die Bildung der betreffenden Tastkörper bewerkstelligen, ein Reiz aus, welcher das Wachsen der Nervenendigungen in die Zellengruppen hinein veranlasst. Wie wir später sehen werden, müssen wir das Auswachsen der Nerven an die Endorgane entschieden auf Richtungsreize zurückführen, welche von letzteren auf erstere ausgeübt werden.

d) Ueber die Entstehung der bindegewebigen und muskulösen Hüllen um Gefäße.

Die im vorstehenden Abschnitt öfter zitierte Schrift Kölliker's enthält am Schluss noch einige kurze Mitteilungen über die Entstehung der Muskeln an der Arteria caudalis und ihren hauptsächlichsten Seitenästen bei Kaulquappen. Die Muskularis dieser Gefäße besteht nach den Angaben genannten Forschers bei älteren Larven aus „quergestellten zum Teil spindelförmigen zum Teil mit mehreren Ausläufern versehenen Zellen“, welche an Venen und Lymphgefäßen nicht aufzufinden sind. Wichtig ist nun, dass „diese Muskelemente in loco dadurch entstehen, dass sich lymphoide Zellen der Schwanzgallerte an die Gefäßwand anlagern und an dieser in die Quere auswachsen“. Außerdem beobachtete K. aber auch an den Venen an verschiedenen Stellen aufgelagerte Zellen, welche er für „Vorläufer einer bindegewebigen Gefäßhaut“ hält und deshalb mit den Namen Adventitialzellen belegt. „Bei gewissen Larven, wie bei den Bufonen, sind diese Adventitialzellen sehr reichlich und pigmentiert und stellen zum Teil eine besondere Pigmenthaut dar“¹⁾. „Andeutungen solcher Pigmentscheiden sah ich auch in einzelnen Fällen an den Lymphgefäßen von *Rana esculenta*“ (l. c. S. 36 u. 37).

Mir scheint aus diesen Thatsachen hervorzugehen, dass die Ursache der Entstehung von Muskel- und Bindegewebsscheiden um die Schwanzgefäße der Batrachierlarven durch einen Reiz bedingt wird, welchen die Endothelröhren oder ihr Inhalt auf umliegende Mesenchymzellen ausüben. Näheres über die Natur dieses Richtungsreizes lässt sich nicht angeben, ja es ist — wie bereits angedeutet — sogar zweifelhaft, ob das Blut oder die Gefäßwandung als Reizmittel fungiert. Bei Richtigkeit der letzteren Vermutung wäre dann wieder zu entscheiden, ob ein Stoffwechselprodukt der Endothelzellen die Ursache für das Anlagern von Mesenchymzellen ist, oder ob letztere eine Kon-

1) Vergl. hierzu die oben S. 755 erwähnten Befunde Loeb's.

taktreizbarkeit für eine spezifische physikalische Beschaffenheit der ersteren besitzen d. h. also ob man es mit Chemotaxis oder mit einer Art von Thigmotaxis zu thun hat.

Die einfache nackte Endothelröhrchen repräsentierenden Kapillaren dürften nach unserer Auffassung selbstverständlich nicht die Fähigkeit zur Anlockung von Mesenchymzellen haben, und dasselbe müsste während der Embryonalentwicklung auch bei den übrigen Gefäßen wenigstens so lange der Fall sein, als dieselben ausschließlich aus Endothelzellen bestehen.

Wenn wir bedenken, dass die Aufgabe der Kapillargefäße in der Vermittlung des Stoffaustausches zwischen Blut und Geweben besteht, und dass sie zur Ausführung dieser Funktion vielleicht nicht nur durch ihre Zartheit, sondern auch durch eine spezifische Beschaffenheit ihrer Wandung befähigt sind, so könnte man annehmen, dass bei dem Uebergang der Arterien in Kapillaren die Endothelhaut ihre anlockende Wirkung deswegen verliert, weil die Beschaffenheit ihrer Zellen, auf welcher ja die Anlockung beruht, dabei eine andere wird. Hiernach könnte man den kürzere oder längere Zeit bestehenbleibenden einfachen Bau der embryonalen Gefäße dadurch erklären, dass die Endothelwandungen derselben nicht nur äußerlich, sondern auch in ihrer physikalisch-chemischen Beschaffenheit zunächst ganz den Kapillaren gleichen und demnach nicht anlockend auf die umliegenden Mesenchymzellen wirken können. Es würde sich also im Verlaufe der Ontogenese die Beschaffenheit der Endothelröhrchen ändern und erst diese Aenderung würde eine Anlockung der muskel- und adventitiabildenden Elemente ermöglichen.

Eine besondere Ursache muss man höchst wahrscheinlich zur Erklärung der Thatsache annehmen, dass die Elemente der Muskularis in der Quere, die der Adventitia dagegen vorwiegend in der Längsrichtung verlaufen. Welcher Umstand bewirkt es, dass die muskelbildenden Zellen ihre Längsaxe senkrecht, die bindegewebeliefernden dagegen die ihrige parallel zu der des Gefäßes stellen? — Dies ist also die Frage, welche noch der Lösung harret. Es ist sehr wohl möglich, dass auch hier eine Reizwirkung vorliegt und es könnte so z. B. der Druck des fließenden Blutes richtungsbestimmend auf die Elemente wirken. Späteren Forschungen bleibt die Aufklärung dieser Frage vorbehalten; die genauen Untersuchungen von Embryonen, bei denen nach dem Verfahren Loeb's [38] die Zirkulation durch Chlorkalium sistiert worden ist, könnte hierbei eventuell von großem Vorteil sein.

Wir haben unsre Hypothese auf die thatsächlichen Angaben von Kölliker gestützt, sind jedoch der Meinung, dass sie auch auf die Entstehung der Gefäßhüllen bei den übrigen Wirbeltieren anwendbar ist. Dass sie dagegen auf die Bildungsweise des Herzmuskelschlauches

nicht passt, liegt auf der Hand, denn derselbe entsteht bekanntlich durch Faltenbildung und Dickenwachstum des viszeralen Mittelblattes, ein Vorgang der vielleicht durch einen formativen Reiz von Seiten des resp. der Endothelsäckchen ausgelöst wird.

Die viel diskutierte Entstehungsweise der Endothelröhren ist für unsre Auffassung vollkommen nebensächlich. Bedenkt man aber die Resultate, zu denen P. Mayer, Ziegler und namentlich Wenekebach bei Selachiern und Teleostiern gekommen sind [siehe in 24], so wird man geradezu dazu gedrängt, in diesen Fällen auch für die Entstehung dieses Hauptteiles des Gefäßsystemes die Mitwirkung von richtenden Kräften in Anspruch zu nehmen. Ein näheres Eingehen auf diese interessante Frage würde uns jedoch zur Zeit auf ein zu problematisches Gebiet führen. Nach unsren jetzigen Kenntnissen ist es nicht ausgeschlossen, dass die Endothelröhren möglicherweise in differenten Wirbeltiergruppen auf verschiedene Weise entstehen, und dass infolge dessen in dem einen Falle an ihrem Zustandekommen Richtungsreize beteiligt sein können, welche in anderen kein Wirkungsfeld haben.

e) Ueber die Entstehungsursache einiger anderer bindegewebiger Hüllen.

Es ist bekannt, dass sowohl die Muskelfasern als auch die schwächeren und stärkeren Bündel derselben und schließlich der ganze Muskel selbst von bindegewebigen Scheiden, den sogen. Perimysien eingeschlossen werden. Da dieselben offenbar aus Mesenchymzellen ihren Ursprung nehmen, so scheint es mir wahrscheinlich, dass das Anlagern dieser Bildungselemente durch einen Reiz veranlasst wird, welcher von den Muskelfasern ausgeht.

Ein ausgezeichnetes Beispiel für die Beteiligung von Richtungsreizen an der Bildung bindegewebiger Hüllen um Organe bietet ferner die Entwicklung der Choroidea des Auges, hier kann man an Missbildungen direkt nachweisen, dass die Pigmentschicht des Augenbechers das Auflagern von Bindegewebszellen auf die äußere Wand beeinflusst. Wird nämlich im Verlaufe der Ontogenese die ventrale Augenspalte, durch welche der Glaskörper in die Augenblase hineingewachsen ist, nicht wie gewöhnlich durch Verwachsung der Ränder geschlossen, so fehlt an dieser Stelle die Aderhaut des Auges. Durch unsre Hypothese, nach der die Mesenchymzellen durch einen spezifischen Reiz von Seiten der äußeren Wand des Augenbechers zu einer festen Auflagerung auf ihr veranlasst werden, ist die Entstehung dieser „Coloboma“ genannt Missbildung leicht erklärlich. Auch Hertwig macht in seiner Entwicklungsgeschichte [24] darauf aufmerksam, dass die mangelhafte Ausbildung der Gefäßhaut bei offen gebliebener Augenspalte ein Zeichen ist, „wie sehr die Entwicklung der bindegewebigen Umhüllung von den Bildungsprozessen der beiden Epithelblätter abhängig ist“. Den wahren Grund dieser Abhängigkeit hat er jedoch nicht erkannt.

Um endlich noch ein Beispiel aus der Ontogenese der Wirbellosen anzuführen, so mag hier an die sogen. Perikardialzellen der Arthropoden erinnert werden, welche ebenfalls aus Mesenchymelementen ihren Ursprung nehmen, die vielleicht durch einen vom Rückengefäß ausgehenden Reiz angelockt werden. Die sogen. Chloragogenzellenschicht an den Blutgefäßen von Anneliden wird wahrscheinlich eine gleiche Entstehungsursache haben.

Man könnte die Beispiele noch sehr leicht um das Hundertfache vermehren; mir scheinen aber die unter c, d und e mitgeteilten Fälle zu dem Nachweis zu genügen, dass das mesenchymatische Gewebe ein Hauptwirkungsfeld für gestaltende Richtungsreize ist; und ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass der thatsächliche Nachweis derselben in manchen Fällen mittels des Experimentes gelingen wird.

f) Ueber die Entstehungsursache des Polycladendarmes.

In äußerst deutlicher Weise lässt sich die Beteiligung eines Richtungsreizes an der Bildung des Darmes der Polycladen wahrscheinlich machen. Wie allgemein bekannt ist, entsteht das Darmepithel hier aus den oberen und unteren kleinen Entodermzellen, während die in der Mitte des Furchungszellhaufens gelegenen großen Entodermzellen ihren Kern verlieren, in einzelne Dotterkugel zerfallen und als Nahrungsdotter fungieren. Die Abkömmlinge der 8 kleinen Zellen legen sich der Oberfläche dieser Kugeln an und dringen zwischen dieselben ein, und da die Grenzen sich bald nicht mehr zwischen den einzelnen Zellen nachweisen lassen, so bilden sie zusammen „eine durch vielfache Lücken unterbrochene Schicht von Protoplasma, welche den Nahrungsdotter überzieht und durchsetzt und an einzelnen Stellen kleine Anhäufungen bildet, die mit einander durch Plasmastränge verbunden sind. Im Plasma treten verschieden große lichtbrechende Tropfen auf, die vermutlich von aufgenommenem Nahrungsdotter herühren“ (Lang S. 338).

Mir scheint, dass wir nach dieser Darstellung nicht fehlgehen, wenn wir das Ausbreiten und Haftenbleiben der Entodermzellen auf der Oberfläche der Dotterkugeln, wodurch natürlich bei fortgesetzter Teilung ein Epithel um die Ballen zu Stande kommen muss, auf einen chemischen Reiz zurückführen, welchen der Dotter auf die Darmbildungszellen ausübt.

Auch die Darstellung, welche Selenka von der Bildung des Polycladendarmes gibt, spricht sehr für unsre Auffassung. „Vereinzelte Entodermzellen — so berichtet er — umfließen hie und da einen durch Zerfall verkleinerten homogenen Dottertropfen und unter beginnender Resorption des letzteren und gleichzeitiger Vermehrung der Entodermzellen bildet sich ein kurzes Rohr oder ein tonnenförmiger Hohlkörper, der mit benachbarten gleicherweise entstandenen Darmhöhlen in Ver-

bindung tritt, um endlich einen längeren Blinddarm zu bilden“. Da wohl nichts näher liegen dürfte, als die Ursache dieses Umfließens der Dotterelemente von Seiten der Entodermzellen auf eine chemo- resp. trophotaktische Reizbarkeit der letzteren zurückzuführen, so dürfte hiermit die Beteiligung von einer Art Chemotaxis an der Darmbildung sehr wahrscheinlich geworden sein. Jedenfalls wird man dieses für die Bildung der „primären Darmhöhlen“ ohne weiteres zugestehen, wenn man es auch dahingestellt sein lässt, ob auch die Vereinigung dieser einzelnen Darmhöhlen zu einem einheitlichen Ganzen durch Richtungsreize eingeleitet wird, was ich selbst für höchst unwahrscheinlich, ja für ausgeschlossen halte.

g) Ueber die Beteiligung von Richtungsreizen an Entwicklungsprozessen bei den Süßwasserturbellarien.

Da sich die definitiven Organe der Tricladen nach den Untersuchungen von Jijima [28] und Hallez [21] sämtliche aus den sog. Wanderzellen entwickeln, welche anfangs in unregelmäßiger Weise in der gemeinsamen Nährmasse zerstreut sind, so tritt uns hier die Bedeutung der Richtungsreize für das Zustandekommen morphologischer Prozesse in geradezu utrierter Weise entgegen. Ein näheres Eingehen auf die eigenartigen Entwicklungsprozesse scheint mir deshalb hinreichend begründet.

Die erste Wirkung eines Richtungsreizes offenbart sich uns bei dem Anlegen der Dotterzellen, deren amöboide Bewegung bereits v. Siebold gesehen hat, an die in Furchung begriffenen Eier. In Fig. 19 auf Taf. II der Hallez'schen Arbeit ist deutlich zu sehen, wie sich verschiedene Dotterzellen mit Pseudopodien dem Ei anschmiegen. Die Furchungskugeln des letzteren liegen hier bereits in einer gemeinsamen Nährmasse, welche bekanntlich durch Zusammenfließen anhaftender Dotterzellen gebildet wird. So wird also ein Bestandteil der jungen Planarienembryonen erst durch einen chemischen Reiz ermöglicht, welcher von den Eiern auf die in der Coconflüssigkeit suspendierten Zellen ausgeübt wird. Interessant ist, dass dieser Reiz den Zellen des primären Ektoderms nicht mehr zukommt; nach dem Auftreten desselben bleiben nach Jijima keine Dotterzellen mehr an den Embryonen haften. Die Zellen haben also mit ihrer Differenzierung zum primären Ektoderm ihre Anlockungsfähigkeit eingebüßt.

Wir hatten oben S. 756 gesehen, dass die Bildung des Blastoderms bei den Insekten wahrscheinlich durch die aerotaktische Reizbarkeit der Furchungszellen ermöglicht wird, ich glaube nun, dass auch das primäre Ektoderm der Tricladen seine Entstehung dem gleichen Richtungsreiz verdankt. Es muss jedoch betont werden, dass neben der Aerotaxis noch ein anderes Moment im Spiele sein muss, da nämlich bei alleiniger Wirkung einer einseitigen Sauerstoffzufuhr nicht einzu-

sehen ist, warum die Zellen nicht die Oberfläche des Embryo ganz verlassen, sondern sich auf ihr zu einem Epithel flach ausbreiten. Ob wir in diesem neuen Moment ebenfalls eine Reizursache (etwa Thigmotaxis) oder ein physikalisches Phänomen (Kapillarität) zu suchen haben, bleibt vorläufig dahingestellt. Auch an dem Zustandekommen des sekundären Ektoderms ist höchst wahrscheinlich Aerotaxis beteiligt, da dasselbe nach Hallez dadurch entsteht, dass von den Wanderzellen immer neue an die Oberfläche rücken und sich zwischen den übrigen Zellen des Körperepithels einordnen¹⁾.

Einen Richtungsreiz mache ich ferner für die Bildung des sekundären Darmepithels verantwortlich und zwar bin ich der Meinung, dass die in den primären Darm aufgenommenen Dotterzellen anlockend auf die in der Nähe liegenden Wanderzellen wirken. In Fig. 9 auf Taf. 5 bemerkt man bei Hallez eine der sekundären Darmepithelzellen, wie sie Pseudopodien nach dem Inhalt des primären Darmes ausstreckt. Dass die Zellen hier nicht einfach in die Dottermasse hinein wandern, verhindert zunächst das noch vorhandene primäre Darmepithel, sodann kommt aber höchst wahrscheinlich noch eine zweite Reizursache oder auch Kapillarität hinzu, welche das Aneinanderhaften der Epithelzellen bewirkt und so erst die Formierung eines geschlossenen Darmepithels ermöglicht.

Wir erwähnten bereits oben, dass nach Hallez und Jijima auch alle übrigen Organe aus den zwischen Darm- und Körperepithel verteilten Wanderzellen entstehen. Leider ist in den Arbeiten der betreffenden Forscher an keiner Stelle erwähnt, ob sich die ganze Anlage eines Organes z. B. die des Gehirnes aus einer Zelle durch Teilung entwickelt und zwar derart, dass die Tochterzellen bei einander liegen bleiben und demnach einen dichten Zellenhaufen bilden, oder ob dieselbe dadurch entsteht, dass mehrere oder auch viele in Teilung begriffene Zellen sich nachträglich eng aneinander schließen. Ist das letztere der Fall — wie es in der That zu sein scheint —, so wäre es vielleicht eine nahe liegende Annahme, die Ursache für diesen sekundären Zusammenschluss in einem Richtungsreize zu suchen, der entweder von einigen weniger dicht beieinander liegenden Zellen, welche bereits in der Umdifferenzierung begriffen sind, oder von einem bereits vorhandenen Organ, in dessen Nähe das neue zu liegen kommen soll, ausgehen kann. Die Richtigkeit dieser Vermutung erscheint mir jedoch selbst höchst zweifelhaft, da nämlich die Entstehung der Organe aus vielen Wanderzellen auch noch auf eine andere Weise denkbar ist. Nimmt man nämlich an, dass aus irgend einem Grunde eine be-

1) Meine Ansicht bleibt natürlich auch bestehen, falls durch erneute Untersuchungen erwiesen werden sollte, dass sich die Zellen, welche das definitive Körperepithel liefern, unter dem primären Ektoderm ansammeln, und dass letzteres schließlich als unbrauchbare Hülle abgeworfen wird.

schränkte Gruppe von Zellen, die zunächst noch ziemlich weit von einander entfernt sein können, zu energischer Teilung veranlasst wird, so ist ein Zusammenschließen der anfangs zerstreuten Elemente zu einem einheitlichen Ganzen auch ohne Richtungsreiz möglich. Und schließlich könnte ja auch die Bildung einheitlicher Organe durch die Kombination beider Wirkungsweisen erzielt werden, was zumal bei Organen, die aus mehreren Schichten zusammengesetzt sind, nicht unwahrscheinlich ist. Man sieht, es tauchen hier der Probleme viele auf, über welche zukünftige Forschungen Licht zu verbreiten haben.

Auch bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung entstehen bei Dendrocölen und Rhabdocölen nach Kennel, F. v. Wagner [70] und J. Keller [29] die fehlenden Organe aus den Wanderzellen, welche sich in den erwachsenen Tieren noch vorfinden und als „Bildungszellen“ oder „Stammzellen“ bezeichnet werden. Dieselben Fragen, welche wir eben bei der Ontogenese der Tricladen aufgeworfen haben, drängen sich also auch hier auf.

Betrachtet man die Abbildungen, welche Wagner von den Vorgängen bei der Bildung der fehlenden Organe gibt, so kann man leicht dazu verführt werden, Richtungsreizen einen Anteil an der Formierung einheitlicher Organanlagen zuzuschreiben. Wir wollen uns aber hüten, zur Zeit hierüber einen sicheren Entscheid zu treffen. Bei der Bildung des neuen Pharynx könnte nach den Abbildungen von Keller vielleicht der oben an letzter Stelle genannte Modus Geltung haben. Während nämlich die Zellenanhäufung, aus welcher das Pharynxepithel hervorgeht, vielleicht ohne Zutun eines Richtungsreizes einfach dadurch zu stande kommt, dass sich die Wanderzellen an der betreffenden Stelle stark vermehren und so schließlich zu enger Berührung kommen, dürfte der Muskelschlauch so entstehen, dass umliegende Zellen durch einen vom Pharynxepithel ausgehenden Reiz zu dichter Anlagerung an dasselbe veranlasst werden, wo sie dann zu Muskelfasern auswachsen. In ähnlicher Weise dürfte auch in der Ontogenese die Ursache für die Anlagerung der muskelbildenden Wanderzellen an das Körperepithel in einem Richtungsreize zu suchen sein. Ebenso wie oben bei den Blutgefäßen wäre natürlich auch hier noch zu erklären, warum die Zellen einmal senkrecht, das andere Mal dagegen parallel oder auch schräg zur Längsaxe des Körpers zu Muskelfasern auswachsen.

Ich glaube, die vorstehenden Auseinandersetzungen zeigen zur Genüge, dass die Embryonalentwicklung der Süßwasserturbellarien und ihre ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung für unsere Hypothese von der größten Bedeutung ist. Ueberhaupt dürften die betreffenden Entwicklungsphänomene zu den wichtigsten der ganzen Tierreihe gehören, da hier alle Organe — wie bereits öfter erwähnt wurde — aus anscheinend gleichartigen Wanderzellen ohne Falten-

bildung ihre Entstehung nehmen. Der scharfe Gegensatz, welcher in dieser Hinsicht zwischen den Dendrocölen des Süß- und des Meerwassers besteht — bei letzteren kann man bekanntlich bereits an vorgeschrittenen Furchungsstadien die Elemente des äußeren, mittleren und inneren Keimblattes erkennen —, ist ein deutlicher Fingerzeig, dass ähnlich gebaute Organismen durch ganz verschiedene Entwicklungsursachen zu stande kommen können. Sollte also durch künftige Untersuchungen nachgewiesen werden, dass taktische Erscheinungen in der Entwicklung der Tricladen eine große Rolle spielen, so ist daraus nicht zu schließen, dass sie dies in demselben Maße auch bei den Polycladen thun.

h) Ueber einige Punkte von allgemeiner Wichtigkeit.

1) Nachdem wir wahrscheinlich gemacht haben, dass die Bildung mancher Organe und Organteile durch Richtungsreize, welche auf freibewegliche Gewebezellen wirken, ermöglicht wird, tritt an uns die Frage heran, ob diese Zellen alle als gleichwertig zu betrachten sind oder ob die einen nur auf Reize, welche von Nerven ausgehen, die anderen dagegen nur auf solche, welche nackte Blutgefäße ausüben, reagieren können. Vom Weismann'schen Standpunkte aus müssten wir letzteres von vornherein für richtig halten. Demnach besäßen z. B. bei den Tricladen die einen Wanderzellen ausschließlich Determinanten, welche sie zur Reaktion auf einseitige Sauerstoffzufuhr befähigten, während andere wegen der ihnen zugewiesenen Bestimmungselemente nur auf einen chemischen Reiz von Seiten des Dottermaterials reagieren könnten. Man sieht, dass die Weismann'sche Theorie mit unsrer Hypothese zunächst nicht im Widerspruch steht, ja sie bedarf ihrer sogar in solchen Fällen, wo sich einheitliche Gewebe oder Organe aus zerstreuten Elementen aufbauen. Wie sollten denn sonst die unregelmäßig verteilten, aber spezifisch determinierten Zellen an den richtigen Ort gelangen?

Wir könnten also im Anschluss an Weismann annehmen, dass die verschiedenen Gruppen der freibeweglichen Zellen ausschließlich eine ganz bestimmte Reizbarkeit besitzen. Nun ist aber durch die experimentellen Untersuchungen zahlreicher Forscher festgestellt worden, dass von einer qualitativen Sonderung des Kernmaterials bei der Furchung nicht die Rede sein kann, sondern dass „die Furchung ein idioplasmatisch gleichartiges Material liefert“. Es liegt also kein Grund vor, z. B. die Zellen des Mesenchyms unter einander als idioplasmatisch ungleichwertig zu bezeichnen, obgleich sie sicherlich von den Elementen des Körper- und Darmepithels — und vielleicht nicht nur äußerlich — verschieden sind.

Wir werden so dazu geführt, das Schicksal der Mesenchymzellen von ihrer Lage abhängig zu machen: Diejenigen, welche in der Nähe

von nackten Axenzylindern liegen, werden zu Zellen der Schwann'schen Scheide, während die in der Nähe von Endothelröhren gelegenen zur Bildung der Muscularis oder Adventitia beitragen. Ebenso würde es sich mit den Wanderzellen der Tricladen verhalten, sie wären als unter einander gleich, wenn auch von den Zellen des primären Ekto- und Entoderms und des larvalen Pharynx als verschieden zu betrachten. Wenn es technisch ausführbar wäre, so müsste es also auch hier gelingen, vor beginnender Differenziation Zellen aus der äußeren Lage der Wanderzellen in die innere zu bringen; in dem einen Falle würden sie zur Bildung des Körperepithels beitragen, während im anderen Darmzellen aus ihnen entstehen würden.

Wir könnten demnach kurz sagen, dass die freibeweglichen Zellen immer auf die Reize reagieren, deren Quelle sie am nächsten liegen. Hierzu muss jedoch bemerkt werden, dass dieser Satz nur bei vollkommener Gleichheit der Zellen absolut bindend ist. Nun ist es aber möglich, dass sich die freibeweglichen Gewebezellen zwar in qualitativer, aber nicht in quantitativer Hinsicht gleich verhalten, d. h. dass zwar sämtliche auf alle Reize, welche in der Ontogenese eine Rolle spielen, reagieren können, dass aber ihre Reizstimmung für die einzelnen Reize verschieden ist, indem bei demselben Reiz die Reizschwelle für die einen höher oder tiefer liegt als für die anderen. Nehmen wir z. B. an, dass sich in einiger Entfernung von einer Anzahl Mesenchymzellen ein Bündel nackter Axenzylinder und in einer etwas größeren ein nacktes Endothelrohr befindet, so brauchen sich nicht alle Zellen dem Nervenbündel anzulegen, sondern es können auch einige von dem Blutgefäß angelockt werden. Es findet also sozusagen ein Kampf zwischen den beiden Reizen statt, und während in dem einen Falle der eine Sieger bleibt, behält im anderen der andere die Oberhand; die Entscheidung liefert dabei die jeweilige Reizstimmung der Zellen. Wir müssen an dieser Stelle daran erinnern, dass wir eine ähnliche Auffassung bereits früher S. 758 vertreten haben, als wir von den Richtungsbewegungen der „Furchungszellen“ bei Arthropoden sprachen. Auch dort nahmen wir an, dass sämtliche Elemente zwar auf alle auf sie wirkenden Reize zu reagieren vermögen, dass aber die Reizschwelle für sie verschieden sei. Ueberwog bei den einen der chemische Reiz des Nahrungsdotters, so blieben sie entweder von allem Anfang an im Dotter oder wanderten sekundär in denselben ein; siegte dagegen die Aerotaxis, so krochen diese Zellen an die Oberfläche, um sich an der Bildung des Blastoderms zu beteiligen. Da nun schließlich alle Zellen von der Eizelle abstammen und wir eine qualitative Sonderung der Aulagesubstanz verwerfen, so müssen wir annehmen, dass sich die quantitative Reizstimmung im Laufe der Entwicklung, ja selbst bereits während der Furchung ändern kann. In dem Abschnitt, welcher über die Veränderungen der Reiz-

barkeit durch äußere Agentien handelte, haben wir oben gesehen, wie sehr die Reizstimmung von äußeren Bedingungen abhängig ist. In den Arthropodenciern, im Mesenchymgewebe und in der Wanderzellenschicht der Süßwasserturbellarien, wo die einzelnen Zellen von einander entfernt liegen, dürften sich nicht alle unter den gleichen Bedingungen befinden. Ja es ist eigenartig, dass dies nicht einmal bei geschlossenen Furchungszellhaufen der Fall zu sein scheint. Darauf deutet wenigstens — wie ich glaube — eine Beobachtung hin, welche ich in meiner ersten Mitteilung über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des Meerwassers auf die Entwicklung der Seeigeleier erwähnt habe [23. I]. Bei Zusatz einer gewissen Menge Chlorkalium zeigte sich nämlich in einzelnen Fällen, dass eine größere oder geringere Anzahl von Furchungskugeln abstarb und dass aus den übrigen normale Embryonen von verschiedener Größe hervorgingen. Die Furchungszellen, welche sich im übrigen als idioplasmatisch gleichwertig erwiesen — insofern an den Zwergembryonen keine Organe fehlten —, besaßen also doch dem zugesetzten KCl gegenüber in quantitativer Hinsicht eine verschiedene Empfindlichkeit.

Wir müssen schließlich noch betonen, dass die vorstehende Auffassung von der qualitativ gleichen, aber quantitativ verschiedenen Reizbarkeit der freibeweglichen Gewebezellen, nicht etwa eine Möglichkeit unter vielen ist, sondern dass wir einfach dazu genötigt werden, wenn wir die qualitativ ungleiche Verteilung der Anlagsubstanz verwerfen.

2) An zweiter Stelle wollen wir auf zwei Fragen heterogenen Charakters hinweisen, welche noch der Erörterung bedürfen.

Zunächst ist es nämlich klar, dass wir in den Richtungsreizen nur die Ursache für eine örtliche Ansammlung, aber nicht die für die spezifische dem Ort entsprechende Differenzierung zu erblicken haben. Worin diese letztere besteht, soll neben anderen Fragen im 2. Hauptteil dieser Serie untersucht werden, welchen ich in Bälde zu veröffentlichen gedenke.

Sodann treten aber auch noch an uns die bedeutungsvollen Fragen heran, warum die freibeweglichen Gewebezellen überhaupt auf spezifische Reize reagieren, warum ferner bestimmte Körperelemente spezifische Reize ausüben, und warum schließlich die Reizstimmung bisweilen in spezifischer Weise verändert wird. Da uns die Fragen über unser naturwissenschaftliches Gebiet hinausführen, werden sie erst in einer dritten Abhandlung besprochen werden. Wir werden hierbei die Ansichten von Driesch, welche er in seiner Biologie [10] und in seiner neuesten theoretischen Schrift [11] vertritt, zu berücksichtigen haben.

3) Am Schlusse unsrer Untersuchungen über die taktischen Erscheinungen in der Ontogenese angelangt, sei noch ganz besonders betont, dass ich mich nicht etwa dem Glauben hingeebe, es träfen sämtliche spezielle Erörterungen das Richtige, und es wäre dabei nie über das Ziel hinausgeschossen worden. Von dem einen aber bin ich fest überzeugt, nämlich dass das Gesamtergebnis auf sicherem Grunde steht: Ebenso wie freibewegliche Organismen durch äußere Agentien in ihrer Bewegungsrichtung beeinflusst werden, so reagieren auch selbständige Gewebezellen auf bestimmte Richtungsreize und ermöglichen dadurch das Zustandekommen einer ganzen Anzahl ontogenetischer Gestaltungsprozesse.

Endlich mag noch einmal erwähnt werden, dass mir es nicht etwa daran lag, sämtliche mutmaßlichen taktischen Erscheinungen in den verschiedenen Embryonalentwicklungen aufzuzählen — dies wäre eine endlose Reihe geworden —; nur die Leistungsfähigkeit der Hypothese wollte ich an einigen Beispielen darthun. Sollte mir das gelungen sein und sollte ich mich nicht auf ganz falschen Bahnen befinden, so wäre eine Hauptaufgabe der experimentellen Forschungsrichtung die, die Natur der einzelnen Richtungsreize genau zu ermitteln und eventuell auch in ihren Mechanismus tiefer einzudringen. Hierbei muss vor allen Dingen darauf geachtet werden, ob wir es bei der Zusammenlagerung einzelner Zellen mit einer Reizerscheinung oder mit einer Kapillarwirkung zu thun haben, was ja in den meisten Fällen ohne Schwierigkeit zu entscheiden sein dürfte.

(Schluss folgt.)

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien.

(Schluss.)

Dugès fand in den Behältern, worin er seine sich ungeschlechtlich vermehrenden *Planaria subtentaculata* hielt, einzelne von nur $1\frac{1}{2}$ Linie Länge und glaubte, dass dieselben unlängst aus den Eiern geschlüpfte Junge seien. Nach den soeben angeführten Beobachtungen ist es ebenso gut möglich, dass auch diese auf ungeschlechtlichem Wege entstanden waren, da *P. subtentaculata* sich im wesentlichen so wie *Polycelis cornuta* zu verhalten scheint. Bei den von Dugès untersuchten Planarien ging die Teilungsebene immer hinter der Mundöffnung durch das Tier, was er Draparnaud gegenüber hervorhebt, welcher angegeben hatte, dass dieselbe vor dem Munde das Tier durchschneide.

Da Sekera (nach einem Referat von Braun) angibt, dass *Pl. subtentaculata* sich gelegentlich ausnahmsweise auch vor der Mundöffnung durchschnürt, so klärt sich dieser Widerspruch leicht auf,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Herbst Curt

Artikel/Article: [Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. I. 753-771](#)