© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Entwicklungsmechanische Studien[1].

VII. Exogastrula und Anenteria (über die Wirkung von Wärmezufuhr auf die Larvenentwicklung der Echiniden).

VIII. Über Variation der Mikromerenbildung (Wirkung von Verdünnung des Meerwassers).

IX. Über die Vertretbarkeit der »Anlagen« von Ektoderm und Entoderm.

X. Über einige allgemeine entwicklungsmechanische Ergebnisse.

Von

Hans Driesch.

Mit Tafel 11.

VII. Exogastrula und Anenteria (über die Wirkung von Wärmezufuhr auf die Larvenentwicklung der Echiniden).

Wie bereits bei einigen Nummern der letzten Serie meiner Studien, so habe ich auch dieses Mal durch einen zwiefachen Titel schon äußerlich diejenigen Untersuchungen gekennzeichnet, welche eine Beurtheilung von 2 verschiedenen Standpunkten zulassen.

Das im Versuch angewandte Agens übt eine Wirkung auf das Object; diese Wirkung selbst wird nun der Ausgang für eine Reihe von Erscheinungen, welche über das Wesen der Formbildung aufzuklären im Stande sind. Die genannte Wirkung dient als Beurtheilungsstandpunkt; wir blicken einmal rückwärts auf ihr Zustandekommen, wir ermitteln ihre retrospectiven Beziehungen, wir blicken alsdann auf ihre Folgen, auf ihre prospectiven Beziehungen. Diese Ausdrücke können sich mit den Begriffen Ursache

[1] Vgl. Zeit. Wiss. Z. 53. Bd. (Studie I u. II) und 55. Bd. (Studie III—VI).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Zweck im einzelnen Falle decken, brauchen es aber nicht, da sie viel weiter sind. Sie ähneln dem mathematischen Functionsbegriff. (Weiteres in Studie VI pag. 35.)

Die hier mitzutheilenden Untersuchungen sind wiederum in der Zoologischen Station zu Neapel im Laufe des Winters 1892/3 angestellt. Ich möchte nicht unterlassen, der Oberschulbehörde des Hamburgischen Staates für Überlassung des Arbeitsplatzes, den Herren Professoren Dohrn und Eisig sowie Herrn Lo Bianco für ihre stete freundliche Unterstützung meiner Arbeiten meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Während einer Zeit von 6 Monaten fehlte mir auch nicht einen Tag das Untersuchungsmaterial.

Exogastrula[1].

Bringt man Blastulae von *Sphaerechinus granularis* etwa 26 Stunden nach der Befruchtung (Temp. etwa 15° C.) in einen auf etwa 30° geheizten Wärmofen in nicht zu wenig Wasser, so zeigen sich nach Verlauf weiterer 18 Stunden folgende Erscheinungen: in gut gelungenen Culturen besitzen fast alle, in schlechteren ein Theil der Larven einen kleinen Auswuchs (Taf. 11 Fig. 1), schwimmen aber im Übrigen munter umher und scheinen durchaus gesund.

Dieser Auswuchs ist die in verkehrter Richtung gewachsene Anlage des Urdarmes.

Entnehme ich solche Gebilde dem Ofen und bringe sie in normal temperirtes Wasser[2], so ist nach Verlauf von etwa 12 Stunden der »Darm« so lang, wie die Blase, der er ansitzt (Fig. 2).

Die Einwirkung der Wärme hat also die Bildung einer mit Fug und Recht Exogastrula zu nennenden Form zur Folge.

Gehen wir auf die eigentlich retrospective Beziehung dieser Form ein, so würde es sich also darum handeln, genau zu analysiren, wie die Wärme wirkt. Es ist dies jedoch nur in einer ziemlich äußerlichen Weise möglich.

Die sogenannte Gastrulation der Echiniden erfolgt derart, dass eine am »vegetativen Pol« der Blastula gelegene Scheibe stark wächst; diese Ausdehnung erfährt durch den ektodermalen Theil der Blastula

[1] Es ist wohl überflüssig zu betonen, dass das Wort Gastrula für mich nur ein Bequemlichkeitsausdruck ist, und dass ich damit eben so wenig auf »phylogenetische« Phantasien als auf haltlose Vergleichungen anspiele. Der »Gastrulations«begriff umfasst Vorgänge der allerheterogensten Art (*Echinus*, *Nereis*, *Geryonia* etc. etc.).

[2] Die Temperaturdifferenz gegen 30° C. darf nicht gar zu groß sein, oft war es sogar vortheilhafter, das warme Wasser sich abkühlen zu lassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einen Gegendruck und weicht nach der Seite des geringsten Widerstandes aus: gewöhnlich ist dies die Richtung nach innen, in höherer Temperatur nach außen. — Das ist Alles, was sich sagen lässt[1], aber damit ist auch alles Folgende gegeben, denn die definitive Ausbildung des Darmes ist ein bloßes Weiterwachsen.

Auf die Frage, warum denn in höherer Temperatur der Widerstand innen größer werde, lässt sich nichts Sicheres antworten. Wenn wir uns dessen erinnern (Studie IVa), dass Wärmezufuhr auf die Furchungszellen in einer die Kernspindeln verlagernden und damit auch die Zellordnung modificirenden Weise wirkt, so könnte man zu der Meinung gelangen, dass Änderungen der Spindel-, also der Theilungsrichtungen (etwa am Rande der Scheibe) auch bei der Exogastrulation mitspielten, doch ist darüber bei der Kleinheit der Elemente nichts entscheidbar.

Die von mir beobachtete Erscheinung ist durchaus dieselbe, welche Herbst erhielt, wenn er Echinideneier in eine schwache Lithiumlösung brachte oder aber sie in einer stärkeren nur kurze Zeit verweilen ließ und dann in Seewasser überführte.

Herbst hat sehr scharf 2 Processe bei der Wirkung stärkerer Lithiumdosen aus einander gehalten: die bloße, in Richtungsänderung des Darmwachsens bestehende Exogastrulation und den specifisch morphologischen Lithiumeffekt: die Vergrößerung der Theilungs- und Wachsthumszone. Ich betone besonders, dass meine Beobachtungen mit letztgenannter Erscheinungskategorie nichts zu thun haben.

Die Exogastrulation ist gegenüber der normalen Gastrulabildung der Controlleier stets etwas verzögert, wohl die Folge einer gewissen Schädigung. Letztere nimmt leicht größere Dimensionen an, so dass es höchstens zur Bildung eines kleinen Höckerchens, aber zu keiner eigentlichen Exogastrulation kommt; solche Larven sterben dann sehr bald, nachdem sie körnig geworden sind. Auch kann in Folge einer Schädigung der Zellen die Entwicklung auf jedem Stadium, also beispielsweise der halb- oder ganz ausgebildeten Exo-

[1] Wenigstens genügt das Gesagte für unseren Zweck. In Bezug auf eine endgültige, wenngleich z. Th. hypothetische, Analyse der Gastrulation, d. h. ihre Zerlegung in letzte Vorgänge verweise ich auf Herbst, Experimentelle Untersuchungen. 2. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung (oben pag. 136), eine Arbeit, die auch zum Verständnis alles Folgenden eingehend zu studiren ist. Hier findet der Leser auch größere Figuren der Exogastrula, als ich sie gebe; die Herbst'sche Fig. 31 kann eben so gut Wärmelarven wie Lithiumlarven, wenigstens in Hinsicht auf ihren Gesammthabitus, darstellen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gastrula oder (s. unten) der prismatischen Exogastrula stehen bleiben. Um die Schädigung zu verhüten, ist besonders darauf zu achten, dass die Blastulae nicht zu früh, etwa gleich nach Verlassen der Eihülle, der Wärmewirkung ausgesetzt werden; andererseits darf dieses auch nicht zu spät, etwa dicht vor der Gastrulation stattfinden, dann würden sich die Larven normal und zwar beschleunigt (Studie IVa Anhang) entwickeln; es gilt einen mittleren Entwicklungspunkt abzupassen, der zu erproben ist und bei Eiern verschiedener Weibchen schwankt. Selbstredend ist dabei die Temperatur des Wassers, in welchem sich die Eier Anfangs entwickelten, also in gewisser Hinsicht die Jahreszeit in Betracht zu ziehen; so habe ich mit Erfolg im November 18, im März (wie oben geschildert) erst 27 Stunden nach der Befruchtung die Larven der höheren Temperatur aussetzen können; es kommt eben nicht auf das absolute, sondern auf das relative Alter (das Stadium) derselben an.

Die Exogastrula zeigt das Mitwirken physikalischer Faktoren bei der Gastrulation (der Echiniden) an; der Wachsthumsprocess der Scheibe als solcher ist der specifische vitale Grundvorgang, die Richtung aber, wohin gewachsen wird, bestimmt die Umgebung. Das Zustandekommen der normalen Echinidenlarve erscheint hiernach einigermaßen zufällig und nicht recht gesichert. Freilich steigt die Meerestemperatur nicht auf 30° C., und somit entspricht denn doch der Gastrulationsmechanismus den realen Verhältnissen hinreichend.

Anenteria.

Etwa 24 Stunden nach vollendeter Exogastrulation nimmt der Ektodermtheil der Larve die bekannte prismatische Gestalt an, und es beginnt die Bildung der Kalkdreistrahler; der »Darm« hat sich unterdessen in Theile gegliedert (Fig. 3, 4) und zwar stets in drei, welche den normalen Theilen des Darmes einer Echinidenlarve entsprechen dürften. Stets bleiben die Theile des Darmes klein, nie werden sie, wie normal, aufgebläht; ja nach Verlauf etwa eines weiteren Tages beginnt der Darm in der Mehrzahl der Fälle zu schrumpfen, und bald ist nicht mehr viel, oder auch gar nichts von ihm übrig.

Blieb der Darm, wenn schon kümmerlich ausgebildet (Mangel der Function?) erhalten, so resultirt aus dem Versuchsobject ein Pluteus, dem eben dieser Darm äußerlich anhängt (Fig. 5).

Ist hierdurch die hohe Selbständigkeit der Ektodermausbildung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schon angedeutet, so wird sie bewiesen durch die Fälle, in denen der Darm völlig geschrumpft war.

Auch in diesen Fällen bildet sich das Ektoderm zur typischen Pluteusgestalt aus, ja erhält sogar die kleine als Mundhöhle zu bezeichnende Einsenkung, die sich normalerweise mit dem (entodermalen) Vorderdarm verbindet (Fig. 6).

Es ist also eine Larve entstanden, die wir nach dem Vorgang[1] von Roux als Anenteria bezeichnen müssen, während die ihr vorausgehenden Stadien Anentoblastia zu nennen wären.

Solche Anenterien haben eine Woche gelebt, aber nie den Darm zu regeneriren begonnen.

War die Larve durch die Wärme geschädigt, so bleibt häufig die Kalkbildung rudimentär. In Folge dessen, wie wir mit Herbst[2] sagen können, unterbleibt dann auch die Armbildung; aber auch, wenn Anentoblastiae auf diese Art nicht über die Prismenform hinauskamen, können sie die »Mundhöhle« erhalten (Fig. 7).

Folgerungen.

a) Zum Ersten kennzeichnet die Entstehung der Anenterialarve das Wesen thierischer Entwicklung im Allgemeinen. Getrennte, unabhängige Bildungen, oder besser Processe, welche später vermöge ihrer Anordnung ein einheitliches Ganze bilden, machen dieses Wesen aus: das Ektoderm und das Entoderm wachsen jedes für sich, aber vermöge ihrer (in normalen Bedingungen immer realisirten) Anordnungsart bilden sie ein Ganzes. Diesen Grundzug der sogenannten Ontogenie hat K. E. v. Baer als Zielstrebigkeit bezeichnet.

Im Speciellen ist gezeigt, dass die Mundhöhle der Echiniden eine durchaus selbständige Bildung ist und nicht etwa nur auftritt, wenn und weil der Darm sich dem Ektoderm innen anlegt. Auch die bilateral-symmetrische Ausbildung des Ektoderms im Ganzen ist von der Anwesenheit eines inneren Darmes unabhängig und wird in ihrer Richtung daher auch wohl normalerweise nicht etwa durch den seitlich aus der Achse herauswachsenden Darm nach Art einer Auslösung bestimmt.

b) Unten pag. 232 wird von der Vertretbarkeit der »Anlage« von Ektoderm und Entoderm gehandelt, also vielmehr davon, dass

[1] Roux, 5. Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Embryo. in: Arch. Path. Anat. 114. Bd. 1888 p. 20 des Separatabdrucks.

[2] Herbst, Experimentelle Untersuchungen. 1. Versuche an Seeigeleiern. in: Zeit. Wiss. Z. 55. Bd. p. 446.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beides gar nicht »angelegt« ist. Der abgefurchte Keim ist wirklich ein idioplasmatisch gleichwerthiger Complex. — Hier sehen wir aber, dass mit der Differenzirung in histologische Qualitäten die Zellen diesen omnipotenten Charakter einbüßen; das Ektoderm regenerirt das Entoderm nicht. Doch wissen wir nicht, ob wir das verallgemeinern dürfen.

VIII. Über Variationen der Mikromerenbildung (Wirkung von Verdünnung des Meerwassers).

Bei zu anderem Zwecke unternommenen Versuchen, in welchen Eier von *Echinus microtuberculatus* nach der Befruchtung in verdünntes Meerwasser gebracht worden waren, zeigte sich eine eigenthümliche constante Abweichung in der Furchung. Ich verfolgte die für die Frage nach der Bedeutung der Mikromeren wesentliche Sache weiter und bringe sie hier zur Darstellung. Dabei werden auch einige andere Dinge, u. a. gewisse Ansichten Loeb's zu streifen sein.

Thatsächliches.

Wenige Minuten nach der Befruchtung wurden die Eier in eine Mischung von 45 Theilen See- und 5 Theilen Flusswasser (bezeichnet als 45/5) übergeführt, 5 Minuten darauf ein Theil derselben in eine Mischung 40/10, nach weiteren 5 Minuten in 35/15 u. s. f. bis 25/25.

a) Die erste sichtbare Wirkung dieser Procedur ist eine starke Erhöhung des Turgors der Zellen, eine starke Volumzunahme. In 40/10 ist sie bereits merklich, steigt in den folgenden Concentrationen, und in 30/20 ist stets die Membran völlig von dem Ei angefüllt, so dass ihr dieses eng anliegt. Die Mischung 30/20 ist die letzte, in welcher die Eier weitere Lebenserscheinungen zeigen.

b) In 45/5 geht die Furchung normal vor sich; in 40/10 und 35/15 zeigen sich constante Abweichungen in den Dimensionen der Zellen (s. unten), in 35/15 unterbleibt bei der einen oder anderen Zelle auch die Theilung des Plasmas, so dass mehrkernige Zellen resultiren. In 30/20 tritt nur noch Kerntheilung und höchstens ein vergeblicher Anlauf zur Zelltheilung oder auch ein ganz unregelmäßiger Zellzerfall mit folgender Wiedervereinigung der Zellleiber auf (Fig. 8).

c) Mit fallender Concentration ist die Kerntheilung verlangsamt; bereits in 35/15 ist dies sehr deutlich; die Eier in dieser Mischung sind bereits gegen die normale Achttheilung um 1 Stadium zurück, und im späteren Verlauf der Furchung können sogar Eier in 40/10 um

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2 oder mehr Stadien gegen solche in normalem Seewasser verzögert sein.

d) Die Furchung in 40/10 und 35/15. In der Mischung 40/10 gehen Zwei- und Viertheilung in normaler Weise vor sich; die Achttheilung dagegen zeigt stets bei einem erheblichen Procentsatz der Eier die charakteristische Erscheinung, dass sie nicht zu gleichen Theilen erfolgt, vielmehr 2, 3, ja 4 ganz wesentlich kleinere Zellen und 4 sehr große gebildet werden; und zwar ist die Größendifferenz so stark, dass der Name Mikromeren für die erstgenannte Zellenkategorie im vollsten Sinne am Platze ist. Fig. 9*a* zeigt ein Ei mit 2, Fig. 10 mit 3, Fig. 11*a* mit 4 Mikromeren. Bei der Sechzehntheilung bilden alle Mikromeren kleinste Mikromeren (Fig. 11*b*), diejenigen Zellen des »animalen« Pols, welche nicht Mikromeren, sondern normal sind, bilden dagegen nun ihre Mikromeren, wie das auch normalerweise der Fall ist. In Fig. 9*b* z. B. haben wir also jetzt 2 kleinste und 4 größere Mikromeren vor uns, letztere sind aber der Generationsfolge nach einander nicht vergleichbar, sondern 2 von ihnen sind vorzeitige Mikromeren des Achtstadiums, die anderen 2 rechtzeitige Mikromeren des Sechzehnstadiums. Waren 4 vorzeitige Mikromeren gebildet, so fehlen natürlich die rechtzeitigen (Fig. 11*b*). Eier, welche sich auf die beschriebene Weise in der Mischung 40/10 abnorm gefurcht hatten, bildeten, zumal wenn man sie in die stärkere Concentration 45/5 zurückbrachte, durchaus normale Plutei.

In der Mischung 35/15 zeigen die Furchungserscheinungen im Ganzen einen mehr pathologischen Habitus. Die Zweitheilung ist normal. Die Spindeln zur Viertheilung sind zwar auch noch in normaler Weise einander parallel angelegt, aber bereits im Verlauf der Zelldurchschnürung geht eine Verschiebung im Sinne einer Tetraederstellung vor sich, und nach vollendeter Theilung sind die 4 Zellen typisch in den Ecken eines Tetraeders angeordnet (Fig. 12). Es hängt diese Erscheinung mit der in *a* erwähnten Steigerung des Turgors im Inneren der Zelle zusammen, die Tetraederstellung ist die Gleichgewichtslage der 4 Zellen, in ihr wird der Platz am besten ausgenutzt, wenn wir den Verhältnissen einmal einen teleologischen Ausdruck geben wollen. Wie stark die Ausdehnung der Zellen werden kann, ist daraus ersichtlich, dass im Vierzellenstadium die Eimembran sehr häufig platzt.

Die Achttheilung kann der Form der Zellen nach normal sein, nur ihre Lage ist, durch das tetraederartige Viererstadium bedingt,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

abnorm (Fig. 13); meist aber treten auch hier vorzeitige Mikromeren auf, es sind mir jedoch trotz sehr zahlreicher Beobachtungen nie mehr als 1 oder 2 (Fig. 14 *a*, 15) zu Gericht gekommen. Sind also beispielsweise 2 vorhanden, so würde die »animale« Zellgruppe, die hier aber wegen des vorhergegangenen Tetraederstadiums naturgemäß nicht beisammen liegen kann, aus 2 normalen und 2 kleinen Zellen bestehen.

Bei der Sechzehntheilung können sich die vorzeitigen Mikromeren halbiren, oder sie schnüren (selten) kleinste Mikromeren ab; die normalen animalen Zellen bilden aber im Gegensatz zu den Erscheinungen in der Mischung 40/10 sehr selten normale Mikromeren, sondern pflegen sich zu halbiren. So ist in Fig. 14*b* nur eine normale Mikromere gebildet, ferner hat die vorzeitige Mikromere des betreffenden Achtstadiums (14 *a*) eine kleinste Mikromere gebildet, die Bildung von 2 normalen Mikromeren dagegen ist durch Zellhalbirungen ersetzt worden. Es stimmt letztere Erscheinung mit den Phänomenen überein, welche mir die Furchung erwärmter Eier dargeboten hat (Studie IVa). Einen Grund für die Differenz in den Mischungen 40/10 und 35/15 vermag ich nicht anzugeben; man könnte allenfalls daran denken, dass die veränderte Lage der Zellen des Achterstadiums in letzterer Mischung, welche bedingt, dass die animalen Zellen nicht bei einander liegen, hier im Spiele wäre.

Wie schon erwähnt, machen diese Vorgänge einen ziemlich pathologischen Eindruck: in manchen Elementen unterbleibt oft lange die Zellzerklüftung, es entstehen vorübergehend vielkernige Zellen — auch diese Erscheinung stimmt mit den Wirkungen der Wärme überein. Ferner lösen sich oft kernlose Plasmatropfen von der einen oder anderen Zelle ab, die freilich nach einiger Zeit wieder mit ihr verschmelzen; auch dies ist uns im Wärmofen zu Gesicht gekommen (Studie IV).

e) Sind die in der Mischung 35/15 gezüchteten Eier abgefurcht, so macht es oft den Eindruck, als würden sie Zwillingen, oder Vierlingen, oder 1 Zwilling und 2 Vierlingen den Ursprung geben. Dem entsprechend zeigen auch die Blastulae häufig eine völlige Trennung oder eine tiefe Einschnürung (Fig. 16*a*). Verbleiben die Larven in der Mischung 35/15, so entwickeln sie sich meist nicht weiter, sondern kränkeln noch einige Tage und sterben dann. Mit Erfolg dagegen habe ich sie gezüchtet, wenn ich sie in eine Mischung 42/8 überführte.

Aus getrennten Blastulae zog ich auf diese Weise häufig je 2 normale Plutei (Studie I, III, IV). Die oft sehr tief eingeschnürten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blastulae gewähren desshalb ein gewisses Interesse, weil sich die Deformation derselben fast stets im Laufe von 1—2 Tagen mehr oder minder ausgleicht, so dass ein nur wenig verzerrter Pluteus oder doch eine leidliche Gastrula aus ihnen hervorgeht (Fig. 16 *a—c*). Wir dürfen diese ausgleichende Wirkung wohl auf Rechnung erhöhten Turgors im Blastocoel setzen; letzterer ist auch im normalen Fall bei der Blastulabildung und den folgenden Wachsthumsprocessen im Spiele, ja die erhebliche Volumenzunahme des Pluteus beruht fast ausschließlich auf passiver Dehnung des Ektoderms beinahe ohne Vermehrung und Wachsen seiner Zellen, worüber Näheres bei Herbst (oben pag. 148) nachzulesen ist.

Folgerungen.

a) In einer Zusammenfassung meiner Resultate[1] habe ich bereits die hier geschilderten Ergebnisse herangezogen, um zu zeigen, was es mit der von mir nach Zerstörung einer der Blastomeren beobachteten »Halbfurchung« der anderen auf sich habe. Ich musste hier der Roux'schen Anschauung[2] entgegentreten, es sei diese »Halbfurchung«, die »Semimorula«, ein morphologisch wohl charakterisirtes Gebilde; es ergab sich vielmehr, dass sie abgesehen von der Zellenzahl nur durch ihre im Mangel des Gleitens der Zellen begründete Halbkugelform und durch die Anwesenheit von nur 2 Mikromeren als »halb« gekennzeichnet sei.

Dass die Mikromerenbildung nichts Anderes als der Ausdruck einer »Anisotropie« des Protoplasmas des Echinidencies, also eine Erscheinung mit bloß retrospectiver, aber nicht (mit Einschränkung[3]) mit prospectiver Beziehung ist, ergiebt sich (abgesehen von Dingen, die unten pag. 232 zur Sprache kommen) aus dem Geschilderten unzweideutig: durch Eingriffe, die das Protoplasma beeinflussen, wird auch ihre Bildung mannigfach modificirt. Sie sind also nicht etwa die Folge einer qualitativ specialisirten Kerntheilung und daher auch etwas idioplasmatisch Besonderes, sondern ihr Kern hat den gleichen Werth, wie die übrigen Blastonuclei; nur weil er in einen (sei es

---

[1] Driesch, Zur Theorie der thierischen Formbildung. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.

[2] Roux, Über Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. in: Anat. Hefte 1. Abth. 2. Bd. 1893.

[3] Driesch, *α*) Zur Verlagerung der Blastomeren. in: Anat. Anzeiger 8. Jahrg. 1893. — *β*) Zur Theorie der thierischen Formbildung. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893. — *γ*) unten pag. 239.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

normal oder nach Eingriffen) bestimmt gearteten Theil des Protoplasmas zu liegen kommt, wird er der Kern einer »Mikromere«. Obwohl sich dieses aus der Gesammtheit meiner Untersuchungen (Studie I, III, IV, IX sowie Anat. Anzeiger 8. Jahrg. 1893) ohne Weiteres ergiebt, sei es hier doch noch besonders betont.

b) Ungefähr gleichzeitig mit meinen Untersuchungen über den Einfluss von Wärmezufuhr auf den Verlauf der Furchungserscheinungen veröffentlichte J. Loeb[1] die Resultate, welche er an Eiern von *Arbacia* beobachtet hatte, die in Seewasser von stärkerer Concentration (d. h. Verstärkung des Gehaltes an NaCl) gebracht worden waren. Das Wesentliche an diesen Versuchen lässt sich kurz so zusammenfassen: Hand in Hand mit der stärkeren Concentration geht das theilweise oder gänzliche Unterbleiben der Zelltheilung: von einer gewissen Concentration an entstehen vielkernige Zellen.

Loeb glaubte auf Grund anderer Studien, die seither ebenfalls eingehender publicirt sind[2], berechtigt zu sein, folgende Parallele zwischen Wirkungen von Wärme- und Concentrationsänderungen aufzustellen: Wärmezufuhr und Concentrationsverminderung erhöhen die Reizbarkeit des Protoplasmas, Wärmeabfuhr und Concentrationserhöhung vermindern dieselbe. Anstatt Concentrationserhöhung (des Mediums) hätte ich auch sagen können: Wasserentziehung und umgekehrt.

Er denkt sich die Zelltheilung als Effect eines von den Kernen ausgehenden Reizes; da nun eben in seinen Versuchen durch die Wasserentziehung das Protoplasma weniger reizbar geworden war, oder correcter ausgedrückt, da seine Reizbarkeit stärker herabgesetzt sein soll als die Geschwindigkeit der Kerntheilung, so erhielt er in concentrirterem Wasser an Stelle richtiger Furchungsstadien vielkernige Zellen.

Da Wasserentziehung wie Abkühlung wirken soll, so stimmt zunächst zu der Loeb'schen Hypothese durchaus nicht das Resultat meiner früheren Versuche (Studie IV), in denen ich gerade durch Wärmezufuhr vielkernige Zellen erhielt; auch kann man wohl nicht gut die Verhältnisse dadurch deuten wollen, dass man annimmt, es sei zwar auch in meinen Wärmeversuchen die Reizbarkeit des Protoplasmas gesteigert, aber die Geschwindigkeit der Kerntheilung sei

[1] Loeb, Investigations in Physiological Morphology. 3. Experiments on Cleavage. in: Journ. Morph. Boston Vol. 7 1892.

[2] Loeb, Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt. in: Arch. Phys. Pflüger 54. Bd. 1893.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

noch mehr erhöht, denn dazu passt doch durchaus nicht die von mir beobachtete Erscheinung des Wiederzusammenfließens bereits getrennter Zellen (s. die Fig. 31—38 der 2. Serie meiner Studien).

Wenn ich aber nun gar, wie hier beschrieben ist, durch Erniedrigung der Concentration des Seewassers durchaus dieselben Erscheinungen erhielt, wie Loeb durch Erhöhung, wenn die Analogie mit letzteren Erscheinungen (die ich für *Echinus* bestätigen kann) so weit geht, dass beide Male die vielkernigen Zellen, in normales Seewasser übergeführt, sich nun auch in Zellen zerklüften, wie ich das beobachtet habe, so sehen wir, dass Loeb's Ansicht von der Furchung unmöglich richtig sein kann. Man darf in Hinsicht der oben mitgetheilten Versuche nicht etwa sagen, die Reizbarkeit des Plasmas sei nur in geringerem Maße erhöht als die Kerntheilungsgeschwindigkeit, denn erstens war letztere beträchtlich gegen normale Eier verlangsamt, und zweitens hätten dann doch wenigstens einige Zelldurchschnürungen stattfinden müssen, wenn auch weniger, als der Kernzahl entspräche; in der Concentration 20/30 fand aber auch nicht eine wirkliche Zelltheilung statt.

Ich bitte diese Ausführungen nicht so zu verstehen, als solle damit etwas gegen die allgemeine Gültigkeit der Loeb'schen Parallele zwischen Wärme- und Wassergehalt in Bezug auf wirkliche Reizerscheinungen gesagt sein (Muskelcontraction, Heliotropismus etc.). Der Fehler, den er beging, und der, da er nur seine eigenen Versuche zur Verfügung hatte, durchaus begreiflich und ihm nicht etwa in irgend einer Weise vorzuwerfen ist, bestand vielmehr in einer zu allgemeinen Fassung des Begriffs Reizbarkeit. Die Erscheinungen der Zelltheilung sind auf alle Fälle, wie eben das jetzt vorliegende Material zeigt, eine ganz andere Art von »Reiz« erscheinungen, als Contraction etc., denn ein Gesetz — wir wollen es einmal so nennen — das für diese Reizerscheinungen im engeren Sinne gilt, gilt für erstere nicht. Mit Anwendung des Wortes Reizbarkeit auf die Zelltheilungsphänomene ist also zu ihrem Verständnis gar nichts gethan; es bedürfte hierzu speciellerer, auf nähere Einsichten gegründeter Begriffe.

Welcher Art aber diese sein möchten, wie sich die von Loeb und mir beobachteten Thatsachen[1] unter einen Hut bringen lassen könnten, kurz ihre retrospectiven Beziehungen wirklich analytisch

---

[1] Man denke auch an das Unterbleiben der Zelltheilung bei Druck (Studie IV b).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

causalen Charakters zu entziffern, ist mir bis jetzt nicht möglich, und so liegt denn zur Zeit der Hauptwerth dieser Studie in prospectiver Richtung, nämlich in der Erkenntnis der mannigfachen Variirbarkeit der Mikromerenbildung und der daraus folgenden morphologischen (idioplasmatischen) Bedeutungslosigkeit derselben.

IX. Über die Vertretbarkeit der »Anlagen« von Ektoderm und Entoderm.

In meiner Nachtragsarbeit »Zur Verlagerung der Blastomeren« stellte ich, um zu zeigen, dass meine »Druckversuche« die Vertretbarkeit der Anlagen von Ekto- und Entoderm bewiesen, die Hypothese auf, es möchte der Ort der Darmbildung an der Echinidenlarve im normalen und im experimentell veränderten Falle durch die Lage der Mikromeren derart bestimmt werden, dass er stets ihnen gegenüber gelegen sei. Ich wurde zu dieser Annahme durch die Äußerung Selenka's geführt, dass normalerweise die Mikromeren den »animalen« Pol bezeichnen sollten; die erwähnte Ortsbestimmung dachte ich mir als physikalisch vermittelte Auslösung.

Bereits beim Lesen der Correctur genannter Arbeit wusste ich, dass einerseits die Selenka'sche Angabe unsicher, andererseits meine Hypothese im Einzelnen falsch sei. Wenn ich trotzdem weder eine Änderung noch einen Zusatz anbrachte, so geschah das, weil, wie die Dinge vor den hier mitzutheilenden Versuchen lagen, meine Ansicht begründet, ja gewissermaßen psychologisch nothwendig erscheinen musste; ich fand daher keinen Grund, dem Leser meiner Arbeiten den Weg meiner Gedanken zu verbergen.

Bei seinen Studien über die Blastulabildung der Echiniden theilte mir mein Freund C. Herbst mit, er glaube nicht, dass Selenka gesehen haben könne, dass die Mikromeren den animalen d. h. rein ektodermalen Pol des Echinideneies bezeichneten. Ich überzeugte mich bald von der Berechtigung dieses Zweifels; ja Selenka selbst giebt an, nach Ablauf der Furchung (200—300 Zellen) seien die kleinsten Mikromeren nicht mehr irgendwie kenntlich; das ist doch ein Zugeständnis, dass seine erwähnte Aussage keine Beobachtung, sondern ein Analogieschluss war.

Da mich wegen meiner Hypothese von der Richtungsbestimmung die Sache näher anging, so versuchte ich lange Zeit hindurch, sie mit besonderen Hilfsmitteln zu entscheiden. Eier wurden in feine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Capillaren aspirirt, diese, namentlich wenn die Eier in ihnen etwas wurstförmig ausgezogen waren, zerschnitten, die Stücke festgelegt und nun der Ort der Mikromerenbildung genau beobachtet und in ein Schema eingezeichnet. Je nach Weite der Capillare war die Furchung normal oder nach dem Gesetz der Druckbeeinflussung (Studie IVb) modificirt verlaufen; ich schien also ein erschöpfendes Resultat erhoffen zu dürfen.

Meine Bemühungen waren vergeblich; der Ort, wo am nächsten Tage die Darmbildung stattfand, war entweder derselbe, wo die Mikromeren gelegen hatten, oder genau gegenüber, oder um 90° oder 45° davon entfernt. Daraus den Schluss zu ziehen, dass Mikromeren, wenn sie vorhanden sind, namentlich aber bei dem symmetrischen Geschehen der normalen Furchung, keine bestimmbaren Beziehungen zum Ort der Darmbildung hätten, wäre voreilig. Der Mangel des Resultates lag darin, dass die Larven sich um die Längsachse der Capillare selbst bei starker Längsverzerrung drehen konnten; dies wurde direct beobachtet. Ja der Umstand, dass Darmbildungs- und Mikromerenort stets im Umfang der Capillare, nie aber in deren Längsrichtung eine Abweichung zeigten, dürfte direct für eine Beziehung zwischen beiden sprechen. Aber welcher Art sie ist, vermag ich nicht zu sagen; aus einigen anscheinend besonders sicheren Fällen wäre vielleicht gerade das Gegentheil der SELENKA'schen Angabe zu folgern, nämlich Darmbildung am Ort der Mikromeren, doch stehen dem zu viele Indicien entgegen.

Auch Eier, welche unter Wasser zwischen 2 Deckgläschen gepresst waren, gaben kein Resultat; sie drehten sich um die Richtung der Druckwirkung als Achse.

Das einzige negative Ergebnis, welches alle diese Versuche nebenbei festellten, war die Thatsache, dass die Druckrichtung als solche die Darmbildung nicht beeinflusst; denn in der Capillare lagen die Därme in der Richtung, oder senkrecht oder schräg zu der Röhre, und zwischen den Platten lagen sie parallel oder senkrecht oder schräg zu den Glasflächen.

War somit durch Beobachtung keine Entscheidung darüber zu gewinnen, ob und wie die Mikromeren den Ort der Darmbildung, oder wie ich es genannt habe, die erste Richtung bestimmen, so musste es auf dem Wege des Versuchs möglich sein. Wusste ich doch (Studie I, III), dass Bruchtheile des Furchungszellenmaterials sich zu ganzen kleinen Larven entwickeln; es galt also, die Mikromeren fortzuschaffen: trat dann an der resultirenden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blastula doch Gastrulation ein, so konnten dieselben nicht etwas für die Richtungsbestimmung Wesentliches sein, mochten sie immerhin, wenn anwesend, zu ihr in Beziehung stehen.

Durch die so eingeführte Unsicherheit musste aber meine Beweisführung der Vertauschbarkeit der »Anlage« von Ekto- und Entoderm schwankend werden, und es mussten sich, im Falle das eben angedeutete Resultat eintrat, noch andere Versuche dem skizzirten anreihen. Doch nun zunächst zu den Versuchen selbst.

Im sechzehnzelligen Stadium besteht das normal gefurchte Ei von *Echinus* aus 4 kleinen Mikromeren am einen Pol, ihnen folgen 4 große Zellen, und an sie schließen sich 8 Zellen mittlerer Größe, von denen 4 den anderen Pol bilden. Nur um bequeme Ausdrücke zu haben, nennen wir den Mikromerenpol den animalen, den anderen Pol den vegetativen; wir bezeichnen ferner Alles, was aus den 4 Mikromeren und den 4 großen Zellen hervorgeht, als animale. Alles aus den 8 mittelgroßen Zellen stammende als vegetative Hälfte.

Versuchsart I: Die Mikromeren sind entfernt, es sind Zellen der animalen und vegetativen Hälfte gemischt vorhanden.

Die Versuchsobjecte wurden durch Anwenden der bekannten »Schüttelmethode« (Theil I) vorher membranlos gemachter Eier auf dem 16zelligen Stadium erhalten. In der geschüttelten Eimenge suchte ich mikromerenlose Stücke aus; wir handeln hier nur von solchen, welche aus einigen großen (animalen) und einigen mittelgroßen (vegetativen) Zellen bestanden; im Object der Fig. 17*a* waren von ersteren 2, von letzteren 4 vorhanden, die Fig. 17*b* und *c* zeigen die typische Weiterfurchung und auch, dass nicht etwa später Mikromeren auftraten. Aus dem so eben geschilderten Object ging ein normaler kleiner Pluteus hervor.

Dieser mit gleichem Erfolg 20mal wiederholte Versuch zeigt, dass die Mikromeren zur Entodermbildung (Gastrulation) in keiner wesentlichen Beziehung stehen.

Um für die Versuchsarten II und III brauchbare Objecte zu erhalten, werden am besten membranlose Eier schon auf dem Achtzellenstadium geschüttelt und nun alle aus 2, 3 oder 4 Zellen bestehenden abgesprengten Stücke gesammelt; die folgende Furchung zeigt dann, welche nur aus animalen, welche nur aus vegetativen und welche aus gemischten Zellen bestanden, letztere werden entfernt, erstere beide Kategorien gesondert und weiter beobachtet. Leider gehören immer weitaus die meisten Bruchstücke der gemischten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kategorie an; der Trennung in der Äquatorialfurche müssen besondere Widerstände entgegenstehen. Immerhin gelingt es so noch leichter, rein animale oder vegetative lebensfähige Zellenbruchstücke zu erhalten, als durch Schütteln auf dem für Objecte der Versuchsart I natürlich allein brauchbaren Sechzehnstadium.

Versuchsart II: Es sind nur Zellen der vegetativen Hälfte in beliebiger Zahl (4—8) vorhanden.

Fig. 18*a* stellt ein hierher gehöriges Object dar; die Zellen sind alle von gleicher Größe; dieser Umstand sowie die folgenden Zerklüftungen zu gleichen Theilen (Fig. 18*b*) zeigen, dass wir es in der That nur mit vegetativen Zellen zu thun haben. 10 mal wurden aus solchem vegetativen Furchungsmaterial typische Plutei oder prismatische Gastrulae mit Darmgliederung von durchaus normalem Habitus gezüchtet.

Die vegetative Hälfte der Furchungszellen allein vermag also zu normaler Gastrulation zu führen.

Versuchsart III: Es sind nur Zellen der animalen Hälfte vorhanden.

Diese Objecte sind noch schwerer als die vorigen zu erhalten: ist das sechzehnzellige Stadium geschüttelt, so sitzt meist den animalen Zellbestandtheilen eine oder zwei vegetative Zellen an, oder aber es bedarf zum Lossprengen der animalen Bestandtheile eines so anhaltenden Schüttelns (bis zu 2 Minuten), dass Schädigung und baldiger Tod die Folge sind. Schütteln auf dem Achtstadium ergiebt, wie erwähnt, nur wenige und oft recht kleine ($^1/_4$ des Ganzen) Objecte. Immerhin habe ich 9 lebensfähige rein animale Zellhaufen erhalten und diese sämmtlich zu normalen kleinen Gastrulis oder weiter gebracht. Fig. 19*a* stellt $^3/_4$ des animalen Pols dar, in Fig. 19*b* und *c* ist jede Zelle normal getheilt; es resultirte eine Gastrula mit beginnender Asymmetrie und Darmgliederung, dann starb das Object.

Von Objecten, welche wesentlich animal waren, denen zwar 1 oder 2 vegetative Zellen anhingen, auf alle Fälle aber die Zellen des vegetativen Pols fehlten (Fig. 20), erhielt ich 8 und zog sie zu normalen Gastrulis, Prismen oder Pluteis auf.

Ehe ich zur Verwerthung dieser Ergebnisse schreite, bemerke ich ausdrücklich, dass in allen Fällen die Blastulabildung eben so vor sich geht, wie das früher (Theil I, III) mit dem halben, viertel oder dreiviertel Furchungsmaterial der Fall war: durch Gleitbewegungen ordnen sich die Zellen zu einer Kugel, welche epithelial

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und damit zur Blastula wird. Von einer Regeneration im strengen Sinne des Wortes ist keine Rede[1].

Folgerungen.

Ich bemerkte bereits Eingangs, es sei dadurch, dass ich der Selenka'schen Aussage über die Lage der Mikromeren im Hinblick auf die Darmbildung nicht volles Zutrauen schenken könne, meine Beweisführung der Vertretbarkeit von Ento- und Ektodermanlage etwas schwankend geworden.

Ich hatte[2] folgendermaßen geschlossen: wenn die Darmbildung stets den Mikromeren gegenüber statt hat, so geht sie bei meinen Druckobjecten von Zellen aus, welche sonst Ektoderm gebildet hätten; aber auch im Falle dieser Satz irrthümlich wäre, ist durch meine Druckversuche jedenfalls bewiesen, dass Zellen, die sonst Entoderm gebildet hätten (nämlich die Zellen des vegativen Poles), jetzt Ektoderm liefern, denn die Zellen, welche normalerweise den Mikromeren gegenüber liegen würden, sind jetzt in 2 Theile gesondert, und die Gastrula besitzt trotzdem nur einen Darm.

Um Missverständnisse zu verhüten, betone ich, dass wenn ich von Zellen rede, immer an ihren »idioplasmatischen« Bestandtheil, ihren Kern gedacht ist.

Mit der Unsicherheit der Selenka'schen Aussage ist naturgemäß auch diese Argumentation unsicher geworden. Denn nehmen wir an, dass normalerweise gerade die Mikromeren die »Anlage« des Entoderms seien, so sind diese in meinen Versuchen ja niemals getrennt, liegen vielmehr stets bei einander. Es könnte daher mit scheinbarem Rechte Einer sagen: die Furchungszellen sind zwar im Großen und Ganzen gleichwerthig, aber die Mikromeren, als künftige Entodermbildner, verdanken einer qualitativ ungleichen Theilung ihre Entstehung; diese tritt auch bei den »Druckversuchen« ein, und so zeigen dieselben gerade die Hauptsache nicht.

Vor Ausführung meiner neuen Versuche hätte ich dieser Beweisführung nichts entgegnen können, als dass sie unsicher sei, weil eben die normale Lagebeziehung der Mikromeren unsicher ist. Jetzt bin ich im Stande, sie strikt zu widerlegen.

---

[1] Vgl. meinen Aufsatz »Zur Theorie der thierischen Formbildung«. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.

[2] Driesch, Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. in: Anat. Anzeiger 8. Jahrg. 1893.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ehe ich dazu schreite, ist noch ein anderer Punkt zu erledigen. Ich habe stets nur die beiden Möglichkeiten der Lagebeziehungen von Mikromeren und Darmbildung in Betracht gezogen, dass Selenka entweder Recht habe, oder dass gerade das Gegentheil seiner Aussage der Fall sei, dass nämlich normalerweise die Mikromeren den Ort der Darmbildung bezeichneten. Ich denke dazu berechtigt zu sein, da das Echinidenei in Furchung wie auch in Gastrulation ein einachsiges Gebilde ist; ja auch das Ei ist kein isotroper, sondern ein einachsiger Körper — da dürfen wir wohl die Achsen indentificiren. Wäre das aber nicht erlaubt, ginge normalerweise die Gastrulation an einem irgendwie bestimmten seitlichen Orte vor sich, nun so wäre durch meine Zwillingsversuche (I, III) gezeigt, dass hier keine idioplasmatische Differenz vorliegt, denn ich vermag aus jeder der 4 ersten Furchungszellen eine ganze Gastrula zu ziehen. So viel nur, um keine Lücke in der Beweisführung zu lassen.

Ich gehe nun zum Beweise der totalen Indifferenz des Furchungskernmaterials über; wegen der oft erwähnten Unsicherheit in Sachen der normalen Lagebeziehungen basire ich denselben der Reihe nach auf alle möglichen Annahmen, die über das Geschehen im normalen Falle gemacht werden können.

1. Annahme: Selenka hat Recht; normalerweise liegt der Darmpol den Mikromeren gegenüber, und das ist auch im anomalen stets der Fall, wenn überhaupt Mikromeren vorhanden sind, d. h.: sind sie vorhanden, so bestimmen sie die Richtung.

Beweis: Dann gilt meine am Druckpräparate geführte Argumentation (Zur Verlagerung der Blastomeren. in: Anat. Anzeiger 8. Jahrg. 1893); sie bestätigt die hier gemachte Annahme, dass eben keine Entoderm-»Anlage« vorläge.

2. Annahme: Selenka hat Unrecht; die Mikromeren bezeichnen den Ort der Darmbildung selbst.

Beweis: Dann lässt sich am Druckobject nicht darthun, ob hier eine wirkliche »Anlage« vorliegt, aber unsere hier geschilderten Versuchsarten I und II haben gezeigt, dass man dem Furchungsmaterial die Mikromeren, ja sogar den ganzen animalen Theil nehmen kann ohne irgend welchen Schaden für die folgende Entwicklung; die Mikromeren können also wohl den Darm bilden, aber nicht nur sie können es.

3. Annahme: Selenka hat Recht; in der That liegen die Mikromeren dem Darmpol gegenüber; die Mikromeren spielen dabei aber keine wesentliche Rolle (im Gegensatz zur 1. Annahme), vielmehr

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist das Augenmerk auf die Zellen am vegetativen Pol zu richten, diese an und für sich (im 16-Stadium 4 Zellen) bezeichnen eben den Ort des Entoderms, gleichgültig, ob sie den Mikromeren gegenüber liegen oder nicht.

Beweis A: Handelte es sich hier um eine wirkliche »Anlage«, dann müssten meine Druckpräparate 2 Därme bekommen (»Zur Verlagerung etc.«).

Beweis B: Man kann ferner aus der rein animalen Hälfte des Eies, sowie aus Objecten, die, wennschon vegetative Zellen, doch nicht solche des vegetativen Pols enthalten, durchaus normale Gastrulae ziehen.

Es ist somit umfassend bewiesen:
dass die Furchungszellen der Echiniden ein in ihrer Kernbeschaffenheit durchaus gleichartiges Material darstellen, und dass auch die sogenannten Keimblätter nicht durch eine qualitativ ungleiche Kerntheilung während der Furchung »angelegt« werden.

Es ist ferner gezeigt:
dass die Anwesenheit von Mikromeren für den normalen Verlauf der Echinidengastrulation nicht nothwendig ist.

Anhang.

Ein negatives Resultat.

Als eine der wesentlichsten Aufgaben hatte ich mir für den Winter 1892/3 auf mein Arbeitsprogramm gesetzt, zu ermitteln, ob, wie aus einem Ei 2, so auch aus 2 und mehr Eiern 1 Organismus zu züchten sei.

Bekanntlich gelingt es sehr leicht, Echinideneier durch Schütteln ihrer Membran zu entledigen. Solche Eier können sich gegenseitig berühren; die Berührung ist jedoch nie dicht. Durch Zufall lernte ich eine Methode kennen, verschiedene Eier zu engstem gegenseitigen Anschluss zu bringen.

Membranlose Eier, welche in mit ein wenig Chloroform geschütteltes Seewasser gebracht werden, pressen sich zu zweien, dreien oder mehr auf das engste an einander; es kommt zu typischer gegenseitiger polygonaler Abplattung, gleich als seien die Eier Furchungszellen eines Furchungsstadiums (Fig. 21, 22).

Ich hoffte, jetzt meine Bemühungen von Erfolg gekrönt zu sehen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aber vergebens. Bis zum Ablauf der Furchung dauert der feste Anschluss; es liegen dann die abgefurchten Keime polygonal zusammen. Aber waren hier schon die verschiedenen Furchungshöhlen stets getrennt, so wurde mit Bildung der Blastula die Trennung definitiv: stets so viel Blastulae, wie vorher Eier, fanden sich in den Versuchsgläschen.

Die Vereinigung mehrerer Eier zu einer Großbildung gelang also bei *Sphaerechinus* und *Echinus* nicht.

Meine Versuche sind so zahlreich, die Bedingungen des Anschlusses so günstig, dass ich glaube an Stelle des »gelang« ein »gelingt« setzen zu dürfen und somit die Frage für meine Objecte als negativ entschieden anzusehen. Aus diesem Grunde habe ich diesen Anhang veröffentlicht.

Ich würde jedoch sehr erfreut sein, wenn ich mich in dieser negativen Sicherheit irren, und wenn ein Anderer glücklicher als ich sein würde.

X. Über einige allgemeine entwicklungsmechanische Ergebnisse.

Auf Grund eingehend analysirter entwicklungsgeschichtlicher Forschungen, denen es gelang, die Organe eines Thieres in lückenloser Folge auf Furchungszellen zurückzuführen und wohl gar schon zu wissen, dass aus dieser der beiden ersten Furchungszellen die rechte, aus jener die linke Körperhälfte hervorgehen werde, war man zu der Annahme gekommen, es sei die Entwicklung von Anfang an in einer qualitativen Specification des Kernmaterials begründet. In letzterem hatte man den wesentlichen Bestandtheil der Zelle kennen zu lernen geglaubt, und außerdem war eine gewisse Isotropie des Protoplasmas des Eies, wenn schon dieses wohl stets eine ungleichpolige Achse besitzt, durch Versuche[1] direct bewiesen. Das von His aufgestellte Princip der organbildenden Keimbezirke war, so weit man ihm eine wesentlichere und nicht eine bloß descriptive Bedeutung unterlegte, zu einem Princip der organbildenden Kernbezirke umgewandelt.

Außer den angeführten, diese Deutung zulassenden Beobachtungen sprach auch wohl für die Kernspecification im Laufe der Ontogenese der Umstand, dass letztere unter dieser Annahme gewissermaßen am wenigsten räthselhaft erschien.

[1] Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. No. 4. Die Richtungsbestimmung der Medianebene des Froschembryo. in: Arch. Mikr. Anat. 29. Bd. 1887.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Freilich kannte man ja schon lange Zeit die Erscheinungen der Regeneration, aber zu ihrer Verdeutlichung reichten verhältnismäßig einfache Hilfsannahmen aus (Weismann); für die »directe Entwicklung« (Roux) nahm man die qualitative Sonderung des sie leitenden Kernmaterials vom Beginne der ersten Furchung an.

Ja, als Roux, welcher schon vorher bewussterweise das eigentliche Fundament einer exact verfahrenden Morphologie gelegt hatte, in seinen so bekannten Versuchen[1] zeigte, dass eine der ersten Froschblastomeren, wenn die andere ihr als todter Körper ansitzt, sich zu einem halben Froschembryo entwickelt, schien man ein gesichertes Gut in der von uns skizzirten Annahme vor sich zu haben. Freilich wurde die fehlende Hälfte durch einen Sprossungsvorgang postgenerirt, aber auf »directem« Wege war eben eine »Halbbildung« entstanden.

Ich bekenne gern, dass auch ich von der Beweiskraft der Roux'schen Versuche überzeugt war. Wenn es mir nun aber gelang, direct zu beweisen, dass die von ihnen scheinbar gestützte Annahme falsch sei, so möchte ich hier doch Veranlassung nehmen, ganz besonders hervorzuheben, dass meiner Ansicht nach vor Bekanntwerden meiner Versuche die von Roux und in mehr fictiver Weise von Weismann vertretenen Gedanken nothwendig und berechtigt erscheinen mussten.

Ich zeigte (Studie I), dass aus einer der ersten Furchungszellen des Seeigeleies auf directem Wege, vermittels gewisser durch Gleiten zu Stande kommender Zellumlagerungen ein ganzer Embryo hervorgeht, dass dies von jedem nicht zu kleinen Furchungsbruchtheil gilt (Studie III, IX), und dass auch ohne Wegnahme von Furchungsbestandtheilen sich die relative Lage der Furchungszellen (-Kerne) durchgreifend modificiren lässt, ohne Entwicklungsschädigungen zu bewirken (Studie IV).

Damit war die Lehre von der Kernspecification während der Furchung direct widerlegt und, so weit die Theilbildungen in Betracht kommen, auch den gegen die causale Bedeutung der His'schen Keimbezirke sprechenden Daten ein neues hinzugefügt.

Der abgefurchte Keim stellt ein gleichartiges Material in seinen Kernen dar, das war der Schluss, auf den alle meine Untersuchungen hinzielten. Naturgemäß ist derselbe in dieser allgemeinen Fassung zunächst nur für das Seeigelei und die anderen

---

[1] Roux, Beiträge etc. No. 5. in: Arch. Path. Anat. 114. Bd. 1888.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

untersuchten Objecte, welche ähnliche Resultate lieferten (*Amphioxus* nach WILSON, Ascidien nach CHABRY), zu ziehen. Andererseits dürfte wiederum diese Einschränkung nur für die etwaige frühe Anlage der Generationsorgane am Platze sein[1], und es wäre seltsam, wenn sich, was die »somatischen Zellen« angeht, das eine Thier (Frosch) so fundamental anders verhielte, als das andere (Seeigel).

Ist dem aber so, dann erwächst uns die Aufgabe zu zeigen, wie denn die Befunde am Seeigel und Frosch vereinbar seien.

Ich habe bereits dieses Problem zu lösen versucht[2], und zwar ergab sich mir diese Lösung gleichzeitig mit derjenigen eines anderen, das sich uns auf Grund unserer Ergebnisse nothwendig darbietet:

Der abgefurchte Keim ist in seinen Kernen ein gleichartiges Gebilde; wie kommt es dann, dass aus ihm eine specifisch gestaltete und gerichtete Larve hervorgeht? Was bedingt das Erscheinen von Ungleichheiten an dem idioplasmatisch Gleichartigen?

Die fertige Pluteuslarve ist bilateral-symmetrisch, das heißt, sie ist nur durch 1 Ebene symmetrisch theilbar, oder auch, sie besitzt 2 ungleichpolige Achsen oder Richtungen, nämlich die Längs- und die Dorsoventralachse. Es gehen ihr aber Stadien voran, welche noch nicht bilateral symmetrisch sind, nämlich die polar differenzirte Mesenchym bildende Blastula und die Gastrula, diese besitzen nur eine ungleichpolige Achse und unendlich viele (∞^1) Symmetrieebenen. Dadurch specialisirt sich unsere Frage zunächst zu dieser:

Was bestimmt die erste Richtung (Achse) des Echinodermenkeims? oder realer ausgedrückt: wie kommt es, dass nun gerade hier, und nicht dort Mesenchym gebildet wird, dass hier, nicht dort das Vorderende der Larve mit seiner typischen Zellverdickung sich bildet, ja wie kommt es, dass diese Ungleichheit überhaupt auftritt?

Ich habe dafür die Anisotropie des Protoplasmas als formauslösenden Factor herangezogen, und diesen Gedanken nebst einigen verwandten näher auszuführen, ist dieses Abschnittes eigentliche Absicht.

In den »Mikromeren«, welche in der That von anderer proto-

---

[1] BOVERI, Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*. in: Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. 8. Bd. 1892.

[2] DRIESCH, Zur Theorie der thierischen Formbildung. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

plasmatischer Beschaffenheit sind als die anderen Furchungszellen, glaubte ich die »Richtungsbestimmer« erblicken zu dürfen. Ich sah dabei die Potenzen der einzelnen Zellen zwar, wie mich meine Versuche lehrten, als gleichartig an, aber sie sollten derart »abgestimmt« sein, dass irgendwelche Differenzen der Wandspannung oder ähnliche physikalische Umstände eine Ungleichheit in ihnen schüfen, welche sich in der folgenden gerichteten Entwicklung offenbare. Eben in den Mikromeren sah ich diesen physikalischen Auslösungsfactor, nichts weiter.

Warum diese physikalische Ungleichheit des Gesammtmaterials nun gerade auf einen bestimmten Bezirk desselben die erwähnte specifisch gestaltende Wirkung übe und wie das geschehe, das wäre uns freilich verschlossen, aber doch auch nicht mehr, als die Frage, warum denn der Keim gewisser Wasserpflanzen im Wasser einer anderen Pflanzenform das Dasein verleiht als in feuchter Erde; hier handelt es sich um morphologische Auslösung, die durch ein anorganisches Agens vermittelt wird — auch der Ort specifischer Spannung im Blastoderm wäre für die Stelle an ihm, auf welche er formauslösend wirkt, gleichsam ein Außenkörper; die beiden Vorgänge wären ähnlichen, wennschon, wie später darzulegen ist, nicht gleichen Wesens.

Ich irrte mich, wenn ich in den Mikromeren die Richtungsbestimmer erblickte und konnte selbst zeigen (oben pag. 234), dass ich mich irrte: auch ohne Mikromeren geht die Gastrulation normal vor sich. Dieser Irrthum macht aber den Grundgedanken meiner Ausführung nicht hinfällig.

Es muss eine veranlassende Verschiedenheit da sein, wenn eine veranlasste Verschiedenheit existirt. Dieses muss wenigstens ist für die naturwissenschaftliche Forschung ein Postulat. Auch jetzt noch sehe ich in der anisotropen, einachsigen Beschaffenheit des Protoplasmas den auslösenden Factor; diese erstreckt sich ja nicht nur auf seinen »animalen« Theil, die Mikromeren, sondern wir werden den polar differenzirten Bau des Plasmas für sein Ganzes, also auch für jeden kleinsten Theil von ihm mit Fug und Recht annehmen dürfen. Ist aber dem so, dann kann die einachsige Anisotropie durch Wegnahme von Theilen (Furchungszellen) nie aufgehoben werden, und auch der Druck vermag das Plasma nur zu deformiren, aber nicht seine Beschaffenheitsdifferenzen aufzuheben.

Isotrop also ist das Protoplasma des Echinidencies nur um die Achse, aber nicht in Richtung der Achse, und diese Anisotropie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in der Richtung der Achse veranlasst das spätere einachsig ungleichpolige morphologische Gebilde (Mesenchymblastula, Gastrula).

Es ist somit dem Protoplasma von mir eine größere formbildende (wenn auch nur formauslösende) Rolle vindicirt, als der allgemeinen Anschauung entspricht: seine Differenzen veranlassen (im ersten Entwicklungsverlauf) Differenzen der Kerne, sie sind nicht die Folge dieser — wofern überhaupt Kerndifferenzen im Laufe der Formdifferenzirung eine Rolle spielen. Darüber wissen wir mit Ausnahme der Bildung der Generationszellen nichts.

Vom His'schen Princip der organbildenden Keimbezirke, sofern dieses auf das Protoplasma Beziehung nimmt, unterscheidet sich meine Auffassung dadurch wesentlich, dass sie nicht einen directen Nexus zwischen den Theilen von Ei und Organismus, sondern nur zwischen den Richtungsbeziehungen beider annimmt. Das besagte Princip in strenger Fassung ist, wie erörtert, durch meine Theilbildungsversuche, ja auch durch die von Erfolg gekrönte Befruchtung abgesprengter Stücke des reifen Eies (Hertwig, Boveri) und Anderes (Roux, s. o.) widerlegt.

Ich habe die Thatsache, dass jeder Kern des Echinidenkeims ohne Schädigung der Entwicklung an jedem relativen Orte der späteren Larve liegen kann (Theil I, III, IV, IX), in den Worten ausgedrückt, nach erfolgter Richtungsbestimmung sei die prospective Bedeutung der Blastomeren (resp. ihrer Kerne) eine Function ihrer relativen Lage. In diesem Satze, welcher in Bezug auf das Hervorheben der Kerne der herrschenden Meinung folgt, dass die Kerne im Laufe der späteren (auf die Furchung folgenden) Embryogenese sich »differenziren«, sollte zunächst in möglichst indifferenter Weise der Thatsache Ausdruck verliehen werden, dass durch den ersten gerichteten Vorgang, nämlich die Mesenchymbildung, zum mindesten noch ein morphologisches Gebilde positiv mitbestimmt ist, nämlich die vordere Polverdickung, welche stets jener gegenüber liegt[1], und dass die anderen Blastomeren in ihrem Schicksal (ihrer prospectiven Bedeutung) in so fern negativ mitbestimmt sind, als sie jedenfalls nun kein Mesenchym oder Entoderm bilden.

Das hier Gesagte bezieht sich lediglich auf die 1. Richtung; der Pluteus aber besitzt 2 Richtungen, und somit müssen wir zur

[1] Man kann das hier Gesagte ohne Benachtheiligung der Hauptsache auch umdrehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fruchtbaren Anwendung unseres Satzes zunächst von der Bestimmung der 2., der Dorsoventralachse handeln. Um die Gastrulaachse herum erscheinen zunächst alle »Kerne« gleichwerthig: ja sie sind es, wie meine Versuche über Verlagerung und Wegnahme zeigen (Theil I, III, IV, IX). Es muss aber wieder eine an irgend einer Stelle um die Achse specifisch (maximal oder minimal) angebildete Differenz irgend welcher, also etwa physikalischer Natur, da sein, damit eine morphologische Differenz, die Bilateralität, im Auslösungswege in Erscheinung tritt[1].

Positiv zu zeigen oder auch nur anzudeuten, welcher Art diese sei, war mir unmöglich; nur negativ vermochte ich (Theil VII) zu sagen, dass sie in irgend einer »zufälligen« Richtung des Darmwachsens nicht läge, denn auch ohne Darm bildet sich die Bilateralität des Ektoderms typisch aus. Die Anisotropie des Eiprotoplasmas, welche wir zur Bestimmung der 1. Richtung verwandten, nützt uns hier nichts, denn dieses scheint nur in einer Richtung anisotrop zu sein; wir werden an irgend welche Differenzen denken müssen, die stets vorhanden sind, wennschon der Ort ihrer maximalen oder minimalen auslösenden Ausbildung »zufällig« genannt werden muss.

Das »Idioplasma« ist dann wieder so »abgestimmt« zu denken, dass es mit Ausbildung der bilateralen Symmetrie (d. i. zunächst Ausbildung einseitiger — »dorsaler« — Wölbung und des »ventralen« Wimperringes) morphologisch reagirt. Es scheint mir das hier Angedeutete die naturwissenschaftlich allein mögliche Auffassung der in Frage stehenden Vorgänge zu sein.

Nun haben wir beide Richtungen; wir haben: oben, unten, vorn, hinten und damit rechts, links. Nun ist in der That die prospective Bedeutung jedes von Haus aus indifferenten Kernes (jeder Zelle) durch seinen Ort im Ganzen bestimmt; so wird die

---

[1] Ich bitte hierzu die Erwägungen zu vergleichen, welche Roux (Über die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo, 1883) im Anfang seiner entwicklungsmechanischen Bestrebungen über die »Richtungsbestimmung« anstellte. Roux warf damals die Frage auf, ob denn nicht die Bestimmung der Bilateralität ein ganz neuer Vorgang sei, »welchem das in sich fest geordnete Richtungssystem der Furchung vorausgeht, um dann aber zur Bildung der richtungslosen Blastula zu führen«; er glaubte diese Frage negativ entschieden zu haben dadurch, dass er zeigte, wie normalerweise die erste Furche des Froscheies die Lage der künftigen Medianebene bezeichnet. Der weitere Verlauf der Forschung hat gezeigt, dass jene Frage trotz scheinbarer Gegenargumente doch zu bejahen ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mundhöhle »unten«, nicht oben, und zwar in bestimmtem relativen Abstand vom »vorderen« Ende entstehen, d. h. die Zellen, welche an dem bezeichneten Orte liegen, werden der Ausgang zur Bildung der Mundhöhle werden u. s. w.

Freilich gelten hier gewisse Einschränkungen. Ehe wir aber auf diese eingehen, wird zu zeigen sein, wie nun unsere bisherigen Ausführungen zugleich die anscheinend so abweichenden Resultate der Roux'schen Versuche am Froschei mit den Ergebnissen am *Amphioxus* und Seeigel unter einen Gesichtspunkt zu bringen gestatten. Doch soll dies, da es schon einmal geschah[1], ganz kurz erledigt werden.

Am angestochenen Froschei verhindert die anliegende todte Hälfte, dass seine Furchungszellen sich durch Gleiten umordnen und eine kugelige Blastula bilden; die Blastula ist vielmehr eine Halbkugel. Da somit jede Zelle diejenige relative Lage in der vervollständigt gedachten virtuellen, nur zur Hälfte lebenden Kugel-Blastula behalten hat, welche sie auch in der realen Kugel-Blastula einnehmen würde, so wirkt der richtungsbestimmende Einfluss der beim Froschei sehr typisch ausgebildeten einachsigen Protoplasma-Anisotropie auf dieselben Zellen, auf die er normalerweise wirken würde und dasselbe gilt von der 2. Richtungsbestimmung. So wird uns also eine specifisch bestimmte Formbedeutung jeder Zelle dadurch vorgetäuscht, dass sie ihre relative Lage im virtuellen Ganzen nicht verändern konnte.

Wir sagten, der Satz, dass die prospective Bedeutung jeder Zelle nach erfolgter Richtungsbestimmung eine Function ihrer Lage sei, bedürfe einer gewissen Einschränkung, oder ich will lieber sagen, Erläuterung.

Wenn wir mit ihm aussagen wollen, dass jede Zelle (jeder Kern) dasjenige Schicksal erfährt, welches sich als Resultirende aus allen auf ihren Ort im Ganzen wirkenden Formbildungsfactoren in jedem vorliegenden Falle ergiebt, und dass sie daher, weil sie relativ anders liegen kann (Studie IV), auch von einer anderen Formbildungsresultirenden bestimmt zu werden vermag, so ist er jedenfalls wahr, aber zu allgemein zu fruchtbarem Gebrauch. Unser Satz ist in diesem Sinne nur der allgemeinste Ausdruck, welcher sich den von mir ermittelten Thatsachen geben lässt.

---

[1] Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zu näherer Einsicht in das Wesen der Formgestaltung bedarf es einer Analyse der verschiedenen formbildenden Factoren.

Wir ließen die erste Organbildung, welche zugleich die 1. Hauptrichtung der Larve bestimmt, durch physikalische Ungleichheiten ausgelöst werden. Sehen wir bei unserem speciellen Object einmal von der Mesenchymbildung ab und betrachten wir, was uns, die wir nur von Principiellem handeln, erlaubt ist, als erste Organbildung das zur Entstehung des Darmes führende Wachsen, so würde also eben dieses örtlich im Auslösungswege bestimmt werden. Es verdankt sein örtlich bestimmtes Auftreten einer Correlation.

Nehmen wir nun auch die 2. Hauptrichtung als durch Correlation bestimmt an, so sind diejenigen Vorgänge, an denen sich die hiermit entstandene Bilateralsymmetrie am deutlichsten bethätigt, die Bildung der Arme und der Mundhöhle.

Von der Armbildung hat es Herbst sehr wahrscheinlich machen können, dass sie ebenfalls im Auslösungswege vor sich geht: in der That hängen Lage und Zahl der Pluteusarme von Lage und Zahl der kleinen Kalkbildungszellen ab. Herbst lässt das Armwachsen durch einen von der Kalkbildung ausgehenden Reiz erfolgen.

Machen wir uns ganz klar, was das heißt. Man könnte zu der Annahme kommen, dass durch Bestimmung der beiden Hauptrichtungen der Larve ihre Organe unmittelbar in ihrer Lage mit bestimmt seien; wenn einmal Vorn, Hinten, Oben, Unten gegeben ist, so könnte man denken, seien z. B. die Arme auch örtlich bestimmt, indem sie etwa stets »unten« und zwar in der relativen Entfernung x vom vorderen Pol lägen, wie wir Ähnliches für die Mundhöhle andeuteten. In diesem Falle wäre also durch die Richtungsbestimmungen unmittelbar den Zellen ihre Signatur aufgedrückt; ihre prospective Bedeutung wäre unmittelbar und lediglich Funktion ihrer Lage im Ganzen; dieser Satz verlöre die ihm oben gegebene allgemeine Bedeutung.

Wir könnten derartige Erscheinungen mit einem Ausdruck von Roux Selbstdifferenzirungen nennen; freilich nicht in dem Sinne des Autors dieses Namens, dass Zellen von vorn herein eine bestimmte prospective Bedeutung hätten, aber doch in dem, dass sie durch die auf dem Correlationswege geschehene Richtungsbestimmung, und zwar nur durch sie diese erhalten.

Dass ein solches Geschehen in der Armbildung nicht vorliegt, zeigen eben die angeführten Untersuchungen Herbst's; sie dämmen dadurch den Bereich auch der soeben skizzirten sekundären Selbst-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

differenzirung wesentlich, ein. Es dürfte, wie gesagt, dieser formbildende Factor eine wesentlich negative Bedeutung haben, nämlich die, dass nach einer Organbestimmung die von ihr nicht betroffenen Zellen eben nicht diese betreffende prospective Bedeutung erhalten. Doch mögen immerhin auch wirkliche Positionswirkungen, wie wir an Stelle des zweideutigen Ausdrucks Selbstdifferenzirung zu sagen vorziehen, vorhanden sein: so dürfte, wie schon oben gesagt, die der Echinidengastrula eigene Verdickung des vorderen Körperendes wohl wirklich immer gegenüber dem Gastrulationsort (oder umgekehrt!) stattfinden, und für die Mundhöhle gilt vielleicht Entsprechendes.

Positionswirkungen treten also mit den allgemeinen richtungsbestimmenden Correlationswirkungen zugleich in Erscheinung, ja sie sind, da letztere nur eine besonders hervorgehobene Abstraction aus ersteren sind (denn die »Achsen« sind doch keine realen Gebilde), im Grunde mit ihnen identisch; die Inductionswirkungen stehen beiden gegenüber. Es ist für den Begriff der Inductionswirkung gleichgültig, ob das inducirende (auslösende) Äußere wirklich der Außenwelt angehört oder ein Theil des Organismus ist, es muss nur für den afficirten Ort »außen«, d. h. darf mit ihm nicht fest verbunden sein, nicht mit ihm ein mechanisches Ganze bilden. Die Entstehung der Pluteusarme wäre in diesem Sinne ein Inductionsvorgang, d. h. also zwar auch wie die allgemeine Richtungsbestimmung ein Auslösungsgeschehen, eine morphologische Reaction, aber nicht ein solches, welches aus starren Beziehungen zum Ganzen resultirt, sondern ein solches, welches von außen »inducirt« wird, welches zu der ersten Geschehensart neu dazukommt[1].

Am abgefurchten Echinidenei vermag also — wenn wir uns auf die typische Pluteusentwicklung beschränken — jede Zelle Ausgang der Entodermbildung zu werden; ist aber die erwähnte Differenzirung eingeleitet, so sind »Ektoderm« und »Entoderm« von einander unabhängige Gebilde.

Am Ektoderm vermag jede Zelle am Wimperkranz (der Äußerung der Bilateralsymmetrie) Theil zu haben; ist sein Ort aber bestimmt, dann bildet er sich selbständig weiter.

Am Wimperkranz endlich vermag jede Zelle Ausgang der Arm-

---

[1] Die von uns eingeführte Terminologie ist in der Botanik üblich; vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. 2.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bildung zu werden; ist diese aber durch Induction fixirt, dann geht sie selbständig vor sich.

Am Anfange also ist jede Zelle des Keimes omnipotent, im Entwicklungsverlauf wird im Correlations- (incl. Positions-) und Inductionswege die Zahl der prospectiven Möglichkeiten geringer, schließlich (früher bei Positionseffecten, später bei Inductionswirkungen) ist die prospective Bedeutung eindeutig bestimmt; der Keim besteht jetzt aus einer Anzahl selbständiger, unabhängiger Theile: er schuf sich diese Ungleichheiten selbst.

Er selbst ist Reiz und Reizeffect in überaus verwickelter Beziehung[1].

Sind also die Organe ihrer Anlage nach ausnahmslos die Folgen correlativen Geschehens im weitesten Sinne, so sind sie in ihrer Ausbildung im wahren Wortsinne Selbstdifferenzirungen. Dass das Ektoderm sich ohne das Entoderm in toto selbst zu differenziren vermag, habe ich oben pag. 224 direct gezeigt.

Das »Sich-selbst-Differenziren« ist zwar immer ein zusammengesetztes Geschehen; der Ausdruck ist immer nur relativ, d. h. in Bezug auf ein Gewisses, von dem Abhängigkeit nicht statthat, zu verstehen, dürfte jedoch zu Missverständnissen keine Veranlassung geben: innerhalb jedes sich selbst differenzirenden Theiles als eines Ganzen kann jede Art von Correlations-, Positions- und Inductionswirkung statt haben.

Wir haben die verschiedenen Arten der Formbildungsauslösung bisher nur für den Seeigelkeim festgestellt, ja auch für diesen war das Gesagte zum Theil hypothetisch.

Wenn wir nun aber unsere Ausführungen naturgemäß zwar an dem uns nahe liegenden Specialfall erläuterten, aber dieselben doch

---

[1] Lehrreich ist folgende Betrachtung: Die Mesenchymbildung ist örtlich durch die erste allgemeine Richtungscorrelation (Anisotropie des Protoplasmas) bestimmt; letztere löst als specifische morphologische Reaction für gewisse Zellen die genannte Bildung aus; die Mesenchymzellen werden dadurch selbständig, unabhängig, ja in Bezug auf das Übrige des Keimes »Außenwelt«, und zwar in dem Maße, dass sie jetzt als formauslösende inducirende Reize auf das Übrige wirken (Armbildung nach Herbst), also auf das, woraus sie auf dem Wege des Correlationsreizes hervorgingen: der Keim schuf sich Ungleichheit, und diese schafft ihm eine neue.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als im Princip allgemein anwendbar bezeichnen, so erwächst uns die Aufgabe, die Möglichkeit solcher Anwendung wenigstens an einem weiteren Beispiel skizzenhaft zu zeigen. Wir wählen die kürzlich so gut untersuchte Entwicklung des Anneliden *Nereis*[1].

Hier ist Bilateralität (also schon beide Richtungen) bereits am vierzelligen Stadium äußerlich sichtbar. Wir sehen darin die Folge eines bereits am ungefurchten Ei ausgeprägten bilateralen Baues. Nach Analogie mit unseren Versuchen müssen wir die Kerne des Annelideneies für gleichwerthig halten: es müsste ohne Schaden gelingen, die Kerne der verschiedenen Furchungszellen zu vertauschen. Der Bau des anisotropen Protoplasmas prägt erst secundär den Kernen ihre prospective Bedeutung durch Correlation und Position auf. Es dürfte das Protoplasma des *Nereis*-Eies in weit höherem Grade, als das bei den Echiniden der Fall war, im wahren Wortsinne »präformirt« sein (Somatoblasten, Mesoblasten), Correlation allgemeineren Charakters dürfte directen Positionswirkungen gegenüber zurücktreten.

Doch muss die nähere Ausführung dieser Andeutungen Specialforschern überlassen bleiben.

Recapitulation. Der abgefurchte Keim ist in seinen Kernen gleichwerthig, in Bezug auf sie richtungslos. (Folgerung aus meinen Versuchen.)

Das Protoplasma aber (als Ganzes), dem die Kerne eingelagert sind, besitzt zunächst eine Richtung; diese wirkt (mag das Protoplasma ganz oder nur in Theilen vorhanden sein) bestimmend auf die erste Organbildung, und zwar wirkt sie als physikalisches Agens nach Art eines formauslösenden Reizes. (Nothwendige Hypothese.)

Ähnliches gilt von der 2. Richtung.

Mit den im Wege einer Correlation zum Ganzen durch Auslösung bestimmten Richtungen können auch zugleich bestimmte Organbildungen dem Ort nach bloß durch Position d. h. durch Lagebeziehung zu den Richtungen (Ordinaten) mit ausgelöst werden.

Andere Organbildungen werden durch Fremdes ausgelöst (Induction), sei dieses eine äußere Kraft (Licht bei den Lebermoosen) oder ein Bestandtheil eines bereits unabhängig vom Ganzen gewordenen

---

[1] E. B. Wilson, The Cell-Lineage of *Nereis*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 6. 1892.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(sich »selbst differenzirenden«) Abschnittes des ganzen Keimes. (Bildung der Pluteusarme.)

Die Entwicklungsmechanik hat es nur mit den hier skizzirten Formbildungsarten[1] zu thun. Diese sind also sämmtlich Auslösungen. Die Entwicklungsmechanik studirt nur, auf welche Reize hin Form (Organbildung) ausgelöst wird. Sie kann freilich diese Auslösungsvorgänge weiter analysiren, als das hier geschah, so z. B. (cf. Herbst) auf Verschiedenheiten oder vielmehr ein Verschiedenwerden der Zellen zurückgehen, im Princip ist das gleichgültig.

Die Entwicklungsmechanik studirt also diejenigen Reactionsmittel, durch welche Organbildung (Entwicklung) ins Dasein tritt.

Das Specifische der Reactionen nimmt sie hin.

So kann sie z. B. auf die Frage, warum denn beim Seeigelei die Achsenanisotropie des Protoplasmas normalerweise gerade diese typische Darmbildung auslöse, nur sagen: desshalb, weil das Ei eben darauf »abgestimmt« ist. Eine Antwort, die freilich, mag sie auch noch weiter analysirt werden, recht wenig besagt; aber sie besagt das, was möglich ist.

Die specifische Art der — sei es einer Induction, sei es einer Correlation (oder Position) — folgenden Reactionen und deren specifische Combination, welche die specifische »Form« ausmacht, ist hinzunehmen.

Nun können aber auch diese specifischen organbildenden Reactionsarten modificirt werden.

Wenn Herbst dadurch, dass er Eier von Seeigeln in eine Lithiumlösung bringt, nicht eine »Gastrula«, sondern eben eine »Lithiumlarve« entstehen sieht, so liegt eine derartige Veränderung der Reactionsart vor. Theilung nebst Wachsthum in einem gewissen Bezirk der Blastula sowie Ausbildung eines specifischen histologischen Charakters der betreffenden Zellen kennzeichnet bekanntlich die »Gastrulation« der Seeigel. Beide Processe veranlassten Herbst, auf einen weit größeren Bezirk der Blastulawand überzugreifen (abgesehen von vielem Anderen). Auch hier ist der betreffende an Stelle der normalen Gastrulation eintretende Theilungs- und Differenzirungsprocess eine Erscheinung, die dem Ort nach als durch die Anisotropie des Plasmas ausgelöst

---

[1] Andere Formbildungsarten: a) Regeneration, b) functionelle Anpassung, gehört als Reaction auf Äußeres zur Induction. c) Massencorrelation (His, Roux) ist nichts Vitales.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zu denken ist. Die Art der Auslösung, die specifische organbildende Reactionsart, ist eben verändert.

Ähnlich liegen die Dinge mit dem Wimperkranz. Im »Normalen« (in Seewasser) ist sein Ort wahrscheinlich durch Position, d. h. durch Lagebeziehung zu den beiden vorher bestimmten Achsen gegeben, er grenzt die »dorsale« von der »ventralen« Fläche ab; an den Lithiumlarven hat der Wimperkranz eine andere, immerhin wohl durch Positionsauslösung bestimmte Lage.

Diese Veränderungen der specifischen Reactionsart sind durchaus nicht mit den Veränderungen zu verwechseln, welche als Formreactionen (auf Correlation oder Induction) eben zur Formverschiedenheit (Organbildung) am gegebenen Keim führen.

Wir sagten oben: die Entwicklungsmechanik studire nur die zur Formbildung führenden Auslösungsarten, die specifischen Reactionsarten und deren Combination nehme sie unter dem Namen einer »specifischen Form« als gegeben hin. Ist diese verändert, so liegt eben eine »andere Form« vor; die Lithiumlarve ist in der That eine solche.

Durch die Einwirkung des Lithiums, um den Gegensatz der Vorgänge nochmals scharf zu betonen, sind also nicht die zur Formbildung führenden Auslösungen wachgerufen, sondern deren Art ist verändert worden, nicht Theile des Keimes haben formbildend reagirt, sondern — mag das auch paradox klingen — die Reactionsfähigkeit des Keimes hat reagirt, d. h. sie ist verändert, und der Keim reagirt daher auf die wie sonst statthabenden und zur Richtungsbestimmung und Organbildung führenden Auslösungsreize (Inductionen und Correlationen) anders als sonst.

Die Versuche Herbst's mit Lithium haben also zwei Seiten. Einmal wohl eine »entwicklungsmechanische«, sie zeigen im Allgemeinen, dass Zellen auch eine andere prospective Beziehung haben können, als sie im Normalen haben: Herbst macht Ektodermzellen zu Entoderm. Zum Anderen haben sie eine große Bedeutung für die aufs Specifische gehende Formenkunde: er verändert »Formen«. Da diese Veränderung der »Form«, d. h. der auf entwicklungsmechanische Reize sich bethätigenden morphogenen Reactionsfähigkeit nun selber einen Auslösungscharakter besitzt (kurz gesagt desshalb, weil sich der Effect des Lithiumsalzes nicht vorhersagen lässt[1]), so

[1] Über diese und verwandte Fragen wird an anderem Orte von mir gehandelt werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sage ich: auf dem Reactionswege verändert er die (entwicklungsmechanische, specifische) Reactionsfähigkeit.

Wenn ich sage, sowohl die specifische Art der entwicklungsmechanischen Reactionswirkung wie auch die Combination dieser Wirkungsarten seien hinzunehmen, so heißt das, es lasse sich in Hinsicht auf sie nicht eine irgendwie weiter oder vielmehr tiefer gehende Einsicht gewinnen. So ist, um durch Beispiele zu erläutern, keine Antwort auf die Frage zu geben, warum die Anisotropie des Echinideneies gerade diese typische Mesenchym- und Darmbildung auslöse (mag der Vorgang selbst auch noch so gut analysirt sein, cf. Herbst), noch auch lässt sich mit Erfolg fragen, warum am Seeigelei diese ganze Folge von entwicklungsmechanischen Reactionswirkungen überhaupt statt habe.

Da die specifische Form eben etwas Letztes ist, so ist auch meine entwicklungsmechanische Theorie trotz ihres scheinbar epigenetischen Charakters evolutionistisch, d. h. sie setzt alles Specifische der betrachteten Form voraus als Anlage des Keimes, wenn schon diese Anlage durch Veranlassungen successive zu entfalten ist; und zwar ist ihr nicht nur die Combination der veranlassten Wirkungen specifisch, sondern jede einzelne dieser, so dass die Entwicklungsmechanik bereits innerhalb ihres engeren Bereiches auf letzte Unverständlichkeiten führt.

Alles Dieses gilt, wenn auch sämmtliche speciell von mir getroffene entwicklungsmechanische Annahmen verfehlt wären.

Weismann's Entwicklungstheorie ist dadurch auch äußerlich evolutionistisch, dass sie von gegenseitigen Veranlassungsbeziehungen im Keime nichts wissen, sondern das gerichtete Geschehen der Embryogenese unmittelbar und vollständig durch die Befruchtung in Betrieb gesetzt werden lassen will und dieses nicht in eine Reihe in gewissem Sinne von einander unabhängiger Phasen auflöst. Weismann's Theorie ist in ihrer Strenge durch meine Druckversuche (Studie IV*b*) widerlegt und wurde auch schon durch ihre unbegrenzten Hilfsannahmen zum mindesten eines wirklich principiellen Charakters entkleidet.

Eine specifische Reactionswirkung, wie sie die Entwicklungsmechanik für ihre einzelnen Phasen fordert, ist immer in einem specifisch Geordneten begründet, sei diese Ordnung stofflich oder formal. Combination von Wirkungen ist aber stets ein formaler

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Begriff. Somit führt die Biologie im Ganzen und in ihren Theilen auf »Form« und zwar auf specifische Form als auf ein Letztes.

In diesen Sätzen aber ist der Beweis enthalten, dass Morphologie nicht nur nicht ein »physikalisch-chemisches« Problem sei (vgl. Studie VI. 3), sondern dass sie auch mit dem allgemeineren Begriff des »Mechanismus« nicht das Geringste zu thun habe.

Nur die Entwicklungsmechanik, welche, wie erörtert, die allgemeinen Bedingungen des Formauslösens studirt, macht hier vielleicht eine schon im Namen liegende Ausnahme, aber auch sie behandelt nicht ein »physikalisch-chemisches Problem«.

Neapel, im Mai 1893.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 11.

Fig. 1—7 gehören zu Theil VII und sind sämmtlich von *Sphaerechinus granularis*.
Fig. 1. Beginn der Exogastrulation.
Fig. 2. Exogastrula.
Fig. 3. Exogastrula, Beginn der Darmgliederung.
Fig. 4. Prismatische Gastrula mit gegliedertem Außendarm.
Fig. 5. Pluteus mit gegliedertem Außendarm.
Fig. 6. Anenteria (darmloser Pluteus mit Mundhöhle).
Fig. 7. Prismenförmige Anenteria mit Mundhöhle; Schädigung der Kalkbildung verhinderte die Armbildung.
Fig. 8—16 gehören zu Theil VIII, sind sämmtlich von *Echinus microtuberculatus* und (mit Ausnahme von 16) mit Zeiss D* Comp. Oc. 2 gezeichnet.
Fig. 8. Kerntheilung mit unvollkommener Zelltheilung in 30/20.
Fig. 9. *a* Achttheilung mit 2 Mikromeren in einer Mischung von 40 Theilen See- und 10 Theilen Süßwasser. *b* Dasselbe Ei in 16 Zellen. Die 2 vorzeitigen Mikromeren haben kleinste Mikromeren gebildet, 2 rechtzeitige Mikromeren sind entstanden.
Fig. 10. Achttheilung mit 3 vorzeitigen Mikromeren in 40/10.
Fig. 11. *a* Dasselbe mit 4 Mikromeren. *b* Dasselbe Ei in 16 Zellen (4 kleinste Mikromeren).
Fig. 12. Tetraedrisches Vierstadium in der Mischung 35/15.
Fig. 13. Achtstadium aus 35/15; Zellengröße normal, Zellenlage anomal.
Fig. 14. *a* Achttheilung mit 1 vorzeitigen Mikromere in 35/15. *b* Dasselbe Ei in 16 Zellen; die vorzeitige Mikromere bildete eine kleinste Zelle; es ist nur eine rechtzeitige Mikromere vorhanden.
Fig. 15. Achttheilung mit 2 Mikromeren in 35/15.
Fig. 16. *a* Geschnürte Blastula (im Umriss) aus 35/15. *b* Dieselbe als Gastrula, noch etwas verzerrt. *c* Dieselbe; Verzerrung ausgeglichen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 17—20 gehören zu Theil IX, sind sämmtlich von *Echinus* und mit Zeiss Apochr. 16 mm. Comp. Oc. 4 gezeichnet.

Fig. 17. *a* Bruchstück eines 16-Stadiums; 2 große Zellen der animalen, 4 mittelgroße der vegetativen Hälfte vorhanden; Mikromeren (der animale Pol) fehlen. *b*, *c* Dasselbe typisch gefurcht.

Fig. 18. *a* Dasselbe. 6 mittelgroße Zellen (also $^3/_4$) der vegetativen Hälfte vorhanden, die ganze animale Hälfte fehlt. *b* Dasselbe typisch gefurcht.

Fig. 19. *a* Bruchstück eines 8-Stadiums; $^3/_4$ der animalen Hälfte vorhanden, wie die typischen Weiterfurchungen (*b*, *c*) zeigen.

Fig. 20. Bruchstück eines 16-Stadiums; die halbe animale Hälfte und $^1/_8$ der vegetativen Hälfte vorhanden.

Fig. 21 und 22. 8 resp. 2 eng an einander gepresste Eier von *Sphaerechinus*.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Driesch Hans

Artikel/Article: Entwicklungsmechanische Studien. 221-254