

Inhaltsübersicht.

Übersicht über den Verlauf der Versammlung	Seite 3
--	------------

Erste Sitzung.

Eröffnung der Versammlung	5
L. v. Graff, Ansprache.	8
Geschäftsbericht des Schriftführers	17
Vorträge:	
Heider, K., Über <i>Braunina</i> , ein neues Genus aus der Gruppe der Hemi- stomidae	19
Babor, J. F., Über die Nacktschneckenfauna der Grazer Umgegend 22,	148
Künkel, Karl, Zur Biologie der Nacktschnecken	22

Zweite Sitzung.

Grobben, Einladung zur Besichtigung der Zoologischen Station in Triest	31
Vortrag:	
Cori, C. J., Über die Ziele und Aufgaben der K. K. Zoologischen Sta- tion in Triest	31
Discussion.	37
Vortrag:	
Hermes, Über die Zoologische Station des Berliner Aquariums zu Ro- vigno	38
Wahl des nächsten Versammlungsortes	38
Bericht über das »Tierreich«	39
Referat:	
Heider, K., Das Determinationsproblem	45

Dritte Sitzung.

Vortrag:	
Rabl, Hans, Über die Chromatophoren der Cephalopoden.	98

Vierte Sitzung.

Publicationsordnung für die Verhandlungen auf den Jahresversammlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft	107
Vorträge:	
Thon, C. K., Über die Copulations-Organen der Hydrachniden-Gattung <i>Arrhenurus Dugès</i>	108

	Seite
*Mrázek, A., Über die Auffassung und Bedeutung der Cestodenentwicklung	130
Discussion	130
Vortrag:	
Escherich, K., Über die Keimblätterbildung bei den Musciden	130
Discussion	131
Vorträge:	
Doflein, F., Über die Vererbung von Zelleigenschaften	135
Simroth, H., Über Selbstbefruchtung bei Lungenschnecken	143
Discussion	147
Vortrag:	
*Joseph, Über die Neuroglia des Regenwurms	148

Demonstrationen.

R. v. Lendenfeld, Zoologische Wandtafeln	151
Lühe, M., Schnitte durch <i>Distomum clava</i>	151
Mrázek, A., Präparate zur Entwicklung der Taenien und Centrosphären von Gregarinen	151
Rabl, H., 1) Entwicklungsstadien von Chromatophoren bei <i>Loligo</i> und <i>Sepiolo</i> , 2) Verschiedene Chromatophoren von erwachsenen Thieren	151
Spengel, Neues Mikrotom	151
Derselbe, Mikrotommesser-Halter	152

Bericht über den Besuch der Zoologischen Station in Triest	154
--	-----

Anhang.

Statuten der Deutschen Zoologischen Gesellschaft	159
Verzeichnis der Mitglieder	163

* nur Titel.

Das Schnappen nach Luft wiederholte sich zuerst alle 15 Minuten, wurde dann aber lebhafter, und nun machte auch das linke Hinterbein zitternde Bewegungen. Eine halbe Stunde später konnte der Frosch seine Beine anziehen. Acht Stunden nach seiner Befreiung aus dem Wasser hob der Frosch den Kopf empor und rutschte vorwärts, und nach einer weiteren Stunde hüpfte er umher.

Schaden erlitten dieser und die ähnlich behandelten Frösche, wie die Folge zeigte, nicht.

Das erste an den Fröschen wahrnehmbare Lebenszeichen waren die sehr schwachen Bewegungen der Lymphherzen, die immer stärker wurden, trotzdem die Frösche noch unfähig waren, Luft in die Lunge aufzunehmen. Es muss also auch hier eine Sauerstoffaufnahme durch die Haut stattgefunden haben.

Die weiteren Resultate meiner Untersuchungen über Amphibien sowie über Würmer sollen einer besonderen Publication vorbehalten bleiben.

Zweite Sitzung.

Donnerstag den 19. April, 9¹/₄ bis 12¹/₂ Uhr.

Nachdem Herr Prof. GROBBEN als Vorsitzender des Curatoriums der K. K. Zoologischen Station in Triest einige Worte an die Versammlung gerichtet, in denen er sie zu reger Theilnahme an der Besichtigung der Station einlud, folgte ein

Vortrag des Herrn Prof. C. J. CORI (Triest):

Über die Ziele und Aufgaben der K. K. Zoologischen Station in Triest.

Seit zwei Jahren hat der Pflichtenkreis der Zoologischen Station in Triest im Vergleich zu früher eine bedeutende Vermehrung erfahren, und dieser Umstand hat es nothwendig gemacht, die Anstalt auch dem entsprechend zu verbessern und in ihrem ganzen Gefüge zu reorganisiren.

Das nächste und dringende Erfordernis war die Einrichtung einer zweckdienlichen Aquariumseinrichtung, durch welche es ermöglicht wird, das Untersuchungsmaterial innerhalb der Anstalt vorrätzig zu halten und züchten zu können. Zu diesem Zwecke wurde Seewasser und Druckluft nicht bloß in den im Kellergeschoß befindlichen Aquariumsraum, in welchem größere Kastenaquarien aufgestellt sind,

sondern auch in sämtliche Arbeitsräume eingeleitet, so daß jetzt in jedem Forscherzimmer das Untersuchungsmaterial entweder in durchfließendem oder in durchlüftetem Seewasser gehalten werden kann.

Die neue Aquariumeinrichtung ist in der Weise angelegt, daß das Meerwasser in Cisternen, in welche dasselbe vom Meere aus mittels Fässer zugeführt wird, vorrätig gehalten ist. Von diesen Cisternen muß das Wasser in die im Dachbodenraume aufgestellten Druckreservoirs gepumpt werden, von wo es dann durch die Laboratorien und den Aquariumsraum fließt, um nach dem Passiren von Filtern wieder in der Vorrathscisterne aufgefangen und von Neuem gebraucht werden zu können.

Die neue Durchlüftungseinrichtung ist im Grunde genommen eine Druckluftanlage, indem die Luft mit einem Luftcompressor in Eisenkesseln von ca. 4500 Liter Inhalt comprimirt wird. Die aus diesen Accumulatoren abfließende Druckluft wird zunächst durch ein Druckreducirventil in ihrer Spannung auf $\frac{1}{20}$ Atmosphäre reducirt und passirt dann, bevor sie in die eigentliche Luftleitung eintritt, eine Gasometerglocke, welche nach dem Princip eines Gasdruckregulators functionirt.

Diese Art der Durchlüftungsanlage erweist sich als sehr ökonomisch in ihrem Betriebe, und der Vortheil derselben besteht darin, dass nur so viel Luft den Accumulatoren entnommen wird, als eben nothwendig ist.

Bei ziemlich starker Inanspruchnahme der genannten Einrichtung ist der Tagesverbrauch an Luft in der Zoologischen Station ca. 20 000 Liter, und dies erfordert nur zwei Betriebsstunden der Maschinen, welche auf 40 H. zu stehen kommt.

Im Kellerraum des Institutsgebäudes sind 14 Kastenaquarien bereits vorhanden gewesen, und neu aufgestellt wurden jetzt noch weitere 6 große Steinzeugtröge in stufenförmiger Anordnung und 2 Bassins zum Halten von Fischen und größeren Thieren. Außerdem ist hier noch ein Aquariumsgestell ähnlich jenen in den Arbeitszimmern zur Aufstellung gelangt, um auf demselben Thiere in kleineren Glasaquarien vorrätig und separirt zu halten. In alle Arbeitszimmer wurde überdies Süßwasser und Gas eingeleitet.

Die Räumlichkeiten in der Zoologischen Station haben nun gegen früher vielfach auch eine andere Verwendung und Eintheilung erfahren. So wurde im Parterre ein Raum für verschiedene Manipulationen, wie für das Aussuchen, Sortiren und Conserviren der Thiere eingerichtet. Ferner befindet sich hier das Schreib- und Empfangszimmer des Leiters der Anstalt und sein wissenschaftliches Arbeitszimmer, sowie das des Assistenten. Zwei große Zimmer enthalten 10 einfacher ausgestattete

Arbeitsplätze der Studenten. Weiter befinden sich im Parterre ein Zimmer, welches für physiologische Arbeiten eingerichtet ist, dann eine Dunkelkammer für thier- und pflanzenphysiologische Untersuchungen, die gleichzeitig auch als photographischer Arbeitsraum dient. Ein kleines Kämmerchen endlich enthält den Reagentien- und Materialvorrath.

Im 1. Stock befindet sich nebst den 6 Arbeitszimmern für Forscher mit 12 Arbeitsplätzen auch ein kleines chemisches Laboratorium und das Bibliothekszimmer. Beide Räume wurden für diese Zwecke erst adaptirt und neu eingerichtet.

Im Ganzen verfügt also jetzt die Zoologische Station über 22 Arbeitsplätze.

Die Dachbodenräume dienen als Depot für Glasutensilien, Kisten, Netze u. dergl. Hier wurden ferner zwei Mansarden als Assistentenwohnzimmer ausgebaut.

In dem hofseitigen Flügel, welcher in einer Länge von 9 m einstöckig neu aufgeführt wurde, befinden sich im Parterre der Maschinenraum, 2 Werkstätten, eine Dienerwohnung und im 1. Stock ein größeres Zimmer, in welchem die Typensammlung aufgestellt ist.

An Fahrzeugen, den so wichtigen Behelfen bei der Fischerei, besitzt die Zoologische Station ein Ruder- und ein Segelboot und neuerdings auch eine Motorbarcasse, welche von einigen Gönnern der Anstalt gestiftet wurde. Dieses letztgenannte Fahrzeug leistet für die Fischerei vortreffliche Dienste, besonders wenn es sich darum handelt, weiter von Triest entfernt gelegene Punkte rasch zu erreichen. Trotzdem wird es anzustreben sein, daß die Anstalt einmal ein für die Fischereizwecke eigens gebautes und eingerichtetes und vor Allem möglichst seetüchtiges Motorfahrzeug erhält.

Die Zoologische Station in Triest hat zwar mannigfache Aufgaben zu erfüllen, in erster Linie wird sie aber immer ein Forschungsinstitut bleiben, und dies scheint schon durch den Zweck ihrer Gründung bedingt, denn die Anstalt in Triest sollte ebenso wie viele ihrer Schwesterinstitute für den vom Binnenland kommenden Forscher eine Stätte sein, welche demselben alle nöthigen Behelfe zur Erforschung der Fauna und Flora des Meeres bietet.

Neben der Sorge um eine gute Ausstattung des Institutes mit den nöthigen Instrumenten, Netzen, Glasutensilien, Bibliothek, wird es daher für das ständig an der Anstalt wirkende wissenschaftliche Personal zur Hauptaufgabe werden, die Fauna und Flora des Golfes von Triest und im Weiteren der Adria überhaupt möglichst genau zu erforschen, denn nur auf diese Weise kann eine rasche und sichere Materialbeschaffung ermöglicht werden. Zu diesem Zwecke

ist es vor Allem nöthig, daß die Fischerei in eifriger und mannigfaltigster Weise geübt wird, dass die einzelnen Theile des Golfes systematisch abgefischt und dann Aufzeichnungen über die Fänge und sonstige Beobachtungen gemacht werden. Solche Aufzeichnungen sind nun in Form eines doppelten Zettelkatalogs gedacht und in Angriff genommen worden. Einmal würden über die verschiedenen Localitäten Notizen, in welchen die hier vorkommenden Formen namhaft gemacht sind, zu sammeln sein, so daß sich aus diesen Aufzeichnungen sofort der faunistische Charakter einer Localität entnehmen lässt, und andererseits müssten specielle Notizen in Bezug auf das Auftreten, die Laichzeiten u. s. w. jeder einzelnen Form gemacht werden.

Auf diese Weise könnte im Verlaufe von Jahren ein reiches Material gesammelt werden, welches für die Anstalt selbst einen bleibenden Werth hätte. Hierdurch würde es ferner auch beim Wechsel des wissenschaftlichen Personals vermieden werden, daß wichtige Fundplätze in Vergessenheit gerathen, und erreicht, daß der Betrieb der Anstalt in einer ungestörten und gleichmäßigen Weise fortgeführt werden kann.

Speciell regelmäßig durchgeführte Aufzeichnungen über das Auftreten der planktonischen Formen würden werthvoll für die Lösung mancher Fragen betreffend die Verbreitungsursachen jener Formen sein. Hierbei sind natürlich auch die Witterungsverhältnisse in Berücksichtigung zu ziehen, und zu diesem Zwecke werden die von der k. k. meteorologischen Station in Triest herausgegebenen Wetterberichte gesammelt und der Bibliothek einverleibt. Eine Frage würde hierbei noch besonders zu studiren sein, nämlich die Strömungen im Golfe von Triest und in der Adria überhaupt, denn dieselben haben zweifellos eine große Bedeutung für die Verbreitung der Plankthiere und Pflanzen, wengleich die Wirkung der Strömungen vielleicht von Manchem überschätzt wird.

Dringend wünschenswerth scheint es daher mit Rücksicht auf die berührten Fragen zu sein, nicht bloß den Golf von Triest, sondern auch die übrigen Theile der Adria in den Bereich des Studiums zu ziehen und mit Rücksicht darauf jährlich wenigstens einmal eine Sammel- und Forschungsreise nach Dalmatien zu unternehmen.

Auch wird es nothwendig sein, rege Beziehungen zur Fischereibevölkerung und zum Fischmarkt zu pflegen, denn nur auf diese Weise wird es möglich sein, manches wünschenswerthe und werthvolle Untersuchungsmaterial zu erhalten. Auch sollte es ferner angestrebt werden, an einigen günstigen Punkten Istriens, besonders aber in Dalmatien mit Fischern in Verbindung zu treten, um auf diese Weise besondere Formen, welche der nördlichen Adria fehlen,

immer leicht und zuverlässig für die Zoologische Station zu beschaffen.

Eine recht wünschenswerthe Einrichtung erscheint uns endlich ein zweckmäßig ausgestattetes Reiselaboratorium, welches in der Zoologischen Station für den Fall bereit stünde, wenn das Bedürfnis vorliegen sollte, an einem südlicheren Punkt der Adria Untersuchungen anzustellen. Ein solches Reiselaboratorium ließe sich leicht und ohne große Kosten per Schiff an den gewünschten Ort befördern. Und dann könnte eventuell jener Fischer, welcher Lieferant der Anstalt ist, auch als Hilfskraft in Verwendung kommen. Diese Lieferanten müssten natürlich vorher eine gewisse Schulung in der Fischereimethodik und in der Kenntnis der Thierformen erhalten.

Allerdings liegen gerade in Bezug auf die Fischereibevölkerung schwierige Verhältnisse vor, da die Leute indolent, unzuverlässig und in ihren Forderungen meist sehr unbescheiden sind. Genügende Geldmittel, welche für den Thierankauf verwendet werden können, würden es hauptsächlich ermöglichen, das Interesse der Fischer für die Zoologische Station rege zu erhalten.

Es ist ferner beabsichtigt, eine möglichst vollständige Typensammlung der Adria fauna zusammenzustellen. Zu diesem Zwecke sollen die gesammelten und sorgfältig bestimmten Thiere in ein oder mehreren Exemplaren museumsmäßig montirt zur Aufstellung kommen, während gleichzeitig immer eine Anzahl derselben Species in einer solchen Weise aufgehoben werden sollen, daß sie jeder Zeit als Vergleichs- resp. Typenobjecte in leichter Weise zugänglich sind. Vor der Hand wurde das reichlich vorgefundene Material von conservirten Thieren gesichtet und aufgestellt, und nach und nach wird Ersatz geschaffen und sollen Ergänzungen vorgenommen werden.

Unter den jährlichen Besuchern der Zoologischen Station in Triest sind immer in größerer Anzahl Studirende der Naturwissenschaften, also zukünftige Mittelschullehrkräfte vertreten, welche die Anstalt aufsuchen, um sich im Allgemeinen über die Meeresfauna zu orientiren. Bei der Fülle des Materials ist es natürlich für den Anfänger sehr schwer, eine richtige Auswahl des Wichtigen zu treffen, und ferner ist der Aufenthalt meist nur kurz bemessen und erstreckt sich gewöhnlich auf 4 Wochen. In Folge dessen erscheint es nicht nur wünschenswerth, sondern direct nothwendig, daß dem Anfänger eine Hilfe und Anleitung zu Theil wird. Um nun den Aufenthalt am Meere für den Studirenden möglichst fruchtbringend zu gestalten, ist die Abhaltung von Lehrkursen auf Grund eines festen Programmes während der Osterferien und im September geplant. Und zwar sollen hierbei die wichtigen Typen, die die Triester Fauna bietet,

zootomisch und mikroskopisch so weit eingehend durchgenommen werden, als dies zur Erklärung und Auffassung des Typus nothwendig ist. Andere Formen werden nach der Richtung hin berücksichtigt werden, als sie interessante oder besondere Eigenthümlichkeiten besitzen.

Den Planktonformen wird natürlich hierbei besondere Aufmerksamkeit zugewendet, und weiter werden die Vorgänge der Befruchtung und Entwicklung des Eies an geeigneten Objecten demonstrirt. Daneben soll jede Gelegenheit benutzt werden, die Formenkenntnis des Anfängers zu bereichern, und zwar dadurch, daß die in den Stationsaquarien befindlichen Thiere beobachtet und erklärt, daß Formen zur Bestimmung übergeben werden, und daß endlich dem Anfänger es ermöglicht wird, sich an den Fischereifahrten zu betheiligen. Hierbei kann er nicht nur die Fangmethoden und Lebensweise der Meeresthiere kennen lernen, sondern er wird auch eine größere Werthschätzung für das Untersuchungsmaterial selbst erlangen, wenn er sieht, wie mühevoll oft die Erbeutung der Objecte und wie abhängig die Beschaffung derselben von allerlei Nebenumständen ist. Die modernen Conservierungsmethoden dürfen bei alledem natürlich auch nicht unberücksichtigt bleiben.

Diese Lehrurse sollen aber durchaus nicht den Charakter von Drillcursen annehmen, sondern sie sollen möglichst auf eigener Beobachtung basiren, und dies wird dadurch möglich, daß der Student in den meisten Fällen schon eine genügende Vorbildung und ein ausreichendes Wissen von der Universität mitbringt.

Worauf wir eben das Hauptgewicht legen möchten, ist, daß dem Anfänger Gelegenheit geboten wird, die Meeresfauna zur Bereicherung und Befestigung seiner Kenntnisse im Sinne einer allgemeinen und gründlichen Durchbildung auf dem Gebiete der Zoologie auszunutzen.

In der eben angedeuteten Weise wurde bereits im September 1898, zu Ostern und im September 1899 und in der gegenwärtigen Besuchsperiode den Anfängern an die Hand gegangen.

Eine wichtige, zugleich aber auch schwierige Aufgabe der Zoologischen Station in Triest besteht in dem Versandt von lebendem und todttem Untersuchungsmaterial an die zoologischen, botanischen und medicinischen Hochschulinstitute unserer Monarchie.

Wie rege jetzt die Inanspruchnahme der Zoologischen Station in dieser Beziehung ist, ergibt sich daraus, daß im Jahre 1899 nahezu 150 solcher Seethiersendungen effectuirt wurden. Nachdem nun die Anstalt mit zweckdienlichen Aquariumseinrichtungen versehen worden ist, wodurch es ermöglicht wird, die Seethiere für das Leben im Aquarium zu acclimatisiren und in Vorrath zu halten, ist zu

erwarten, daß hierdurch der Thierversandt eine wesentliche Förderung erfahren wird. Eine specielle Aufgabe wird es nun sein, die Transporteinrichtungen zweckdienlich zu gestalten und zu verbessern. Speciell ein einfacher und sicherer Verschuß der Versandtgefäße und eine automatische Durchlüftung während des Transportes wären anzustreben.

In den Bereich unseres Aufgabenkreises gehört es endlich auch, Fragen der praktischen Fischerei zu fördern, so weit dies von Seite der Wissenschaft möglich ist. Es wird sich in diesem Falle wohl hauptsächlich um das Studium der Biologie und die Feststellung der Nahrung und die Lebensgeschichte der Parasiten der Nutzthiere der Adria handeln.

Es ist nun zu hoffen, daß von jetzt ab die Anstalt in der Lage sein wird, auch diesen Aufgaben ihre volle Aufmerksamkeit zuwenden zu können.

Wenn nun mit der Neuausgestaltung der Zoologischen Station in Triest thatsächlich ein erfreulicher Schritt nach vorwärts gemacht erscheint, so harren doch noch so manche wichtige Desiderata ihrer Erfüllung, denn in dem Institute war so zu sagen Alles zu machen, und daß dies mit der relativ kleinen Summe von kaum 13000 fl., welche für diesen Zweck zur Verfügung standen, nicht möglich sein konnte, ist wohl einleuchtend. Man kann sagen, daß jetzt die nothwendige Grundlage für den Weiterausbau unserer Anstalt gelegt wurde, aber ein Stillstand auf dem eingeschlagenen Wege würde einem Rückschritte gleich kommen.

Discussion :

Herr Prof. HATSCHKEK erinnert an die vor 25 Jahren erfolgte Gründung der Station, an welcher Herr Geheimrath SCHULZE den wesentlichsten Antheil genommen hat. In den letzten Jahren hat sich die Nothwendigkeit einer weiteren zeitgemäßen Ausgestaltung der Station und Reform ihrer Leitung herausgestellt, durch welche nun die zweite Epoche in dem Leben dieser Anstalt eingeleitet wird. Angesichts der neuen erweiterten Mittel und der neuen angestrebten Ziele werden wir in Erinnerung behalten, daß wir auf den von SCHULZE geschaffenen Fundamenten weiterbauen.

Hieran anschließend sprach Dr. HERMES (Berlin):

Über die Zoologische Station des Berliner Aquariums zu Rovigno.

Für die Wahl dieses Ortes sei der Umstand maßgebend gewesen, daß hier die Wasserverhältnisse des Meeres geradezu ideale genannt werden könnten und die Nähe der Eisenbahnstation für die Versendung der lebenden Seethiere von größtem Werthe sei.

Ähnlich günstige Verhältnisse finde man weder in Triest, noch in Pola und Fiume. Weiter südlich gelegene Orte hätten mit Rücksicht auf die fehlenden Bahnverbindungen nicht in Betracht gezogen werden können.

Dazu komme, daß die Fauna des Meeres gerade in der Gegend von Rovigno besonders reichhaltig sei.

In dem vor der Station vorhandenen Sande seien bis jetzt von SCHAUDINN 153 Arten Foraminiferen entdeckt, CAMILLO SCHNEIDER habe 47 Arten Hydroidpolypen festgestellt, und daß Synascidien in vielen Arten und großen Massen vorhanden seien, hätten DRASCHE'S Publicationen erwiesen.

Dasselbe gelte bezüglich der Spongien, welche WELTNER bearbeite. Es fehle auch nicht an zahlreichen Vertretern der Anthozoen, Acalephen, Ctenophoren, Echinodermen, Würmer, Bryozoen, Crustaceen, Mullusken und Fische.

Besonders erwähnenswerth erscheine ihm der Umstand, daß Eier von *Seyllium catulus (stellare)* meist in allen Stadien der Entwicklung vorhanden seien, da von ca. 100 dieser Fische fast täglich Eier abgelegt werden.

Die Einrichtungen der Station seien seiner Ansicht nach praktisch und würden von Allen gelobt, welche in Rovigno gearbeitet hätten. Der Erweiterungsbau, welcher in etwa 2 Monaten beendet sein werde, bringe weitere Verbesserungen. Die Arbeitszimmer werden mit Süß- und Seewasserleitung und mit Acetylenbeleuchtung versehen werden. Auch werden die Herren Gelehrten in der Station selbst wohnen und Verpflegung erhalten können. Schließlich forderte Redner zu zahlreicher Betheiligung an der Fahrt nach Rovigno auf und lud in launiger Weise Namens der Gesellschaft Berliner Aquarium alle Theilnehmer zu einem Mittagessen in Rovigno ein.

Wahl des nächsten Versammlungsortes.

Der Vorsitzende theilte mit, der Vorstand habe beschlossen, es der Jahresversammlung anheimzustellen, ob im nächsten Jahre, wo

im Herbst zu Berlin der 5. Internationale Zoologen-Congreß tagen werde, auch eine Jahresversammlung unserer Gesellschaft abgehalten werden solle oder nicht.

In der Discussion, an der sich die Herren HERTWIG, v. MARENZELLER, GROBBEN, LÜHE und der Vorsitzende beteiligten, wurde der Vorschlag gemacht, die Versammlung nicht ganz ausfallen zu lassen, sondern im Anschluß an den Internationalen Congress eine Versammlung anzuberaumen, in welcher nur die geschäftlichen Angelegenheiten zu erledigen seien. Dieser Vorschlag wurde einstimmig angenommen.

Bericht des Generalredacteurs des »Tierreich«
Herrn Prof. F. E. SCHULZE.

In meinem letzten Berichte mußte ich Ihnen den Tod eines verdienten Mitarbeiters, des Herrn Provinzialschulrathes Prof. P. KRAMER mittheilen. Heute haben wir den Verlust auch jenes Mannes zu betrauern, welcher mit Herrn KRAMER zusammen in der 7. Lieferung unseres Werkes die Demodiciden und Sarcoptiden bearbeitet hatte, des rühmlich bekannten italienischen Zoologen Prof. GIOVANNI CANESTRINI in Padua, welcher uns am 14. Februar dieses Jahres durch den Tod entrissen ist.

Zurückgetreten von der Mitarbeit am Tierreich ist Herr Pastor KONOW.

Zu unserem lebhaften Bedauern hat Herr Geh. Hofrath Prof. BÜTSCHLI die Redaction der Protozoen niedergelegt. An seine Stelle ist Herr Prof. RICHARD HERTWIG getreten. Herr Schulrath Prof. J. MICK in Wien wünscht die Redaction der Dipteren aufzugeben. Die Verhandlungen in Betreff seines Nachfolgers sind noch nicht zum Abschluß gelangt.

Als neue Mitarbeiter sind gewonnen für die Brachyuren Herr Dr. DOFLEIN in München und für die Phalanginen Herr Dr. C. LOMAN in Amsterdam.

Im Juni des vorigen Jahres 1899 ist eine vierte Liste der im Tierreich angewandten Litteraturkürzungen gedruckt und an alle Betheiligten versandt.

Einer redactionellen Prüfung und formalen Revision sind Theile von folgenden noch nicht vollständig eingelierten Bearbeitungen unterzogen:

- 1) der Kalkschwämme von BREITFUSS,
- 2) der zweiten Abtheilung der Copepoden von GIESBRECHT u. SCHMEIL,
- 3) der zweiten Abtheilung der Decapoden von ORTMANN,
- 4) der ersten Abtheilung der Formiciden von EMERY,
- 5) der Pneumonopomen von KOBELT,
- 6) der Rodentia von TROUESSART,
- 7) der reticulosen Rhizopoden von RHUMBLER,
- 8) der ersten Abtheilung der Apiden von FRIESE.

In Vorbereitung für den Druck befinden sich die schon fertig vorliegenden Manuscripte:

- 1) der Hydrachniden und Halacariden von PIERSIG und LOHMANN,
- 2) der Nemertinen von BÜRGER,
- 3) des ersten Theiles der Amphipoden von STEBBING,
- 4) der Palpigraden und Solifugen von KRAEPELIN,
- 5) der Libytheiden von PAGENSTECHER.

Im Druck befinden sich:

die Oligochaeten von MICHAELSEN in Hamburg und die Forficuliden und Hemimeriden von A. de BORMANS in Turin und H. KRAUSS in Tübingen.

Zur Herausgabe gelangt ist die mit Abbildungen besonders reich ausgestattete fünfte Lieferung unseres Werkes, welche die in französischer Sprache von ALFONSE LABBÉ in Paris bearbeiteten Sporozoen enthält, sowie die neunte Lieferung mit den Trochiliden von ERNST HARTERT in Tring bei London.

Gewiß werden manche von Ihnen, meine geehrten Herren, meine Empfindung theilen, daß, so erfreulich sich auch sonst die bisherige (sagen wir) Embryonalentwicklung unseres großen, von allen Seiten mit freudiger Anerkennung begrüßten Unternehmens gestaltet hat, doch ein schnelleres Tempo im Erscheinen der Lieferungen wünschenswerth wäre, ja geradezu nothwendig ist, falls überhaupt das ganze Werk in absehbarer Zeit zur Vollendung gebracht werden soll.

Sie können sich wohl denken, daß ich mich ernstlich bemüht habe, die Ursachen des allzu langsamen Fortschreitens unseres Werkes festzustellen und womöglich Abhilfe zu schaffen.

Ich freue mich, constatiren zu können, daß das Hindernis nicht in dem Mangel an tüchtigen und fleißigen Mitarbeitern besteht, denn, wie Sie eben gehört haben, liegen gerade jetzt nicht weniger als 5 zum Theil recht umfangreiche Manuscripte, der Revision oder Superrevision harrend, vor; und eine noch bedeutend größere Zahl anderer, theilweise recht umfangreicher Bearbeitungen sind dem Ab-

schluß nahe oder stehen doch in ganz sicherer Aussicht. Auch ist der Grund der Verzögerung nicht etwa in zu geringer Leistungsfähigkeit der Druckerei oder in der Schwerfälligkeit des Verlagsgeschäftes zu suchen. Ebenso wenig liegt es daran, daß uns die erforderlichen Mittel fehlen, um passende Revisoren zu honoriren; dazu reicht ja einstweilen glücklicher Weise die uns von der Kgl. Preußischen Academie erst kürzlich bewilligte große Geldsumme vollständig aus.

Was uns fehlt, ist ein auf Lebensdauer, mit festem Gehalte und mit Pensionsberechtigung anzustellender Beamter, ein tüchtiger und zuverlässiger, allseitig ausgebildeter wissenschaftlicher Zoologe, welcher als Superrevisor, Secretär und Bureauchef dem überlasteten Generalredacteur hilfreich zur Seite stehen, ihm einen großen Theil der Geschäfte abnehmen und prompt erledigen kann. Derselbe muß sich ganz und für immer diesen keineswegs leichten und nicht Jedem angenehmen, oft recht anstrengenden Arbeiten zu widmen bereit sein und sich auch vollständig seinen mannigfachen Aufgaben widmen, ja, sich ganz in dieselben vertiefen können. Ihm wird nach Anweisung des Generalredacteurs die genaue Instruction und stete Controlle der verschiedenen Revisoren, die nach einheitlichen Principien durchzuführende Regelung der Nomenclatur, der Terminologie und zahlloser Einzelfragen zufallen, welche sämmtlich für das ganze große Werk nach bestimmten, oft erst durch die Erfahrung selbst auszubildenden Normen sofort und präzise entschieden werden müssen. Er hat die letzte Correctur zu lesen, alle Abbildungen sorgfältig zu prüfen und deren Herrichtung für die Zincographie zu übernehmen. Er wird endlich einen großen Theil der schon jetzt recht ausgedehnten, aber noch täglich wachsenden Correspondenz mit den verschiedenen Bearbeitern, Redacteurs, Revisoren, mit der Druckerei und dem Verleger zu führen haben.

Vielleicht werden Sie fragen, warum denn alle diese Arbeiten ausschließlich und allein von der Generalredaction geleistet werden sollen, während doch viele derselben ebenso gut den einzelnen Bearbeitern, resp. den betreffenden Redacteurs überlassen bleiben könnten, wie es bei den meisten anderen derartigen Sammelwerken in der That geschieht.

Ja, meine geehrten Herren, falls es sich um ein Werk handelte, in welchem es wesentlich nur auf den sachlichen Gehalt ankommt, die formale Behandlung dagegen nur eine untergeordnete Rolle spielt, würde allerdings die Generalredaction weniger Mühe haben. Da es jedoch unser Wunsch und unsere feste Absicht ist, ein systematisches Fundamentalwerk von dauerndem Werthe und von einheit-

lichem Charakter herzustellen, auf welches sich unsere und spätere Generationen verlassen können, so ist hier in allen, auch scheinbar untergeordneten und unwesentlichen Dingen die größte Sorgfalt geboten und die denkbar schärfste Controlle besonders in formaler Hinsicht durchaus erforderlich.

Diese Controlle muß aber in einheitlichem Sinne und von einer einzigen Centralstelle aus, mit Aufwendung aller nur irgend erreichbaren Hilfsmittel geschehen, wie letztere den Autoren selbst gewöhnlich nicht genügend zur Hand sind. Durch unsere rigoröse Prüfung der Litteratur-Citate, die ja bekanntlich oft genug ein Autor von dem anderen unbesehen und uncontrolirt übernimmt, durch die strenge Handhabung unserer Nomenclaturgesetze und die peinlich genaue Durchführung einer gleichartigen Terminologie innerhalb ein und derselben systematischen Gruppe, ja selbst durch die übereinstimmende Anwendung der einmal eingeführten Zeichen und Druckverfahren fühlt sich nun freilich mancher tüchtige und in seiner engeren Arbeitsphäre als Autorität anerkannte Mitarbeiter verletzt. Er denkt und spricht es auch wohl geradezu aus, er sei doch kein Schuljunge, dem das Heft vom gestrengen Herrn Lehrer bis auf das Tüpfelchen rücksichtslos durchcorrigirt oder sogar seiner Meinung nach verballhornisirt werden dürfe. Glücklicher Weise kann ich zum Ruhme unserer bisher beteiligten Autoren berichten, daß ein solcher, ja nur allzu begreifliche Unmuth, falls er überhaupt entstand, bald nach dem Beginne unserer gemeinschaftlichen Arbeit, fast stets verflogen war, sobald der Betreffende erst einmal erkannt hatte, daß es uns ganz und gar nicht um Rechthaberei oder gar Nörgelei zu thun ist, sondern nur um die möglichst zweckmäßige und einheitliche Gestaltung des ganzen Werkes. Oft haben wir sogar da bald freundliche Anerkennung und Dank geerntet, wo wir anfangs auf Widerstand stießen. Sie können mir aber glauben, daß die diplomatischen Verhandlungen in dieser Beziehung, besonders zu Anfang, oft einen recht schwierigen und selbst gelegentlich unfruchtbaren Charakter gehabt haben.

Nach dem Gesagten werden Sie, meine geehrten Herren, gewiß einsehen, daß ich diese zahlreichen und zeitraubenden Geschäfte unmöglich selbst ausführen kann, um so weniger, als sonst schon dafür gesorgt ist, daß ich Beschäftigung habe. Selbstverständlich hätte ich auch bisher ohne eine derartige Hilfe, wie ich sie jetzt als eine ständige verlangen muß, nicht auskommen können. Sie wissen es ja, und ich habe es in meinen jährlichen Berichten wiederholt hervorgehoben, welche wichtige, geradezu unentbehrliche Unterstützung ich bisher durch den Custos des Berliner Zoologischen Instituts, Herrn Dr. CZESCHKA VON MÄHRENTHAL erfahren habe und noch genieße. Vielen von Ihnen,

meine Herren, ist er ja persönlich gut bekannt und dann gewiß in lieber Erinnerung. Ich bedaure sehr, daß er mich nicht jetzt von Berlin nach Graz hat begleiten können, wie er mich einst, vor jetzt 16 Jahren, von Graz nach Berlin als Assistent begleitet hat. Gewiß würde Niemand für das in Aussicht genommene Amt geeigneter und mir willkommener sein, als gerade Herr Dr. VON MÄHRENTHAL. Aber er hat sein Amt als Institutscustos und möchte dieses nicht aufgeben, wie ich ihn denn auch in dieser Stellung nicht entbehren möchte.

In keinem Falle kann aber das jetzt bestehende Verhältnis länger andauern. Denn die Ansprüche an den Custos des Berliner Zoologischen Instituts sind an sich bedeutend, sie lassen sich auf die Dauer keineswegs zurückschieben und mit der vollen Hingabe, welche das Tierreich verlangt, vereinen. Da es nun aber doch andererseits wieder sehr wünschenswerth erscheint, daß der für die Arbeiten am Tierreich anzustellende Beamte fortwährend in meiner Nähe sich befindet, und da die großen Vortheile, welche gerade das Berliner Zoologische Institut für die betreffenden Arbeiten gewährt, evident sind, so bin ich auf die Idee gekommen, beim Ministerium die etatsmäßige Anstellung eines zweiten Custos am Zoologischen Institute, ausschließlich im Interesse des Tierreichs, zu beantragen. Die Möglichkeit einer solchen Staatseinrichtung knüpft sich nun allerdings an die Forderung, daß das ganze Unternehmen nicht ausschließlich von einer Privatgesellschaft abhängig bleibt, sondern einer Staatsanstalt, nämlich der Berliner Academie der Wissenschaften, unterstellt oder wenigstens mit-unterstellt sei. Die Herausgabe des »Tierreich« müßte eben fortan durch die Deutsche Zoologische Gesellschaft und die Berliner Academie gemeinsam erfolgen, und der jeder Lieferung des Werkes aufzudruckende Titel würde dem entsprechend zu lauten haben: »Das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der recenten Thierformen. Herausgegeben in Verbindung mit der Deutschen Zoologischen Gesellschaft von der Kgl. Preußischen Academie der Wissenschaften in Berlin.«

Eine solche Verbindung beider Körperschaften zu gemeinsamer Arbeit, wie sie ja ähnlich schon bei anderen großen litterarischen Unternehmungen besteht, würde für unser Tierreich auch den großen Vortheil der sicheren Aussicht auf dauernde Unterstützung mit bedeutenden Mitteln haben. Nachdem ich diese Ideen nun zunächst dem Vorstande unserer Gesellschaft vorgetragen und freudige Zustimmung gefunden hatte, kam es darauf an, auch die Berliner Academie für meine Intentionen zu gewinnen. Ich freue mich, berichten zu können, daß ich auch dort vollem Verständnis und dem regsten Interesse für meinen Vorschlag begegnet bin.

Ich hoffe, meine geehrten Herren, daß Sie dieser Vorlage, welche dem großen Unternehmen eine freie und gedeihliche Weiterentwicklung sichern wird, welche von allen direct beteiligten Factoren nach reiflicher Überlegung als die glücklichste Lösung einer schwierigen Frage anerkannt, auch von dem Vorstande der Deutschen Zoologischen Gesellschaft eingehend geprüft und durchaus gebilligt ist, Ihre Zustimmung nicht versagen werden.

Zur Honorirung von Revisoren und zur Herstellung von Abbildungen wurden aus der Subvention der Berliner Academie in diesem Rechnungsjahre verbraucht 4340 *M* 75 *℔*.

Aus dem mir von der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zur Disposition gestellten Fonds wurden verausgabt:

1) für den Druck des fünften Berichtes des General-		
	redacteurs	17 <i>M</i> 50 <i>℔</i>
2) für Extrasatzcorrecturen und Umzeichnen einiger		
	Figuren	197 „ — „
3) für 73 Exemplare der »Regeln für die wissen-		
	schaftliche Benennung der Thiere«	26 „ 05 „
4) für Bureaubedürfnisse und Postgebühren		67 „ 86 „
	Zusammen	308 <i>M</i> 41 <i>℔</i>

Ich bitte, die Abrechnung zu prüfen und für das nächste Vereinsjahr zu den Ausgaben der Generalredaction 500 *M* zu bewilligen.

Nach einer Discussion, an der die Herren v. GRAFF, EHLERS, v. MARENZELLER und der Generalredacteur sich beteiligten, wurde der Antrag, das »Tierreich« zukünftig gemeinschaftlich mit der Kgl. preußischen Academie der Wissenschaften herauszugeben, einstimmig angenommen, ebenso der Antrag des Generalredacteurs, ihm aus der Gesellschaftscasse für das nächste Jahr 500 *M* zu bewilligen. Zu Revisoren der Rechnung wurden die Herren Prof. HERTWIG und Prof. KORSCHULT gewählt.

Die Herren Dr. STEINDACHNER und Prof. ZELINKA berichteten, daß sie die Rechnung des Schriftführers geprüft und richtig befunden hätten. Darauf wurde diesem Entlastung beschlossen.

Referat des Herrn Prof. K. HEIDER (Innsbruck):

Das Determinationsproblem.

WILHELM ROUX, nächst PFLÜGER der Begründer der Wissenschaft der Entwicklungsphysiologie, bezeichnet in seiner berühmten »Einleitung« als eine der ersten in Angriff zu nehmenden Fragen die nach der Localisation der gestaltenden Ursachen. In innigem Zusammenhange mit derselben steht die Frage nach der Zeit des ersten Auftretens oder Vorhandenseins derselben. Beide Fragen haben zur Aufstellung der Begriffe der Selbstdifferenzirung und der abhängigen Differenzirung geführt.

Wenn in einem Complex anscheinend völlig gleichartiger Elemente eine Zelle oder eine Gruppe von Zellen einen anderen Charakter gewinnt, wodurch sie sich als Anlage einer bestimmten Bildung zu erkennen giebt — welchen Proceß wir im Allgemeinen als Differenzirung bezeichnen —, so stehen wir vor der Frage, durch welche Ursachen dieser Zelle oder Zellengruppe ein Stempel aufgedrückt wird, durch den sie für ihr späteres Schicksal im Entwicklungsgange bestimmt oder determinirt erscheint.

Es liegen hier zwei Möglichkeiten vor:

1. Die betreffende Zelle oder Zellengruppe ist ursprünglich den übrigen des gesammten Complexes, den wir ins Auge gefasst haben, nach ihrem Bau und ihren Fähigkeiten vollkommen gleich. Dann werden die Zellen des Complexes unter einander vertauscht werden können. Man könnte dann an die Stelle der betreffenden Zelle oder des Zellencomplexes ohne Störung des Entwicklungsverlaufes andere der gleichen Art setzen. In diesem Falle können die Ursachen für die differente Entwicklung der betr. Zelle oder des Zellencomplexes nicht in diesen selbst gelegen sein, sondern wir müssen annehmen, daß es Einwirkungen von außen sind, durch welche ihnen ein bestimmter Charakter zuertheilt wird. Die Differenzirung ist dann abhängige Differenzirung, und es wird dann die Lage der betreffenden Zelle in dem Gesamtcomplex über ihr späteres Schicksal entscheiden.

2. Im anderen Falle kann die Möglichkeit vorliegen, daß die Ursachen der Differenzirung in der betreffenden Zelle oder Zellen-

gruppe selbst gelegen sind. Die weitere Entwicklung derselben beruht dann im Wesentlichen auf Selbstdifferenzirung. Wir müssen in diesem Falle den betr. Elementen von Anfang an eine besondere Beschaffenheit zuschreiben, durch welche sie für ihr späteres Schicksal determinirt erscheinen. Wir können diese Beschaffenheit mit dem ganz allgemein gehaltenen oder gedachten Ausdruck »Structur« bezeichnen — gleichviel ob wir uns unter derselben nur die Anwesenheit bestimmter Stoffe oder irgend welche complicirtere Verhältnisse des Baues vorstellen wollen. Im Falle der Selbstdifferenzirung beruht sonach das spätere Schicksal der Zellen auf besonderen Structureigenthümlichkeiten derselben. Von einer Vertauschbarkeit der Zellen des Gesamtcomplexes kann in diesem Falle nicht die Rede sein, denn die Elemente unserer Anlage sind ja bereits different, wie sehr sie auch den übrigen für die äußerliche Betrachtung gleich erscheinen mögen. Die Frage nach den Ursachen der Differenzirung erscheint in diesem Falle nur zeitlich in ein früheres Stadium der Ontogenese zurückverlegt. Die betreffenden Structureigenthümlichkeiten können von den Vorfahren der betreffenden Zelle in der Ontogenese erworben worden sein, oder sie können vielleicht schon in der Eizelle gegeben gewesen sein und von derselben auf ihre Abkömmlinge vererbt worden sein. Wenn wir in diesem Falle für verschiedene Organe des Embryos bereits in der Eizelle gesonderte Structures annehmen, so werden wir zu dem HIS'schen Princip der organbildenden Keimbezirke, welches vielleicht im Sinne der Annahmen von WEISMANN und ROUX durch die Vorstellung organbildender Kernbezirke zu ersetzen wäre, geführt. Die Entwicklung der betreffenden Bildungen vollzieht sich dann unabhängig von den übrigen Theilen des Embryos, sie ist im Wesentlichen Mosaikarbeit.

Man hat für die Begriffe der Selbstdifferenzirung und der abhängigen Differenzirung vielfach die von den Theoretikern des 18. Jahrhunderts eingeführten Bezeichnungen der Evolution oder Präformation einerseits und der Epigenesis andererseits in Anwendung gebracht. Allerdings hat WHITMAN¹ in überzeugender Weise nachgewiesen, daß wir diesen Terminis jetzt einen wesentlich anderen Inhalt geben als die Forscher des 18. Jahrhunderts.

¹ WHITMAN, C. O., Evolution and Epigenesis. in: Biological Lectures delivered at Wood's Holl 1894. (Boston 1895.)

Specielle Litteraturnachweise sollen hier nur gegeben werden, wenn das betreffende Citat in der Zusammenstellung, welche DRIESCH in seinem Referate: Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Thiere in: MERKEL-BONNET's Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte V. 8, 1898, (Wiesbaden 1899) gegeben hat, nicht aufgenommen erscheint.

Die strengsten Evolutionisten unserer Tage operiren mit Voraussetzungen, welche von den Forschern des 18. Jahrhunderts der Epigenesis zugerechnet worden wären, während andererseits die Theorien unserer Epigenetiker einen starken evolutionistischen Einschlag aufweisen. Hat doch selbst HAACKE, der sich als reinen Epigenetiker fühlt, in seinen Gemmarien Structuren erdacht, aus deren typischer Zusammensetzung die wesentlichen Eigenschaften der Species resultiren. Die Begriffe haben für uns ihre ursprüngliche Schroffheit verloren.

Wenn bereits im Ei mehrere oder zahlreiche, mosaikartig angeordnete Theilchen als Anlagen bestimmter Bildungen gegeben sind, welche sich, unabhängig von einander, auf dem Wege der Selbstdifferenzirung weiter entwickeln, dann werden wir von einer Präformation der Organe im Eie sprechen können und wird die Entwicklung eine Evolution im Sinne der älteren Autoren sein. Die Determinirung der Zellen für ein bestimmtes Schicksal ist dann — wie wir oben sagten — durch ihre von der Eizelle vererbte Structur gegeben. Wenn es sich dagegen um abhängige Differenzirung handelt, wobei correlative Beziehungen oder Wechselwirkungen der Theile des Embryos auf einander in Frage kommen und ein gewisser räthselhafter Einfluß, den das Ganze auf seine Theile ausübt, anzunehmen ist, dann erscheint uns die Entwicklung als wahre Epigenesis oder Neubildung von Mannigfaltigkeit, da in diesem Falle die Determinirung der Zellen für ein bestimmtes Schicksal erst dann erfolgen kann, wenn durch das vorhergehende Entwicklungsgeschehen die Bedingungen für das Inkrafttreten der correlativen Wirkungen gesetzt worden sind.

So werthvoll es ist, die Begriffe der Selbstdifferenzirung und der abhängigen Differenzirung aus einander zu halten, so werden wir doch nicht vergessen dürfen, daß diese beiden Formen in der Natur niemals ganz rein vorkommen. Alle Organe, welche der Selbstdifferenzirung unterliegen, sind ja mindestens hinsichtlich ihrer allgemeinen Entwicklungsbedingungen (Nahrungszufuhr, Respiration, Bedingungen der räumlichen Ausdehnung u. s. w.) von Verhältnissen abhängig, die außer ihnen gelegen sind. Andererseits muss es bezüglich der Annahme abhängiger Differenzirung als fraglich erscheinen, ob ein vollkommen äquivalentes Zellmaterial überhaupt jemals vorkommt. Wenngleich die Zellen eines Complexes vollkommen unter einander vertauschbar sein mögen, so werden wir doch mit individuellen Verschiedenheiten derselben zu rechnen haben. Mit Recht hat daher Roux die dritte Kategorie der Differentiatio mixta, der gemischten Differenzirung begründet und es als unsere Aufgabe bezeichnet, in

jedem einzelnen Falle festzustellen, in Bezug auf welche Verhältnisse die Entwicklung eines Theiles als Selbstdifferenzirung oder als abhängige Differenzirung zu bezeichnen ist.

Dieser letzteren Form, der gemischten Differenzirung, scheint die weiteste Verbreitung zuzukommen, so daß uns die Begriffe der Evolution und Epigenesis, sobald wir sie auf ein bestimmtes Object anzuwenden im Begriffe stehen, unter den Händen entschwinden. Dieser Umstand hat nicht wenig zu den Controversen der letzten Jahre beigetragen. Es ist ein Leidwesen der Wissenschaft der Entwicklungsphysiologie, daß die Natur eine principielle Entscheidung nach der einen oder anderen der oben aufgestellten Alternativen verweigert hat. Mit fast proteischer Gewandtheit entzieht sie sich diesen Fragen, sobald wir es versuchen, ihr »mit Hebeln und mit Schrauben« eine Antwort abzuwingen. Wie mannigfaltig und verwirrend sich auch unserem Auge das Bild der Forschung auf diesem Gebiete darstellt, mannigfaltig, weil die Resultate der Experimente vielfach schwankend, nicht unbestritten und nicht übereinstimmend sind und weil sie häufig schwer zu deuten erscheinen, so kann man es doch jetzt schon als Hauptresultat aussprechen, daß es nicht zulässig ist in der Frage: »Präformation oder Epigenesis« eine generelle Entscheidung treffen zu wollen, etwa in dem Sinne: »Die Ontogenese kann nur durch Evolution, nicht durch Epigenese erklärt werden« (WEISMANN)², oder »die Entwicklung eines Geschöpfes ist daher nimmermehr eine Mosaikarbeit, vielmehr entwickeln sich alle einzelnen Theile stets in Beziehung zu einander oder die Entwicklung eines Theiles ist stets abhängig von der Entwicklung des Ganzen« (O. HERTWIG³). Für uns stellt sich die Entwicklung als ein Proceß dar, an welchem abhängige Differenzirung und Selbstdifferenzirung in so inniger Weise vermischt vorkommen, daß wir die größte Mühe haben, den Antheil der einen von dem der anderen zu trennen. Wir müssen bei unserem Urtheil für jeden Fall individualisiren. Der Charakter der Ontogenese schwankt von einer Form zur andern, indem bei manchen Formen die erste Entwicklung mehr nach dem Typus der Mosaikarbeit und Selbstdifferenzirung abläuft, während bei anderen die abhängige Differenzirung mehr in den Vordergrund tritt. Ja selbst bei der Ontogenese einer und derselben Form, bei der Entwicklung eines be-

² WEISMANN, Das Keimplasma p. 184. Der Satz lautet: »Wenn man sich dessen erinnert, was in dem Abschnitt über die Architectur des Keimplasmas zur Begründung der Determinantenlehre gesagt wurde, so wird man wohl mit mir die Überzeugung gewinnen, daß die Ontogenese nur durch Evolution, nicht durch Epigenese erklärt werden kann.«

³ O. HERTWIG, Ältere und neuere Entwicklungstheorien. Rede. p. 29.

stimmten Organs tritt abwechselnd der Charakter der Selbstdifferenzirung oder der abhängigen Differenzirung mehr in den Vordergrund. So tragen die ersten Entwicklungsvorgänge der Ctenophoren in hohem Grade das Merkmal der Selbstdifferenzirung, indem für die ungestörte Entwicklung einer Körperhälfte oder eines Quadranten das Vorhandensein der übrigen Theile des Körpers jedenfalls nicht nothwendig ist. Dagegen ist die Ausbreitung des Ectoderms auf der Oberfläche dieser Theile von dem Vorhandensein oder Fehlen der übrigen abhängig. Die Rippen entwickeln sich bei diesen Formen aus acht gesonderten Anlagen im Wesentlichen durch Selbstdifferenzirung. Und doch hat FISCHER nachgewiesen, daß die Richtung des Verlaufes der Rippen von dem Vorhandensein der zugehörigen entodermalen Makromere abhängig ist. Ja wir kennen mehrfache Angaben, welche darauf hindeuten, daß vielfach ein und derselbe ontogenetische Elementarproceß auf dem Wege abhängiger Differenzirung eingeleitet und nach Art der Selbstdifferenzirung weitergeführt wird.

Diesen letzteren Satz, welcher besagt, daß in vielen Fällen die erste Determinirung einer bestimmten Anlage auf abhängiger Differenzirung, die weitere Erhaltung in dem eingeschlagenen Determinationszustand auf Selbstdifferenzirung beruht, möchte ich schon an dieser Stelle als ein bedeutungsvolles Resultat gewisser Versuche von DRIESCH hervorheben. Möglicher Weise kommt diesem Satze eine allgemeinere Bedeutung zu, so daß wir wenigstens nach einer Richtung für das Ineinandergreifen von Epigenesis und Evolution in der Entwicklung eine Regel gefunden hätten.

Ich glaube, daß wir — schärfer als dies bisher vielfach geschehen ist — aus einander zu halten haben: 1) die erste Determinirung eines bestimmten Materials für eine bestimmte Entwicklungsrichtung und 2) die Erhaltung des durch dieselbe veranlassten Determinationszustandes. Es kann z. B. die erste Herstellung einer Anlage — wenn ich diesen Ausdruck gebrauchen darf — von einer außerhalb derselben gelegenen Reizursache ausgelöst werden und in diesem Sinne als abhängige Differenzirung zu bezeichnen sein. Die Zellen der Anlage reagieren auf den gesetzten Reiz durch bestimmte Veränderungen, welche sich erhalten und für die weitere Entwicklung der Anlage maßgebend sind, so daß die letztere uns dann mehr unter dem Bilde der Selbstdifferenzirung entgegentritt. Ich glaube, daß ein Theil der Controversen auf dem vorliegenden Gebiete auf ungenügende Auseinanderhaltung dieser beiden Momente zurückzuführen ist. So sollte z. B. die Medianebene im Froscheie durch bestimmte Structures des Protoplasmakörpers gegeben sein und daher die Ausbildung der Körperhälften auf Selbstdifferenzirung beruhen.

Nach anderen Autoren dagegen sollte es möglich sein, über die Lage der Medianebene sogar noch in späteren Entwicklungsstadien durch äußere Eingriffe, z. B. durch Pressung, zu entscheiden, und daher sollte die bilaterale Symmetrie des Embryos auf abhängige Differenzirung zurückzuführen sein. Die ersteren Autoren hatten die Erhaltung eines bereits gegebenen Determinationszustandes, die letzteren die erste Herstellung desselben ins Auge gefasst.

Wenn wir den Gedanken im Auge behalten, daß Selbstdifferenzirung und abhängige Differenzirung in Wirklichkeit niemals ganz rein vorkommen und daß es sich bei der Einreihung der Entwicklungsprocesse in eine dieser beiden Kategorien meist mehr um die Constatirung von graduellen Unterschieden handelt, so werden wir uns fragen müssen, ob die im Eingange für die beiden Kategorien angeführten Merkmale nicht vielleicht auch in Combination angetroffen werden können. Bei reiner abhängiger Differenzirung sind die Elemente, da sie unter einander ihren Fähigkeiten nach gleichwerthig sind, beliebig vertauschbar; im Falle der reinen Selbstdifferenzirung kann eine derartige Vertauschung nicht statthaben, da das spätere Schicksal der Elemente und ihrer Nachkommen hier ausschließlich auf Structureigenthümlichkeiten derselben beruht. Ist aber nicht der mittlere Fall denkbar, daß Elemente, welche ihrer Structur nach für ein bestimmtes Schicksal differenzirt erscheinen, doch noch vertauscht werden können und in anderer Weise zur Verwendung kommen? Dann würden diese Elemente gewissermaßen facultativ der Selbstdifferenzirung oder der abhängigen Differenzirung unterliegen können, je nach den Bedingungen, denen sie ausgesetzt sind: der Selbstdifferenzirung, so lange die Bedingungen für die normale Entwicklung in Wirksamkeit sind, der abhängigen Differenzirung von dem Momente ab, in welchem eine Störung dieser Bedingungen sich geltend macht. Ich glaube, daß dieser Fall stets dann eintritt, wenn man von Umdifferenzirungsvorgängen⁴ spricht, bei denen ein

⁴ Als Umdifferenzirungen in dem angedeuteten Sinne sind alle jene Processe zu betrachten, bei denen Material eines bestimmten Individuums zu den Zwecken eines anderen neu herzustellenden Individuums verwendet wird. Es liegt diesem Sprachgebrauche die Vorstellung zu Grunde, daß die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Individuum allen Theilen desselben einen gewissen Stempel aufdrückt, der erst entfernt werden muß, wenn diese Theile in den Verband eines anderen Individuums eingehen sollen. DRIESCH faßt den Begriff der Umdifferenzirung auf Grund seiner Lehre von den äquipotentiellen Systemen etwas enger. So soll z. B. die Entstehung eines neuen Köpfchens bei *Tubularia* nach Entfernung des alten nicht auf Umdifferenzirung, sondern auf reiner Aufdifferenzirung beruhen, weil der Stamm von *Tubularia* gewissermaßen noch indifferentes Material repräsentire. Es ist dagegen einzuwenden, daß der Stamm von *Tubularia* sich durch

bereits etablierter Determinationszustand zu Gunsten eines neu inducirten aufgegeben wird, z. B. bei dem Entstehen einer Knospe, bei den Regenerationsvorgängen und jenen, welche DRIESCH als Reparation von der Regeneration abgetrennt hat, bei der Heteromorphose und bei der Umdifferenzirung von Furchungszellen und anderem Keimmaterial. Daher scheint mir Roux im Rechte zu sein, wenn er behauptet, man könne aus der Beobachtung derartiger Umdifferenzirungsprocesse nichts mit Bestimmtheit für die normale Entwicklung erschließen, und beide müssten unter getrennten Gesichtspunkten betrachtet werden, da sie — möglicher Weise — auf ganz verschiedenen Principien beruhen können. Roux statuirt deßhalb die Unterscheidung von normaler oder typischer und indirecter oder atypischer (correlativer) Entwicklung, unter welcher letzterem Namen er jene Formen der Entwicklung, die mit Umdifferenzirungsprocessen eingeleitet werden, zusammenfasst. Im letzteren Falle spielen gestaltende Correlationen eine bedeutende Rolle. Wir bezeichnen alle jene Vorgänge, durch welche ein bestimmt determinirtes System nach gesetzten Störungen auf ein ähnliches, ein normales oder annähernd normales Entwicklungsergebnis ermöglichendes System umgearbeitet wird, als Regulationen oder regulatorische Processe.

Abhängigkeit der Entwicklung des Eies von äußeren Einwirkungen.

In so weit die Entwicklung des Eies im Ganzen in Frage kommt, haben darauf gerichtete Untersuchungen ergeben, daß die wesentlichen, den typischen Gang der Entwicklung bestimmenden Ursachen oder — wie Roux sie bezeichnet — die specifischen Ursachen der Entwicklung im Eie selbst gegeben sind, während äußere Einflüsse, wie Gravitationswirkung, Wärme, Licht und sonstige von außen auf das Ei thätige Einwirkungen nur die Bedeutung allgemeiner, die Entwicklung ermöglichenden Bedingungen, aber nicht die eines nach irgend welcher Richtung bestimmt determinirenden Factors besitzen. »Wie könnte es auch anders sein?« sagt ZUR STRASSEN. »Wie sollte

ganz bestimmte positive, histologische Merkmale (z. B. das Vorhandensein des Perisarc) auszeichnet. Entwicklungsgeschichtlich ist der *Tubularia*-Stamm überhaupt den positiv bestimmten Organen zuzurechnen, denn er wächst aus der Actinula hervor, wie ein Tentakel. Ich bin daher geneigt, auch den Fall der Köpfchen-Regeneration bei *Tubularia* als Umdifferenzirung aufzufassen, und in gleicher Weise betrachte ich die übrigen Umbildungen von äquipotentiellen Systemen nach gesetzten Störungen, wie aus dem unten folgenden Abschnitte über die Bedeutung der Furchung hervorgeht.

es denn geschehen, daß im gleichen Wasser, also unter gleichen äußeren Bedingungen, sich neben einander Hunderte von Keimen entwickeln, jeder zu seiner besonderen Art?«

In diesem Sinne hat sich DARESTE ausgesprochen. Die entgegengesetzten Ansichten von PFLÜGER, welcher bekanntlich — wie auch noch später O. SCHULTZE⁵ — vor Allem der Schwerkraft bestimmte gestaltende Einflüsse zuerkennen wollte, wurden von ROUX durch eigene am Amphibieneie angestellte Versuche widerlegt, wie denn auch ROUX⁶ noch neuerdings an dem von ihm eingenommenen Standpunkt gegenüber den Einwendungen O. SCHULTZE's festhält. Für das Ei der Echiniden und anderer Formen hat DRIESCH nachgewiesen, daß das Licht in der ersten Periode der Entwicklung (der Periode der Organbildung) ohne Einfluß auf die Differenzierungsvorgänge ist. Daß die Schwerkraft auf die Echinodermeneier keinen richtenden Einfluß ausübt, wurde schon von O. HERTWIG betont. Eine Verallgemeinerung der PFLÜGER'schen Ansichten hat seiner Zeit schon METSCHNIKOFF⁷ unter Berufung auf das Beispiel von *Lacinularia socialis* abgelehnt. Gegen die Auffassung O. HERTWIG's, welcher die Scheidung von allgemeinen Entwicklungsbedingungen und spezifischen Ursachen der Differenzierung nicht anerkennen will, hat sich v. WAGNER⁸ gewendet, und in gleichem Sinne äußert sich SAMASSA⁹.

Im Allgemeinen werden wir daran festhalten müssen, daß die Entwicklung des Eies in der ersten organbildenden Periode im Wesentlichen auf Selbstdifferenzierung beruht. Dieser Satz würde eine gewisse Einschränkung erfahren, wenn die Vermuthung von HIS¹⁰ und HERBST sich bestätigen sollte, daß bestimmt gerichtetes Wandern von Zellen auf Oxygenotropismus zurückzuführen sei.

Ich habe einige Fragen allgemeinerer Natur zu streifen, bevor ich auf Einzelheiten eingehe:

⁵ SCHULTZE, O., Über die Nothwendigkeit der freien Entwicklung des Embryo sowie der normalen Gravitationswirkung zur Entwicklung. in: Arch. f. mikr. Anat. V. 55. 1899.

⁶ ROUX, W., Bemerkungen zu O. SCHULTZE's Arbeit über die Nothwendigkeit der freien Entwicklung u. s. w. in: Arch. Entw.-Mech. V. 9. 1900.

⁷ METSCHNIKOFF, E., Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886. p. 42 u. 43.

⁸ v. WAGNER, F., Einige Bemerkungen zu O. HERTWIG's Entwicklungstheorie. in: Biol. Centralbl. V. 15. 1895.

⁹ SAMASSA, P., Studien über den Einfluß des Dotters u. s. w. II. in: Arch. Entw.-Mech. V. 2. 1896.

¹⁰ HIS, W., Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo. in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abth. 1878.

Die Frage nach der Bedeutung der Zelle als dynamisches Centrum für die Entwicklungsvorgänge. Wir sind gewöhnt, die Entwicklungsvorgänge auf Zellfunctionen zurückzuführen. Die Entwicklungsmechanik wird auf diese Weise zu einer Mechanik der an der Entwicklung beteiligten Zellen. Gegen diese Anschauungsweise ist von manchen Seiten Einsprache erhoben worden. Wenn wir uns des Beispielen halber für einen Augenblick auf den Standpunkt der HIS'schen Lehre von den organbildenden Keimbezirken stellen und demgemäß eine Geographie der Eizelle, ein Mosaik der organbildenden Factoren construiren, so wäre es möglich, daß dasselbe mit dem bei der Furchung zu Tage tretenden, sichtbaren Mosaik der Zellgrenzen nicht zusammenfällt, ja überhaupt in keiner bestimmten Beziehung zu demselben stünde. Das Netz der Zellgrenzen würde dann als etwas mehr Accidentelles von geringerer Bedeutung erscheinen. Wir müssten den gesammten Organismus in seinem continuirlichen protoplasmatischen Zusammenhange in den Vordergrund unserer Betrachtungen stellen. Dieser Gedanke klingt an in der von ROUX aufgestellten Vermuthung, »daß der Embryo vielleicht in den frühesten Phasen ein aus der Lagerung aller Theile zu einander resultirendes, auf geheimnisvolle Weise vermitteltes 'formales Gesammtleben' führe«. Schon SACHS hat die Zellenbildung als eine Erscheinung von secundärer Bedeutung bezeichnet, und NÄGELI hat bei seiner Conception des Idioplasmas, einer Substanz, deren Function sein sollte, Entwicklung zu erzeugen, von den Zellgrenzen abgesehen, wie denn auch neuerdings PLATE¹¹ zum Zwecke einer Erklärung der Vererbung erworbener Eigenschaften zur Annahme zwischen den Zellkernen bestehender Verbindungsbahnen geführt wurde. Es ist bekannt, daß RAUBER, WHITMAN und SEDGWICK¹² sich in der angedeuteten Richtung geäußert haben. Vor Allem hat WHITMAN in seinem bekannten Vortrage: »The inadequacy of the cell-theory of development« den gekennzeichneten Standpunkt in extremer Weise vertreten. Ich führe nur folgenden Ausspruch WHITMAN's (in Übersetzung) an: »Die plastischen Kräfte kümmern sich um keine Zellgrenzen, sondern sie gestalten die Keimmasse ohne Rücksicht auf die Art und Weise ihrer Auftheilung in Zellen.« Für SEDGWICK verschwindet auf Grund des Nachweises protoplasmatischer Verbindungen zwischen den einzelnen Zellen die

¹¹ PLATE, L., Die Bedeutung und Tragweite des DARWIN'schen Selections-principis. Referat. in: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1899.

¹² SEDGWICK, On the inadequacy of the cellular theory of development. in: Quart. Journ. micr. Sc. V. 37. 1895.

grundsätzliche Verschiedenheit ein- und mehrzelliger Organismen, der Metazoenkörper wird als ein Syncytium bezeichnet, — Auffassungen, welche an ältere von HEITZMANN u. A. erinnern. Es sei hier der Beobachtungen von HAMMAR gedacht, welcher sich an Echinodermen-eiern und im Anschlusse daran bei anderen Formen von dem Vorkommen einer constanten protoplasmatischen Verbindung zwischen den Blastomeren überzeugt zu haben glaubt und diesen Beobachtungen eine allgemeinere Bedeutung zuschreibt. Dieselben haben auch von anderer Seite, z. B. von KLAATSCH¹³ für Amphioxus, eine Bestätigung erfahren, sind jedoch andererseits auch nicht ohne Anfechtungen geblieben.

Einen eigenartigen Standpunkt in der vorliegenden Frage nimmt LOEB ein. LOEB hat beobachtet, daß bei Furchungsstadien von *Ctenolabrus* unter der Einwirkung von Sauerstoffentziehung ein Verschmelzen der Blastomeren stattfindet, indem bereits gebildete Furchen wieder vollständig rückgängig gemacht werden, was von LOEB auf eine Verflüssigung der oberflächlichen Plasmahinde oder Membran zurückgeführt wird. Ebenso hat BUDGETT¹⁴ bei Infusorien nachgewiesen, daß Sauerstoffmangel zu einer Verflüssigung der Zellwände führt. Dieselbe Thatsache wurde auch von KÜHNE¹⁵ beobachtet. LOEB betrachtet nun den Zellkern als das Oxydationsorgan der lebenden Substanz. »Es geht nicht länger an,« sagt er, »den lebenden Organismus als einen Verband einzelner Zellen anzusehen. Unter dem zelligen Aufbau verstehen wir den Umstand, daß es eine bestimmte, aber für verschiedene Formen und Gewebe variirende, maximale Distanz des Protoplasmaelementes vom nächsten Kern geben muß Wird die Entfernung zu groß, so geht das betreffende Protoplasmaelement an Erstickung zu Grunde.« Demnach würden die einzelnen Zellen nichts Anderes sein, als bestimmte Territorien der Sauerstoffversorgung.

Die Frage, in wie weit die Zellen des Metazoenorganismus als selbstdifferenzirungsfähige Gebilde zu betrachten seien, läßt sich nicht generell entscheiden. In so fern jede Zelle zu ihren Nachbarn und zum Ganzen in Beziehung gesetzt ist, werden natürlich immer Abhängigkeiten zu constatiren sein und es mag wohl vorkommen, daß darüber das Selbstbestimmungsrecht der einzelnen Zelle fast

¹³ KLAATSCH, H., Die Intercellularstructures an der Keimblase des Amphioxus. in: S.B. Acad. Wiss. Berlin 1898.

¹⁴ BUDGETT, On the similarity of structural changes produced by lack of oxygen and certain poisons. in: Amer. Journ. Physiol. V. 1. 1898.

¹⁵ KÜHNE, Über die Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. in Zeitschr. Biol. V. 36. 1898.

vollkommen verschwindet. Dagegen kennen wir genug Fälle, in denen den einzelnen Zellen im Entwicklungsgange ein ganz erheblicher Grad von Selbständigkeit zuzuschreiben ist, indem dieselben auch im isolirten Zustande sich so weiter entwickeln, wie sie es im Verbande des Ganzen gethan haben würden. Übrigens müssen wir der inäqualen Zelltheilung und besonders der von ZIEGLER als heterodynamische Form unterschiedenen eine wichtige Bedeutung für die Prozesse der Differenzirung zuschreiben, so daß thatsächlich in vielen Fällen das Zellmosaik mit den Differenzirungsterritorien zusammenfällt. Es ist in dieser Beziehung unter Anderem auf die Abhandlung von CONKLIN über »Furchung und Differenzirung« zu verweisen.

Die Frage nach der Bedeutung der einzelnen Bestandtheile der Zelle für die Entwicklungsvorgänge. Die Annahme, daß im Zellkern der wesentlichste Factor für die Entwicklung gegeben sei, ein Anlagemagazin, der Sitz der Vererbungssubstanz (des in den chromatischen Bestandtheilen vermutheten Idioplasmas), wurde von STRASBURGER und OSCAR HERTWIG auf Grund der Beobachtung des Befruchtungsvorganges begründet. Die ungefähr zur selben Zeit von PFLÜGER aufgestellte Lehre von der Isotropie des Eiplasmas hat zur Befestigung dieser Annahme beigetragen. Trotzdem die Ansicht, daß die Localisation der die Differenzirung bedingenden Ursachen in den Kern zu verlegen sei, von einigen Seiten (WHITMAN, VERWORN, HAACKE, DELAGE) Widerspruch erfahren hat, indem auf die Abhängigkeit des Kerns von den Zuständen des Zellplasmas und die Zusammengehörigkeit beider verwiesen wurde, so kann sie doch derzeit als eine vielfach anerkannte Lehre bezeichnet werden. Es sei auf die Ausführungen von WEISMANN, ROUX, KÖLLIKER, O. HERTWIG, DRIESCH, E. B. WILSON u. A. verwiesen. WEISMANN sagt, daß wir diese Ansicht kaum mehr eine Hypothese nennen dürfen. Zu ihren Gunsten werden angeführt:

1) Die Erfahrungen hinsichtlich der Regenerationsfähigkeit kernhaltiger und kernloser Bruchstücke von Protozoen (BRANDT, NUSSBAUM, BALBIANI, GRUBER, HOFER, VERWORN u. A.), an welche sich die Ermittlungen von HABERLANDT, KLEBS, KORSCHULT u. A. über die Rolle des Kerns anschließen.

2) Die bedeutsame Rolle des Kerns beim Vorgange der Befruchtung und die Übertragung der gleichen Zahl väterlicher und mütterlicher Chromosome auf sämtliche später entstehende Tochterkerne unter der Voraussetzung der Erhaltung der Individualität der Chromosome während der Ruheperiode des Kerns (VAN BENEDEN, BOVERI).

3) Die Reifungsprozesse der Keimzellen, aufgefaßt als eine Einrichtung zur Verhütung der Summirung der Erbmassen.

4) Die Möglichkeit, die complicirten Vorgänge der Mitose teleologisch als eine Einrichtung zu möglichst exacter Vertheilung qualitativ differenter Theilchen der Kernsubstanz zu betrachten (Roux).

5) BOVERI's Organismus ohne mütterliche Eigenschaften.

Die angeführten Argumente haben verschiedenen Werth. Das 3. und 4. können — als rein speculativ — höchstens zur Unterstützung des Beweises herangezogen werden. Eigentliche beweisende Kraft kommt ihnen meiner Meinung nach nicht zu; denn die Vorgänge der Mitose und die Reifungstheilungen der Keimzellen könnten ja auch anderen, uns noch unbekanntem Zwecken dienen, wie denn auch thatsächlich IWANZOFF¹⁶ über die Bedeutung der Richtungskörperchenbildung abweichende Vorstellungen entwickelt hat. Wirklich beweisenden Werth hat nur das zweite der angeführten Argumente. Die Thatsache, daß väterliche und mütterliche Eigenschaften im Allgemeinen in gleicher Stärke übertragen werden (was besonders bei Bastardirungsversuchen zu erkennen ist), fordert fast mit zwingender Nothwendigkeit in jeder der beiden Keimzellen ein gleichwerthiges Substrat. Letzteres ist bei der Befruchtung nur in den Geschlechtskernen vorhanden. Im Anschluß sei allerdings erwähnt, daß neuerdings LOEB¹⁷ und DELAGE¹⁸ zu eigenartigen Ansichten über das Wesen und die Bedeutung des Befruchtungsprocesses im Sinne einer Belebung des Eies geführt wurden.

Ein wirklich exacter, experimenteller Beweis würde durch den an 5. Stelle angeführten, bekannten BOVERI'schen Versuch (Befruchtung kernloser Bruchstücke von Seeigeleiern mit dem Samen einer anderen Art, aus denen Plutei von rein väterlicher Gestalt erzogen wurden) gegeben sein, wenn derselbe völlig einwandfrei wäre. Diese Versuche wurden von MORGAN und SEELIGER auf Grund abweichender Erfahrungen einer Kritik unterzogen, und auch DRIESCH hält dafür, daß ihnen gewisse Bedenken anhaften. Die Discrepanz, welche zwischen den Resultaten von BOVERI einerseits und denen von MORGAN und SEELIGER andererseits besteht, wird vielleicht durch die Ergebnisse von Versuchen VERNON's einigermaßen erklärlich, aus denen hervorgeht, daß die Charaktere der Bastardlarven durch Verhältnisse der Jahreszeit und des Reifezustandes der Geschlechtsproducte beeinflußt

¹⁶ IWANZOFF, N., Über die physiologische Bedeutung des Processes der Eireifung. in: Bull. Soc. Nat. Moscou, Ann. 1897. (1898).

¹⁷ LOEB, J., On the nature of the process of fertilisation and the artificial production of normal larvae (Plutei) from the unfertilised eggs of the Sea Urchin. in: Amer. Journ. Physiol. V. 3. 1899.

¹⁸ DELAGE, Y., Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique. in: Arch. Zool. expér. (3). V. 7. 1899.

werden. Immerhin werden wir die Aufzucht von Bastardlarven aus isolirten, kernlosen Fragmenten abwarten müssen, bis wir den Beweis nach der vorliegenden Richtung als vollkommen erbracht ansehen dürfen. Während MORGAN und SEELIGER es aussprechen, daß die Bastardlarven in ihren Charakteren im Allgemeinen schwanken und manchmal der väterlichen Form auffallend ähnlich werden, hat DRIESCH sich davon überzeugt, daß durch Bastardirung gewonnene Entwicklungsstadien von Echiniden in Bezug auf gewisse Charaktere ausschließlich der mütterlichen Form nachgerathen. Als solche Charaktere führt DRIESCH an: die Geschwindigkeit der Furchung und des Entwicklungsablaufes bis zur definitiven Anordnung des primären Mesenchyms, den Habitus der Zellen der fertigen Blastula und die Gesamtform der Pluteusstadien, die Zahl der primären Mesenchymzellen und die Pigmentirung. Dagegen sollten die Verhältnisse des Skelets sich als Mischform väterlicher und mütterlicher Merkmale darstellen. Es handelt sich bei den Versuchen von DRIESCH nicht um Eifragmente, sondern um ganze Eier, welche mit dem Samen einer anderen Art befruchtet wurden. Von Versuchen an Eifragmenten hat DRIESCH abgesehen, weil durch die Fragmentirung eine Schädigung des Eimaterials gesetzt wird, welche die Entwicklung vielleicht mehr beeinflußt als die Bastardbefruchtung.

Die Beobachtungen von DRIESCH lassen eine Deutung nach zweifacher Richtung zu: Entweder hängen die rein mütterlichen Charaktere der Bastardlarven von dem mütterlichen Antheil in ihren Kernen ab, welcher in diesem Falle den Einfluß des väterlichen Antheils vollkommen überwiegt (hierfür würden die Befunde von VERNON sprechen), oder aber die genannten Merkmale sind in ihrer Entstehung überhaupt nicht vom Kern, sondern von der Organisation des Zellprotoplasmas (also vom Zelleib) abhängig. DRIESCH hält die letztere Annahme für wahrscheinlicher, weil ihn — wie wir sehen werden — auch andere Versuche (Bruchstückfurchung, Mesenchymzellenzahl von $\frac{1}{2}$ Blastomerenlarven) zur Ansicht geführt haben, daß der Organisation des Zelleibes der befruchteten Eizelle ein wesentlicher Einfluß auf die Gestaltungsvorgänge des Embryos zukomme. Entscheidend würden hier doch wieder nur Bastardirungsversuche an isolirten kernlosen Eifragmenten werden können.

Was die Regenerationsfähigkeit kernhaltiger und kernloser Bruchstücke von Protozoen anbelangt, so müssen wir auf die schon oben angezogene Ansicht von LOEB zurückkommen, »daß der Kern das Oxydationsorgan der lebenden Substanz sei; und daß kernlose Zellstücke nur deßhalb nicht im Stande sind, zu regeneriren, weil in ihnen die Oxydationsthätigkeit auf

ein zu geringes Maß heruntergesunken ist. Derartige Stücke gehen langsam an Erstickung zu Grunde.« Für LOEB erklärt sich unter dieser Annahme die Erscheinung, daß kernlose Infusorienstücke nur wenige Tage leben, während kernlose Zellstücke von chlorophyllhaltigen Algen bis zu 6 Wochen am Leben bleiben, weil sie assimilieren und hierbei Sauerstoff frei wird. »Die Frage nach der Bedeutung des Zellkerns für die Entwicklung und Vererbung« sagt LOEB, »tritt, wenn diese Ansichten richtig sind, in ein anderes Licht.«

Wir sehen, daß jene Hypothese, welche im Zellkern den geheimnisvollen Spiritus rector aller Entwicklung erblickt, mehr auf theoretische, aus den bei der Befruchtung zu beobachtenden Vorgängen abgeleitete Schlußfolgerungen, denn auf wirkliche Beobachtungen gegründet ist. Völlig zwingend scheinen mir diese Schlußfolgerungen nicht zu sein. Denn es wäre immerhin möglich, daß die gleichen Entwicklungsenergien durch äußerlich ungleich erscheinende Substrate (z. B. durch das Centrosoma von väterlicher Seite und das Eiplasma von mütterlicher Seite) übertragen werden. Aber eine solche Annahme wäre auf das Äußerste unwahrscheinlich. Die Thatsache der Äquivalenz der väterlichen und mütterlichen Vererbungstendenzen verweist uns fast mit Nothwendigkeit auf die chromatischen Substanzen des Kerns als Substrat derselben.

Zu Gunsten der Ansicht, daß dem Kern die führende Rolle bei der Entwicklung zukommt, kann die Beobachtung von BOVERI¹⁹ bezüglich der Chromatin-Dimination bei *Ascaris* angeführt werden — eine Beobachtung, die neuerdings von verschiedenen Seiten Bestätigung erfahren hat. Hier erscheint thatsächlich ein wichtiger Differenzierungsproceß, auf welchem die Scheidung von somatischen und Keimbahnzellen beruht, auf ein differentes Verhalten der Kernsubstanzen gegründet.

Eine weitere Überlegung zu Gunsten der vorliegenden Ansicht könnte man den Erscheinungen der Umdifferenzirung entnehmen. Bei der großen Labilität und Veränderlichkeit der Substanzen des Zellleibes, welche im Laufe der Entwicklung die mannigfaltigsten Umbildungen und Specialisirungen erfahren, werden wir bei vielen Formen durch die noch in späten Stadien zu Tage tretende Fähigkeit überrascht, alle diese Differenzirungen aufzugeben, zu »embryonalem Zustande« zurückzukehren, um sich später neuerdings nach anderer Richtung zu differenzieren. Derartiges ist bei den Erscheinungen der Regeneration und Heteromorphose u. s. w. zu beobachten. Wir suchen

¹⁹ BOVERI, TH., Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. in: Festschr. KUPFFER. 1899.

hierbei unwillkürlich nach dem Bleibenden im Wechsel der Erscheinungen und werden auf den Kern als Anlagemagazin hingewiesen. Wir werden demnach die Ansicht, daß die für die Entwicklung wesentlichsten Factoren im Kern zu suchen sind, derzeit im Ganzen als wohlbegründet bezeichnen müssen.

Es scheint gegen diese Annahme zu sprechen, daß die ganze Reihe von Erfahrungen auf dem Gebiete der Entwicklungsphysiologie zu dem Resultat geführt haben, daß der Organisation oder Structur des Leibes der Eizelle ein wichtiger bestimmender Einfluß für die Gestaltung der ersten Entwicklungsstadien zugeschrieben sei. Es sprechen hierfür nicht bloß die oben erwähnten Versuche von DRIESCH, sondern auch andere Beobachtungen, auf die wir unten zurückkommen werden. Im Allgemeinen sind ja Differenzen des Zelleibes bei den ersten Differenzirungsprocessen in die Augen fallender als solche der Kerne. Vielfach erscheinen die Achsenverhältnisse des Embryos durch die Gestalt der Eizelle oder durch die Vertheilung der Substanzen des Zelleibes der Eizelle bestimmt. Wir werden die vorliegende Schwierigkeit vielleicht mit DRIESCH in dem Sinne lösen dürfen, daß wir im Kern allerdings die Summe der die Entwicklung beherrschenden Factoren vermuthen, im Zelleib dagegen und seinen uns sichtbaren Structuren die Ursachen erblicken, durch welche die gesetzmäßige Activirung der im Kern vorhandenen Anlagen im Auslösungswege bestimmt wird. Wir werden auf diese Weise dazu geführt, auf das Wechselverhältnis zwischen Zellkern und Zellplasma unser Hauptaugenmerk zu richten. Vgl. SAMASSA²⁰.

Dann würden die ersten Entwicklungsvorgänge und gewisse allgemeinere Charaktere der späteren Zustände, z. B. die bilaterale Symmetrie, in letzter Linie doch von den Zuständen des Zelleibes abhängig sein, also von einem Factor rein mütterlicher Provenienz? Es scheint, daß wir dieser Consequenz nicht entkommen können. Allerdings liegt offenbar ein gewisser Widerspruch darin, einerseits den Kern als Träger der Erbmasse zu proclamiren, weil er der Forderung der Zusammensetzung aus äquivalenten väterlichen und mütterlichen Bestandtheilen entspricht, und andererseits zuzugeben, daß gewisse Gestaltungsverhältnisse des Embryos von einem Factor bestimmt sein können, der nur einem der beiden Eltern entstammt. Ich glaube aber, dieser Widerspruch läßt sich in einem, wohl schon von Anderen angedeuteten Sinne lösen. In so fern es sich um die Herstellung eines allgemeinen Rahmens für das in Entwicklung

²⁰ SAMASSA, P., Studien über den Einfluß des Dotters u. s. w. II. in: Arch. Entw. Mech. V. 2. 1896.

begriffene Individuum handelt, genügt zur Sicherung des Entwicklungsergebnisses ein Factor, der nur einem der beiden Eltern entstammt. Die individuellen Differenzen, welche zwischen den väterlichen und mütterlichen Vererbungstendenzen vorhanden sind, können ja erst bei der Detailarbeit der späteren Stadien von Bedeutung werden. In diesen ist aber das Zellprotoplasma vermuthlich schon durch den Einfluß der Kerne verändert. Es hat seinen rein mütterlichen Charakter gegen einen gemischten vertauscht.

Ich habe noch mit einigen Worten auf die Bedeutung des Centrosomas für die Bestimmung der Charaktere bei der Entwicklung einzugehen. Dasselbe ist von R. S. BERGH²¹ als Vererbungssubstanz in Anspruch genommen worden zu einer Zeit, in der man noch an die FOL'sche Centrosomenquadrille glaubte. Mit dem von BOVERI u. A. erbrachten Nachweise, daß die bei der Entwicklung wirksamen Centrosomen vielfach nur einem der beiden Eltern entstammen, schien das Centrosoma für die Vererbung nicht weiter in Frage zu kommen. Da wir aber soeben gesehen haben, daß dem Zelleib der Eizelle ein bestimmender Einfluß auf die Entwicklung nicht abzusprechen ist, so werden wir in der einelterlichen Herkunft des Centrosomas kein Hindernis für eine derartige Vermuthung erblicken. Wenn man, wie dies Manche thun, im Centrosoma den Theilungsapparat der Zelle oder das dynamische Centrum für die Theilung vermuthet, so würde man dasselbe in erster Linie für die Übertragung des Theilungsrhythmus in Anspruch nehmen können. Die oben angeführten Versuche von DRIESCH, nach denen der Theilungsrhythmus bei den Echiniden durch das Zellplasma übertragen werden soll, sprechen nicht gegen eine derartige Auffassung, da das Tempo der Theilung jedenfalls auch durch die im Zellplasma gegebenen Theilungswiderstände bestimmt wird. Thatsächlich beobachtete BOVERI, daß in einer kernlosen Zelle (welche unter besonderen Versuchsbedingungen entstanden war) die Theilung der Centrosomen im gleichen Rhythmus vor sich ging wie in der benachbarten kernhaltigen Zelle. ZIEGLER beobachtete unter ähnlichen Verhältnissen mehrfach auf einander folgende Theilungen einer kernlosen Zelle. Es ergibt sich hieraus jedenfalls, daß der Theilungsrhythmus vom Kern unabhängig sein kann. Es sei erwähnt, daß ZIEGLER den Centrosomen eine bedeutsame Rolle für die Vorgänge der heterodynamischen Zelltheilung zuschreibt und daß neuerdings auch ZUR STRASSEN die Möglichkeit eines den Gang der Ent-

²¹ BERGH, R. S., Kritik einer modernen Hypothese von der Übertragung erblicher Eigenschaften. in: Zool. Anz. V. 15. 1892.

wicklung bestimmenden Einflusses der Centrosomen nicht ganz abgewiesen hat.

Wenn wir trotz der angeführten Ergebnisse, durch welche die Wechselwirkung sämtlicher Bestandtheile der Zelle in den Vordergrund der Betrachtung gerückt wird, an der Auffassung, daß der Zellkern den wesentlichsten Factor für die Entwicklung darstellt, als einer wahrscheinlichen Hypothese vorläufig noch festhalten wollen, so kommen wir zur viel discutirten Frage nach der Bedeutung der mitotischen Kerntheilung für die Vorgänge der Differenzirung. Hier stehen sich bekanntlich zwei Ansichten gegenüber:

1) Nach der Hypothese von WEISMANN und ROUX findet während der Entwicklung eine gesetzmäßige Zerlegung mindestens eines Theils des im Kern vorhandenen Anlagenplasmas durch qualitativ ungleiche oder erbungleiche Theilung statt. Kerntheilung ist demnach ein wichtiger, vielleicht der wichtigste Factor der Differenzirungsvorgänge.

2) Dieser Ansicht steht die hauptsächlich von O. HERTWIG und DRIESCH vertretene gegenüber, wonach erbungleiche Kerntheilung und eine Zerlegung der Vererbungssubstanz in qualitativ verschiedene, auf differente Zellen vertheilte Portionen überhaupt nicht vorkommt. Es giebt nur erbgleiche Kerntheilung (qualitative Halbiring). Alle Kerne eines Individuums sind hinsichtlich ihrer in ihnen deponirten Entwicklungsfähigkeiten unter einander und dem ersten Furchungskerne gleich. Sie bewahren sich ihre Totipotenz. Differenzirung beruht nur auf verschiedenen Zuständen der jedem Kern in ihrer Gesamtheit übertragenen Erbmasse.

Es liegt mir fern, auf eine Discussion der Beweisgründe, welche von theoretischer oder speculativer Seite in der vorliegenden Alternative für und wider beigebracht worden sind, ausführlicher einzugehen. So weit ich sehe, lassen sich beide Annahmen mit den bekannt gewordenen Thatsachen der Entwicklungsgeschichte und der Vererbungsphänomene in Übereinstimmung bringen. Man hat gegen WEISMANN'S Ansicht eingewendet, daß sie auf rein fictiver Basis beruhe, daß sie in der Annahme von Reserve-Idioplasmen und Ersatzdeterminanten unnöthige Complicationen schaffe, daß sie verschiedener Hilfhypothesen bedarf. Das Alles beweist meiner Ansicht nach nichts gegen ihre Richtigkeit; denn es ist nicht zu erweisen, daß derartige Complicationen nicht doch in Wirklichkeit zutreffen können. Logisch scheint mir die WEISMANN'Sche Lehre unanfechtbar. Ich will es auch ununtersucht lassen, ob dieselbe in Hinsicht auf ihren erklärenden Werth mehr leistet denn eine bloße »Photographie des Problems (DRIESCH)«. Ja, es scheint mir sogar, daß der kunstvolle Hypothesenbau WEISMANN'S gewissen complicirteren Phänomenen der

Vererbungserscheinungen besser angepaßt ist als die Annahme von DRIESCH²² und O. HERTWIG, welche uns bezüglich der Erklärung derselben vielfach mehr im Stiche läßt. Die letztere Ansicht hat auch mit gewissen Schwierigkeiten zu rechnen. Ich erwähne bloß den Umstand, daß das Idioplasma im Laufe der Entwicklung beständigen Veränderungen unterworfen ist und doch in seiner Totalität und specifischen Zusammensetzung unverändert erhalten bleibt.

Dagegen kommt es uns zu, die Frage zu behandeln, ob Beobachtungen vorliegen, welche mehr zu Gunsten der einen oder der anderen Auffassung sprechen. Unter den Experimenten, welche gegen die Lehre von der erbungleichen Kerntheilung angeführt werden, nehmen vor Allen zwei eine hervorragende Stellung ein:

- 1) die Furchung unter Pressung und
- 2) die Bruchstückfurchung.

Es ist bekannt, daß es durch Pressung befruchteter Eier gelingt, den Furchungstypus in nicht unwesentlicher Weise abzuändern. Solche Versuche wurden von PFLÜGER, O. HERTWIG, BORN und ROUX an Amphibieneiern, von DRIESCH und ZIEGLER an Echinodermeneiern, von E. B. WILSON an *Nereis* und von ZIEGLER an Ctenophoren gemacht. Trotzdem bei diesen Versuchen der Furchungstypus vielfach sehr stark abgeändert erschien (nur bei den Ctenophoreneiern war er verhältnismäßig wenig alterirt), gingen aus diesen Eiern doch normal entwickelte Larven hervor. DRIESCH und O. HERTWIG nehmen an, daß bei diesen Versuchen die Kerne an eine ganz andere Stelle im Eiraume verlagert werden als bei normaler Entwicklung, und schließen hieraus auf ihre unbeschränkte Vertauschbarkeit und somit auf ihre Totipotenz. Die Kerne werden im Eiraume »wie ein Haufen von Kugeln durch einander gewürfelt« (DRIESCH). Wenn trotzdem das normale Entwicklungsergebnis erreicht wird, so können die Kerne nicht durch ungleiche Theilung specificirt worden sein. Ich habe darauf aufmerksam gemacht, daß diese Schlußfolgerung nicht ganz

²² Die Bemerkungen an dieser Stelle beziehen sich hauptsächlich auf den Standpunkt, welchen DRIESCH in seiner »Analytischen Theorie« eingenommen hat. Die Lehre WEISMANN's erscheint mir als die einzige derzeit vorliegende, in allen Consequenzen durchdachte Theorie der Entwicklung. Ich betrachte sie als ein zusammenfassendes Handbuch oder Repertorium aller auf das Gebiet der Vererbung und Entwicklung einschlägigen Fragen, und diese Bedeutung wird ihr für alle Zeiten bleiben. Mit Recht hat DELAGE die WEISMANN'sche Lehre unter diesem Gesichtspunkte gewürdigt. Es muß übrigens erwähnt werden, daß WEISMANN in seinen neueren Schriften (Germinal-Selection; Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. in: Anat. Anz. V. 15. 1899) den Resultaten der experimentellen Forschung Rechnung trägt, indem er die Bedeutung der auflösenden Factoren für die Entwicklung anerkennt.

zwingend ist²³. Man kann sich leicht davon überzeugen, daß die vorliegenden Erscheinungen auch nach der ROUX-WEISMANN'schen Annahme erklärt werden können, wenn man die Voraussetzung macht, daß die verschiedenen Kernqualitäten bei der Furchung unter Pressung in anderer Weise verlagert werden als bei normaler Entwicklung, wonach dann doch jeder Kernbestandtheil an jene Stelle im Eiraum gelangt, welche er auch bei normaler Entwicklung eingenommen hätte. Ich sage, man kann sich das so vorstellen. Alles was ich zugeben kann, ist, daß die erstere Annahme die wahrscheinlichere, die zweite eine mehr gekünstelte ist, aber als Beweis gegen die Annahme der qualitativ ungleichen Kerntheilung kann ich die Furchung unter Pressung nicht gelten lassen, so werthvoll ihre Resultate auch sonst für die Entwicklungsphysiologie sind.

Beweisender erscheinen mir die Versuche über Bruchstückfurchung. Solche Versuche wurden von DRIESCH an Echinideneiern, von DRIESCH und MORGAN sowie von ZIEGLER an Ctenophoreneiern vorgenommen. Wenn wir annehmen, daß der charakteristische Furchungstypus irgend einer Form von der Structur des Zellprotoplasmas der befruchteten Eizelle bestimmt wird (eine Annahme, welche dem Hts'schen Princip organbildender Keimbezirke in gewissem Sinne nahe steht), so müssen Bruchstücke befruchteter Eier Furchungsstadien liefern, welche so aussehen, wie wenn man von dem normal abgefurchten Eie des gleichen Stadiums ein entsprechendes Stück weggeschnitten hätte. DRIESCH fand diese Vermuthung für die Eier von Echinus bestätigt. Er erzeugte durch Schütteln befruchteter Eier die mannigfaltigsten Bruchstücke und erhielt aus denselben Furchungsstadien, welche bestimmten Theilen des normalen Furchungsbildes entsprachen, und zwar waren dieselben je nach der Richtung der Trennungsebene animale Hälften oder vegetative Hälften oder laterale Hälften des normalen Typus, während andere Formen darauf schließen ließen, daß die Trennungsebene eine mehr schräge Richtung eingehalten habe. Die gleichen Resultate erhielt DRIESCH auch an Eiern, welche schon vor der Befruchtung fragmentirt wurden. Aus allen diesen Furchungsstadien konnten verkleinerte normale Pluteuslarven erzogen werden.

Ähnliche Resultate erhielten DRIESCH u. MORGAN an Bruchstücken von befruchteten Ctenophoren-Eiern, welche durch Zerschneiden erzeugt worden waren. Hier erfolgte in 11 Fällen eine defective Furchung, und es resultirten Larven mit entsprechenden localen Defecten. Die Autoren schließen hieraus auf eine Localisation der Form-

²³ HEIDER, K., Über die Bedeutung der Furchung unter Pressung. in: Arch. Entw. Mech. V. 5. 1897.

bildungsbedingungen im Protoplasma des Ctenophoreneies und zugleich auf den Mangel eines Regulationsvermögens desselben. Ich möchte mich dieser Auffassung trotz der entgegenstehenden Resultate ZIEGLER's²⁴ und trotz späterer abweichender Äußerungen von DRIESCH anschließen.

Bei diesen Versuchen ist der Kern intact geblieben. Da trotzdem auf Entnahme bestimmter Plasmapartien Defect-Furchung folgte, so ist damit der Beweis erbracht, daß der Furchungstypus in letzter Linie von Zuständen des Eiprotoplasmas abhängig ist. Die Lehre von der differenzirenden Wirksamkeit erbungleicher Kerntheilung wird hierdurch weniger wahrscheinlich. Man müßte denn auch hier — wie dies thatsächlich geschehen ist — die Annahme machen, daß der Kern nach erfolgter Operation auf Halbbildung umgearbeitet wird — eine Annahme, welche in diesem Falle wohl nur als ein ultimum Refugium der genannten Lehre zu betrachten ist.

BOVERI glaubt durch gewisse Beobachtungen an disperm befruchteten Seeegelleiern nachweisen zu können, daß bis zum vierzelligen Stadium alle Blastomeren gleichwerthige Chromosomen enthalten. MORGAN hat aber gegen die diesbezüglichen Deductionen den Einwand erhoben, daß solche disperm befruchtete Eier sich niemals normal weiter entwickeln. Auf Grund dieser Thatsache könnte die an sich sehr scharfsinnige Beweisführung BOVERI's vielleicht angezweifelt werden.

²⁴ ZIEGLER beobachtete nach Abtremung einer Plasmaportion vom unteren Pole des *Beroë*-Eies das Auftreten der typischen 8 Mikromeren. »Also ist es unmöglich anzunehmen, daß die Mikromerenbildung auf einer an der Unterseite des Eies gelegenen protoplasmatischen Anlage oder Vorzeichnung irgend welcher Art beruhe.« Nach der vorhergehenden Schilderung von ZIEGLER scheint es aber, daß wir die Formbildungsfactoren für die Mikromere auch in der That nicht an den unteren, sondern an den oberen Pol in die Umgebung des Kerns zu verlegen haben. Die Defecte an den Larven erklärt ZIEGLER folgendermaßen: »Wenn bei der ersten Theilung die eine Theilzelle viel kleiner ist, als die andere, so entsteht eine Larve, welche auf einer Seite so zu sagen verkümmert ist.« Mir scheint aus diesem Satz und den folgenden hervorzugehen, daß auch ZIEGLER eine Localisation der Formbildungsfactoren annimmt. Dem nur darauf beruht die Verkümmernng der kleineren Hälfte. Sie könnte sich ja in späteren Stadien durch Entnahme von Material der anderen Hälfte ergänzen.

Im Übrigen scheint mir aus der Thatsache, daß bei Entnahme einer Plasmaportion von der vegetativen Hälfte eine normale Larve hervorgeht, sich zu ergeben, daß wir dem Ctenophorenei eine Regulationsfähigkeit in der Richtung der Hauptachse zuschreiben müssen, während ihm eine solche bezüglich der Ausbildung der Antimeren zu fehlen scheint. In letzterer Hinsicht ist vielleicht auch bezüglich der Magentaschen eine Ausnahme zu constatiren. Bei einem radiär gebauten Organismus müssen Regulationen in der Richtung der Hauptachse mit verhältnismäßig geringen Schwierigkeiten durchzuführen sein.

Ich glaube, wir können sagen: die Lehre von der qualitativ ungleichen Kerntheilung läßt sich derzeit weder exact beweisen, noch widerlegen.

Die Thatsachen der Regeneration, der Heteromorphose, der Knospung u. s. w. scheinen darauf hinzuweisen, daß sämtliche Zellen des Körpers in sich die Totalität der Anlagen bewahren. In diesem Sinne hat schon BONNET²⁵ den Regenwurm mit Rücksicht auf seine große Regenerationsfähigkeit als einen »allgemeinen Eierstock« bezeichnet und KERSCHNER²⁶ 1887 den Satz formulirt: »Omne vivum, omnis cellula — ovum« — eine Auffassung, welche auch in O. HERTWIG's Theorie der Biogenesis wiederkehrt. Es ist dagegen an die bei höheren Formen fast allgemeine Thatsache der Einschränkung der prospectiven Potenzen zu erinnern, ferner an die sich mehrenden Angaben von frühzeitiger Sonderung der Genitalanlagen, wonach die Annahme, daß somatische Zellen in Keimzellen umgewandelt werden können, fast auszuschließen ist, und endlich an die bekannte Beobachtung BOVERI's, wonach zwischen den Zellen der Keimbahn und den somatischen Zellen wichtige Differenzen hinsichtlich der Kerne bestehen. Im Allgemeinen scheint mir ZIEGLER in der vorliegenden Frage das Richtige getroffen zu haben, wenn er sagt: »Die Differentiation der Zellen kann man durch Beobachtung und Experiment beweisen, die Differentiation der Kerne nicht. Streng genommen muß es überhaupt als unentschieden gelten, ob die Differentiation der Zellen hauptsächlich auf der Differentiation der Kerne oder hauptsächlich auf der Differentiation der Zellkörper beruht.«

Das Princip der Isotropie des Eiplasmas.

Die angeführten Versuche nöthigen uns, eine Anfangsstructur des Eiplasmas anzunehmen, von welcher zunächst der Furchungstypus und — wie die Versuche an Otenophoren zeigen — auch die späteren Entwicklungsstadien abhängig sind. Mögen wir uns diese Anfangsstructur noch so einfach denken — etwa (wie DRIESCH für das Echinidenei) unter dem Bilde einer Polarität der Plasmatheilchen — immer werden wir dazu geführt, schon im Eie im Rahmen der gegebenen Structur bestimmt localisirte Formbildungsfactoren anzunehmen. Es werden z. B. der animale und der vegetative Pol für

²⁵ BONNET, K., Betrachtungen über die organisirten Körper. Übersetzt von J. A. E. GOEZE. 1775. p. LVII.

²⁶ KERSCHNER, L., Keimzelle und Keimblatt. in: Zeitschr. wiss. Zool. V. 45. S. 694 u. ff. 1887.

die Formbildung von verschiedener Bedeutung sein. Unter der Voraussetzung einer bestimmten Ausgangsstructure der Entwicklung werden wir zum His'schen Principe der organbildenden Keimbezirke zurückgeführt, zwar nicht in dem Sinne, daß nur aus bestimmten Protoplasmatheilchen des Eies bestimmte Organe gebildet werden können, aber doch in dem Sinne, daß die Localisation der organbildenden Factoren durch structurelle Differenzen gegeben ist.

Unter diesem Gesichtspunkte verliert die Lehre von der Isotropie des Eiplasmas für die causale Betrachtung der Entwicklung jede Bedeutung. Bekanntlich wurde diese Lehre von PFLÜGER auf Grund seiner Versuche über Furchung in Zwangslage aufgestellt, nach denen das typische Furchungsbild mit senkrecht gestellter Furchungsachse auftrat, auch wenn die Eier mit dem weißen Pole nach aufwärts gerichtet in die Furchung eintraten. Da BORN (die Vermuthungen Roux' und O. HERTWIG's bestätigend) den Nachweis erbrachte, daß bei diesen Versuchen nur die äußere Plasmarinde des Eies fixirt worden war, während die inneren Partien des Eies sich durch Rotation ähnlich wie im Normalen einstellten, so hatte PFLÜGER nur erwiesen, daß »die Anlage der Organe unabhängig von der weißen oder schwarzen Eirinde« ist. Daß sämtliche Plasmatheilchen für die Entwicklung gleichwerthig sind und unter einander vertauschbar, wurde erst durch Roux für das Amphibienei sichergestellt. Schon aus den BORN'schen Mittheilungen war zu ersehen, daß auch im Innern des Eies bei der erwähnten Rotation die Wiederherstellung der normalen Anordnung der Theilchen keine vollkommene war. Roux veränderte die Anordnung der Dotterbestandtheile des Froscheies durch Umrühren mit einer eingestochenen Nadel; er beobachtete in diesen Fällen, sowie bei der Bildung von Extraovaten, welche bis zu $\frac{1}{5}$ der gesammten Dottermasse in sich aufnahmen, vielfach die Bildung von normalen Embryonen. Für das unbefruchtete Echinidenei schien durch den von den Brüdern HERTWIG erbrachten Nachweis der Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit von Eibruchstücken, die durch Schütteln erhalten waren, und die von BOVERI durchgeführte Aufzucht von Zwerglarven aus Eifragmenten, welche nur $\frac{1}{20}$ des ursprünglichen Eivolumens besaßen, das His'sche Princip der organbildenden Keimbezirke endgültig widerlegt.

Wenn wir jetzt auf Grund der erwähnten und weiter unten anzuführender Versuche zu einer Auffassung, welche dem His'schen Principe nahe steht, zurückgeführt werden, so soll damit nur ausgedrückt sein, daß wir die Ursache für die ersten in der Entwicklung auftretenden Differenzirungen in structurellen Differenzen des Eipro-

toplasmas gegeben sehen, ohne damit über die Complication dieses Baues und die Zahl der durch denselben gegebenen Anlagen irgend etwas aussagen zu wollen. Man kann das Ei mit einer Maschine vergleichen, die ganz aus Eisen angefertigt ist. Auch hier könnten wir von einer Isotropie in dem Sinne sprechen, daß alle einzelnen Eisentheilchen sich gegenseitig vertreten können. Und doch beruht die spezifische Funktion der Maschine auf ihrer Structur. Der Vergleich gewinnt, wenn wir an eine Maschine einfachster Art (Hebel, Keil, schiefe Ebene) denken, der man eventuell auch große Partien ihrer Substanz wegnehmen kann, ohne das Princip ihrer Wirksamkeit aufzuheben.

Der Umstand, daß in vielen Fällen die typische Anfangsstructur des Eiplasmas sich nach erfolgten Störungen, sei es vollkommen oder doch in einem verkleinerten Modell wiederherstellt, deutet darauf hin, daß wir uns nur eine Structur einfachster Art zu denken haben. Dagegen darf man vielleicht in jenen Fällen, in denen dem Ei diese Fähigkeit (Regulationsfähigkeit) fehlt, auf einen etwas complicirteren Bau des Eiprotoplasmas schließen. Wir wissen ja auch von den Regenerationsvorgängen, dass sie durch zunehmende Complication der zu regenerirenden Theile erschwert werden. Wir haben sonach verschiedene Stufen der Complication des Baues des Eiprotoplasmas zu unterscheiden in Hinsicht auf jene Structuren, welche auf die Formbildung von Einfluß sind, wie dies hauptsächlich von DRIESCH hervorgehoben worden ist.

Thatsachen der Regeneration und Reparation²⁷.

Die Thatsache, daß das Ei mancher Formen nach Entnahme größerer Partien des Eiplasmas die ursprüngliche Structur in verkleinertem Maßstabe wiederherzustellen im Stande ist, erinnert an die Vorgänge der Regeneration bei einzelligen Formen. Die gleiche Fähigkeit kommt vielfach den abgefurchten Keimen mancher Gruppen zu. Wir wissen durch die Versuche von DRIESCH, daß Theilstücke von Echinidenblastulis, welche man durch Zerschneiden erhalten hat, nach Verheilung der Wunde sich abrunden und einen normalen Miniatur-Pluteus liefern. Die hierbei stattfindenden regulatorischen Umordnungsprocesse sind mit einer Umdeterminirung des gesammten Zellenmaterials verbunden, durch welche es bewirkt wird, daß jede einzelne Zelle in der Entwicklung der verkleinerten Blastula eine andere

²⁷ MORGAN, T. H., Some problems of regeneration. in: Biol. Lect. Woods Holl 1898, Boston 1899.

Rolle übernimmt, als ihr bei normaler Entwicklung zugefallen wäre. Diese Vorgänge haben die größte Ähnlichkeit mit gewissen Erscheinungen der Regeneration, welche DRIESCH unter dem Namen der Reparation zusammenfaßt. DRIESCH will die Bezeichnung Regeneration auf jene Fälle einschränken, in denen die Anlage des fehlenden Theiles aus der Wundfläche hervorstößt und die Differenzirung dieser ursprünglich mehr embryonalen Charakter aufweisenden Partie erst nachträglich erfolgt. Bei den Reparationsvorgängen dagegen findet zunächst eine Umdifferenzirung im Bereiche des Zurückgebliebenen oder des alten Gewebes statt, während Wachstumsprocesse, durch welche das verkleinerte Ganze zur normalen Größe heranwächst, eventuell erst später einsetzen. Die Natur hat zwischen diesen beiden Unterarten der Regenerationsvorgänge keine scharfe Grenze gezogen. Bei den Planarien, mit denen wir uns zunächst zu beschäftigen haben, kommen echte Regenerationsprocesse mit Reparationsvorgängen vermischt vor.

Das Regenerationsvermögen der Planarien, schon von SHAW bekannt und von DRAPARNAULD, DALYELL, JOHNSON, DUGÈS u. A. untersucht, ist neuerdings von VAN DUYNÉ, HARRIET RANDOLPH, MORGAN, FLEXNER, VOIGT²⁸ und HALLEZ²⁹ zum Gegenstande eingehender Studien gemacht worden. Hier hat jeder beliebige Ausschnitt aus dem Körper, wenn er nicht unter ein gewisses Minimum ($\frac{1}{270}$ des Gesamtvolums) herabgeht, die Fähigkeit sich zu einem neuen Individuum zu vervollständigen, und zwar geschieht dies nicht bloß durch Hervorsprossen der fehlenden Theile aus der Wundfläche, sondern unter einer gleichzeitig eintretenden Umarbeitung des alten Gewebes entsprechend den Zwecken des neu herzustellenden Individuums. Entfernt man ein beträchtliches Stück des vorderen Körperendes, so wächst zunächst nur ein neuer Kopf hervor. Das vervollständigte Individuum ist demnach anfangs im Verhältnis zu kurz und zu breit. Es erhält seine normalen Proportionen durch Ummodelung der alten Körperpartien. In gleicher Weise werden quere Abschnitte des Körpers nach Regeneration des Kopfes und Schwanzes unter nachträglicher Streckung des alten Mittelstückes zu einer kleinen Planarie umgeformt. Wird eine Planarie in der Medianebene längsdurchgeschnitten, so wird die fehlende Körperhälfte ergänzt. Legt man den Schnitt jedoch seitlich, so daß mehr als eine Körperhälfte fehlt, so

²⁸ VOIGT, W., Künstlich hervorgerufene Umbildung von Körpertheilen bei Strudelwürmern. in: S.B. Niederrhein. Ges. Natur- und Heilk. 1899.

²⁹ HALLEZ, P., Régénération et hétéromorphose. in: Rev. scientif. (4) V. 12. 1899.

wird nur eine dem vorhandenen Stück entsprechende Menge neuen Materials hinzugebildet, so daß die Schnittebene ungefähr zur späteren Medianebene wird. Man sieht aus den angeführten Beispielen, daß die Planarie die Fähigkeit besitzt, fast an allen Stellen ihrer Ventralfläche einen neuen Pharynx zur Entwicklung zu bringen und zwar sowohl im alten, als in dem durch Regeneration neu erzeugten Gewebe. Dagegen scheint es, daß das Gehirn und die Augen nur im neu erzeugten Gewebe zur Entwicklung kommen können. Höher specialisirte Körperpartien (z. B. der Rüssel oder das vordere Körperende) zeigen ein mangelhaftes Regenerationsvermögen. Im Allgemeinen aber haben die Planarien eine regenerative Plasticität, welche völlig an die der Eier und Furchungsstadien vieler Formen oder an die der Protozoen erinnert, bei denen auch fast jedes beliebige kernhaltige Stück des Körpers sich zu einem verkleinerten Ganzen umgestalten kann (MORGAN).

Über die Regeneration von *Hydra*, seit TREMBLEY vielfach untersucht, liegen bedeutsame neuere Studien von FLORENCE PEBBLES, RAND³⁰ und WETZEL vor. Hier scheinen Zelltheilungs- und Wachstumsprocesse bei der Herstellung des neuen Individuums zunächst noch mehr in den Hintergrund zu treten als bei *Planaria*. Es war schon TREMBLEY bekannt, daß längsgetheilte Hydren sich einrollen und durch Verlöthung der Wundränder zu einem Polypen von engerem Caliber werden. Den gleichen Proceß der Wundheilung beobachtete NUSSBAUM an Theilstücken der verschiedensten Art, die sich später zu vollständigen Hydren ergänzten. Nach PEBBLES stellen die kleinsten zur Regeneration fähigen Stücke eine Kugel von $\frac{1}{6}$ mm Durchmesser dar; dieselben produciren ein Hypostom und nur einen Tentakel. Einzelne abgeschnittene Tentakel scheinen nicht regenerationsfähig zu sein; daß aber ein Tentakel gleichwohl in anderer Weise verwendet werden kann, also umdifferenzirungsfähig ist, beweisen gewisse Versuche von RAND, denen auch deßhalb ein besonderes Interesse zukommt, weil die Längsachse des neuen Individuums hier scheinbar zur ursprünglichen Längsachse senkrecht gestellt ist. Es wurde das Vorderende einer *Hydra* durch einen Schnitt dicht hinter dem Tentakelkranz abgetrennt. Die Wunde verheilte und das Stück streckte sich in die Quere, wodurch die Tentakel in zwei Gruppen zu je 4 angeordnet wurden. Die eine derselben wurde zum neuen Tentakelkranz, indem in ihrer Mitte ein neues Hypostom erzeugt wurde. Die Tentakel der anderen Gruppe vertheilten sich auf dem hinteren

³⁰ RAND, H. W., Regulation of graft abnormities in *Hydra*. in: Arch. Entw.-Mech. V. 9. 1899.

Körperabschnitte und fielen einer Rückbildung anheim, wobei offenbar ein Tentakel dieser Gruppe das hintere Körperende der neuen *Hydra* lieferte. Hier müssen wesentliche Umdifferenzirungen stattgefunden haben, wenn das Ectoderm der Tentakel zur drüsigen Basalscheibe werden konnte. Es geht übrigens auch aus den Versuchen von WETZEL hervor, daß die Basalscheibe von beliebigen Stellen der Körperwand neu gebildet werden kann.

Am reinsten tritt der reparative Charakter bei der Neubildung der Köpfehen von *Tubularia* zu Tage, sei es nach dem gelegentlich eintretenden spontanen Abwerfen, sei es nach künstlicher Amputation der Köpfehen. Es wurde durch LOEB nachgewiesen, daß kopflose Stammstücke sowohl am oralen, als auch am aboralen Ende einen neuen Hydranthen zu erzeugen im Stande sind, wenn die Amputationsstelle mit dem Seewasser in Berührung bleibt. Durch die Untersuchungen von E. BICKFORD, welche DRIESCH bestätigte, wurde erwiesen, daß die neuen Hydranthen nicht durch einen Sprossungsvorgang erzeugt werden, sondern durch Umdifferenzirung des Gewebes im Bereiche eines bestimmten an die Amputationsstelle grenzenden Abschnittes des Stammes. Es wurde an *Cordylophora* nachgewiesen, daß die Erzeugung des neuen Hydranthen sich nicht auf Kosten vorhandener undifferenzirter Zellen vollzieht, sondern unter Betheiligung sämtlicher vorhandener Zellen im Reparationsbezirke. Man bemerkt nach Verheilung der Wunde daselbst das Auftreten stärkerer rother Pigmentirung. Sodann werden die Anlagen der beiden Tentakelkränze als zwei aus pigmentirten Längsstreifen bestehende Ringe sichtbar. DRIESCH wies nach, daß die Tentakel als Längswülste angelegt werden und sich gewissermaßen vom Körper abspalten. Wird der Schnitt schief gelegt, so werden auch die Tentakelkränze entsprechend schief angelegt; demzufolge steht der neue Hydranth in geneigter Stellung zur Längsachse des Stammes. Das Hervorrücken des neuen Hydranthen erfolgt durch eine Streckung des zunächst gelegenen Stammesabschnittes. DRIESCH, welcher den Gesetzen der Reparation bei dieser Form durch eine Reihe von Experimenten nachzugehen versuchte, konnte nachweisen, daß die Natur sich auch zu helfen weiß, wenn ihr nur ein Stammesabschnitt zu Gebote steht, der kleiner ist als die normale Ausdehnung der Reparationszone. Es werden in diesem Falle proportional verkleinerte Hydranthen gebildet. Hier sei auf die ganz ähnlichen, von SEELIGER³¹ studirten Regenerationserscheinungen der Köpfehen von *Pedicellina* hingewiesen.

³¹ SEELIGER, O., Die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprocten Bryozoen. in: Zeit. wiss. Zool. V. 49. S. 168 u. ff. 1889.

Die Erscheinungen der echten Regeneration sowohl, als die der Reparation deuten darauf hin, daß die Determination der Zellen für ein bestimmtes Schicksal zunächst auf abhängiger Differenzirung beruht. Wir können vielleicht annehmen, daß sämtliche Ectodermzellen der *Hydra* unter einander vertauschbar sind (obgleich dies nicht ganz sichergestellt erscheint) und daß es von ihrer Lage im Ganzen des neu herzustellenden Individuums abhängt, ob sie zu einer Drüsenzelle der Fußscheibe wird oder an der Bildung eines Tentakels oder des Hypostoms participirt. Die Ectodermzellen sind demnach unter einander vollkommen vertauschbar, sie verhalten sich hinsichtlich ihrer virtuellen Eigenschaften oder ihrer prospectiven Potenz (mit welchem Namen DRIESCH das mögliche Schicksal einer Zelle im Entwicklungsgange bezeichnet hat) unter einander gleich. Derartige Zellcomplexe hat DRIESCH als äquipotentielle Systeme bezeichnet.

Über das wirkliche Schicksal oder die actualle Differenzirung (HATSCHKE) der Zellen eines äquipotentiellen Systems entscheidet sonach die Lage derselben im Ganzen. »Wenn wir also die Frage aufstellen,« sagt HATSCHKE³², »warum die eine Körperzelle diese, die andere jene Veränderung erfährt, so werden wir als eine Hauptursache die Beziehung der Zelle zunächst zu ihren Nachbarzellen und weiter zum Ganzen des Körpers bezeichnen.« Den gleichen Gedanken hat DRIESCH für die Embryonen vieler Formen formulirt in dem bekannten Satze: »Die prospective Bedeutung jeder Blastomere ist eine Function ihrer Lage im Ganzen«, wobei mit dem Ausdrucke Function ein Abhängigkeitsverhältnis allgemeiner und unbestimmter Art gedacht ist. Wir werden später zu begründen haben, in wie weit dieser Satz gewissen Einschränkungen unterliegt.

Es zeigt sich hier demnach ein gewisser räthselhafter Einfluß des Ganzen auf seine Theile. Wir sind genöthigt, differenzirende Wechselbeziehungen aller Theile oder wenigstens bestimmter Theile des Körpers unter einander anzunehmen. Auf der Wirksamkeit dieser Wechselbeziehungen beruht die Determinirung eines Theils des Körpers für ein bestimmtes Schicksal. Über die Art dieser Wechselbeziehungen sind wir derzeit nicht in der Lage irgend etwas auszusagen. Wir stehen hier vor dem Haupträthsel der Entwicklungsgeschichte.

Da die Fähigkeit, das Ganze nach gesetzten Verlusten in verkleinertem Maßstabe herzustellen, offenbar darauf zurückzuführen ist, daß eine bestimmte Structur des Ganzen durch Umordnung der einzelnen Theilchen in proportionaler Verkleinerung wieder erzeugt wird, und da wir sehen, daß die Fähigkeit zu derartigen regulatorischen

³² HATSCHKE, B., Lehrbuch der Zoologie. Jena. 1888-1891.

Umordnungen nur verhältnismäßig einfachen Organismen zukommt und mit zunehmender Complication eingeschränkt wird, so werden wir dazu geführt anzunehmen, daß im Verlaufe der Entwicklung thatsächlich neue Complicationen gesetzt werden. Es spricht wenigstens eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür, dass derartige Umordnungsprocesse nur an verhältnismäßig einfachen Structures möglich sind. Es wäre schwer vorzustellen, in welcher Weise complicirtere Structures mit solcher Gesetzmäßigkeit und Sicherheit in jedem einzelnen Falle nach beliebig gesetzten Störungen das Richtige zu treffen im Stande wären. Für diese Auffassung scheinen besonders Versuche zu sprechen, welche an späteren Entwicklungsstadien der Echinodermen und Amphibien vorgenommen wurden und sich auf die Processe der Organbildung beziehen. Sie lehren eine zunehmende Einschränkung der prospectiven Potenzen der embryonalen Zellen.

Über die Potenzen embryonaler Organzellen.

Das Blastulastadium der Echiniden und Asteriden muß, wenn es eben erst die Eihaut verlassen hat, nach den Versuchen von DRIESCH als ein äquipotentielles System betrachtet werden. Zerschneidet man solche Blastulae, so bilden sich aus den Theilstücken nach Verheilung der Wunde kleine Blastulae, welche normal gastruliren und einen Miniaturpluteus resp. eine Miniaturbipinnaria liefern. Da die Schnitt-richtung bei diesen Versuchen eine ganz beliebige war, so ergibt sich, dass auch isolirte animale Hälften normale Gastrulae zu liefern im Stande sind. Von dem Momente an, in welchem die Mesodermbildung begonnen hat oder die ersten Stadien der Gastrulation zu erkennen sind, erhalten wir bei Durchschneidungsversuchen andere Resultate. Animale Hälften sind jetzt nicht mehr im Stande nochmals zu gastruliren, und andererseits ist natürlich ein isolirter Urdarm nicht im Stande, das Ectoderm aus sich zu regeneriren. Die prospective Potenz der Blastulazellen hat also eine Einschränkung erfahren. Ectoderm- und Entodermzellen können sich von nun an nicht mehr vertreten.

Durch diese Versuche sowie durch die von DRIESCH unter Wärmeeinwirkung erhaltenen Larven ohne Darmcanal (Anenterien) wird ferner bewiesen, daß die weitere Entwicklung des Ectoderms (die Ausbildung der bilateral entwickelten Wimperschnur, der Arme, der Mundbucht u. s. w.) von dem Vorhandensein eines normal entwickelten Darmcanals nicht abhängig ist.

»Sind also die Organe ihrer Anlage nach ausnahmslos die Folgen correlativen Geschehens im weitesten Sinne, so sind sie in

ihrer Ausbildung im wahren Worte Selbstdifferenzirungen« (DRIESCH).

DRIESCH konnte zeigen, daß derselbe Proceß fortschreitender Specificirung ursprünglich gleichartigen Materials, den wir bei der Entstehung von Ectoderm und Entoderm aus dem Blastulamaterial beobachten konnten, sich später im Bereiche dieser einzelnen Keimblätter wieder abspielt. Ursprünglich sind alle Zellen des Ectoderms unter einander prospectiv gleich, und dasselbe gilt für das Entoderm. Zerschneidet man Gastrulastadien, so wird das Ectoderm, sowie ihr Entoderm entsprechend den Bedürfnissen des verkleinerten Zustandes umgearbeitet, und es bildet sich ein kleiner normaler Pluteus. Die Ectodermzellen sind also noch unter einander sämmtlich vertretbar, und das Gleiche gilt für das Entoderm. Schneidet man vom Urdarm der *Asterias*-Larve das Endstück, welches die Cölomsäcke liefern soll, fort, so bildet sich ein verkleinerter Urdarm aus, dessen blindes Ende nun die Cölomsäcke entstehen läßt. Letztere gehen demnach in diesem Falle aus Zellen hervor, welche bei normaler Entwicklung an der Bildung des eigentlichen Darmcanals participirt hätten. Waren aber die Cölomsäcke bereits gebildet, so ist nach Entfernung derselben der übrig bleibende Abschnitt des Darmcanals (der sog. secundäre Urdarm) nicht mehr im Stande die Cölomsäcke neu zu produciren, obgleich er sich im Übrigen normal weiter entwickelt.

Wir haben demnach hier das Bild einer stetig fortschreitenden Specification unter Einschränkung der prospectiven Potenz der einzelnen Zellen. Ursprünglich sind sämmtliche Entodermzellen unter einander gleich und vertretbar; nach dem Auftreten der Cölomsäcke sind secundärer Urdarm und Cölomanlage von einander geschieden. Aber wir dürfen vermuthen, daß die Zellen dieser beiden Organe sich anfangs noch unter einander prospectiv gleich verhalten, bis durch später inducirte Differenzirungen (Gliederung in die drei Darmabschnitte, Abschnürung des Hydrocöls u. s. w.) auch hier aus ursprünglich gleichwerthigem Material Differentes producirt wird. Die erste Entstehung dieser Differenzirungen ist auf correlative Wechselwirkungen zurückzuführen, während bei ihrer weiteren Entwicklung ein ziemlicher Grad von Selbständigkeit vorherrschen kann.

Es muß hinzugefügt werden, daß die bei fortschreitender Differenzirung zu beobachtende Beschränkung der prospectiven Potenzen sich in manchen (vielleicht in vielen) Fällen als eine durchaus absolute erweist. Nie ist eine Entodermzelle von *Hydra* — so viel wir wissen — im Stande, sich in eine Ectodermzelle umzuwandeln und umgekehrt. Bei den Bryozoen und Tunicaten dagegen ist — wie aus den Vor-

gängen der Knospung zu entnehmen ist — diese Beschränkung nicht durchgeführt, und auch für die Cölenteraten wäre die von CHUN beobachtete Knospung von *Margelis* heranzuziehen. Es treten hier oft noch in späten Stadien der Ontogenese productive Fähigkeiten der Keimblätter zu Tage, die wir ihnen in keiner Weise zugemuthet hätten, wie z. B. bei den Tunicaten, bei denen ein dem Entoderm entstammendes Säckchen entgegen den Verhältnissen bei normaler Entwicklung aus dem Ei Perithoracalräume und ein Neuralrohr zu bilden im Stande ist. Die regenerativen oder productiven Fähigkeiten der Keimblätter zeigen sich hier vielfach in wunderbarer Unabhängigkeit von den Vorgängen der actualen Differenzirung, eine Thatsache, welche die von ROUX aufgestellte Trennung der normalen oder typischen Entwicklung von der atypischen oder indirecten Form der Entwicklung und die zur Erklärung derselben herangezogene Fiction besonderer Ersatzdeterminanten oder Reserve-Idioplasmen einigermaßen erklärlich erscheinen lassen.

Den oben beschriebenen ganz analoge Verhältnisse finden wir an dem Amphibienei. Blastula- und Gastrulastadien, welche durch den Austritt von Extraovaten nach Anstich verkleinert worden sind, sind im Stande durch regulatorische Umordnung unter andersartiger Verwendung ihres Zellenmaterials einen normalen verkleinerten Embryo zu liefern. Hier sind also offenbar noch die Ectoderm- und Entoderm-elemente je unter einander von gleicher prospectiver Potenz. Dagegen scheint aus gewissen Versuchen von SAMASSA³³ hervorzugehen, daß die Scheidung der Potenzen der Ectoderm- und Entodermzellen hier schon in frühen Stadien (8 zelliges Stadium) sich vollzieht. Auch den Extraovaten kommt, wie wir durch Versuche von ROUX und BARFURTH wissen, eine gewisse Fähigkeit zur Entwicklung zu. ENDRES³⁴ beobachtete an derartigen gestielten Extraovaten die Bildung einer selbständigen Medullarplatte.

Ein besonderes Interesse kommt den Einschnürungsversuchen an Tritoneiern zu, wie sie von O. HERTWIG, v. EBNER, ENDRES und SPEMANN³⁵ angestellt wurden. Schnürt man die Embryonen im Zweizellenstadium längs der ersten Furche ein und zerschnürt sie im Blastulastadium durch stärkeres Anziehen der Ligatur vollends, so

³³ SAMASSA, P., Studien über den Einfluß des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. 2. Amphibien. in: Arch. Entw.-Mech. V. 2. 1895.

³⁴ ENDRES, H., Über Anstich- und Schnürversuche an Eiern von Triton taeniatum. in: Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Cult. 1895.

³⁵ SPEMANN, H., Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen. in: S. B. phys. med. Ges. Würzburg. 1900.

gehen aus den beiden Hälften ganze Embryonen von halber Größe hervor (ENDRES, SPEMANN). Zerschnürt man einen Embryo zur Zeit der Ausbildung der Medullarplatte in querer Richtung, so bildet »das vordere Stück einen normalen Kopf mit Augen, Riechgruben, Hörblasen und einem Stückchen Chorda; das hintere Stück entwickelt sich so, als ob das jetzt vorderste Ende der Medullarplatte ein normales Vorderende wäre. Die Hörblasen legen sich in der normalen Entfernung vom Vorderende an, das Hirn zeigt eine typische Nackenbeuge und vorn beiderseits Ausbuchtungen; die Chorda, welche offenbar zur Zeit der Durchschnürung schon angelegt war, bildet ihr überschüssiges vorderstes Stück zurück« (SPEMANN).

Zerschnürt man jedoch in einem etwas späteren Stadium, wenn die Medullarwülste deutlich sichtbar werden, so erhält das hintere Stück keine neue Kopfanlage. Es entwickelt sich weiter, wie wenn es noch im Zusammenhang mit dem vorderen geblieben wäre. Aus diesen Versuchen von SPEMANN ergibt sich demnach auch eine Abnahme der regulatorischen Umbildungsfähigkeit der Medullaranlage mit fortschreitender Entwicklung.

Hier wären noch anzuschließen gewisse Beobachtungen und Experimente von ROUX, O. HERTWIG, MORGAN an Amphibienembryonen, von MORGAN und KOPSCH an Teleosteeiern, von KASTSCHENKO, RÜCKERT, KOPSCH an Selachiern und von PEEBLES und KOPSCH am Hühnchenembryo u. A., z. Th. angestellt im Hinblick auf die sog. Concrescenztheorie, welche auch gewisse Aufschlüsse über die Potenzen embryonaler Zellen ergeben haben.

Die Potenzen der Blastomeren.

Mit besonderer Vorliebe hat sich die Thätigkeit der Forschung auf unserem Gebiete den ersten Furchungsstadien zugewandt. Die Einfachheit der Verhältnisse ließ hier am ehesten klare Resultate erwarten und zwar um so mehr, als die Eier vieler Formen sich der experimentellen Untersuchung als verhältnismäßig leicht zugänglich erwiesen. Allerdings müssen wir im Auge behalten, daß den ersten Entwicklungsstadien vielfach ein exceptioneller Charakter anhaftet, indem durch die Versorgung des Eies mit Nährmaterial, durch Aufnahme von Follikelzellen ins Innere des Embryos, durch Schutz- und Hüllenbildungen, durch placentare Verwachsungen u. s. w. Bedingungen besonderer Art geschaffen werden, welche das Bild ursprünglicher Einfachheit stören. In diesem Sinne hat O. HERTWIG das Ei als eine Form bezeichnet, welcher sich der Embryo anzupassen hat.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei gewissen Formen, bei denen die Furchung einen deutlich determinirenden Charakter besitzt, z. B. bei den Anneliden und Mollusken gewisse Differenzirungen bereits durch besonders localisirte Structuren im Ei-plasma vorbereitet erscheinen.

Man hat den Antheil, welchen die einzelnen Partien des Keimes an der Entwicklung des Ganzen nehmen, durch verschiedenartige Experimente zu ermitteln gesucht, die sich nach folgenden Gesichtspunkten gruppiren lassen:

I. Ausschaltungsexperimente. Es wurden einzelne Theile des Keimes aus dem Entwicklungsgange ausgeschaltet und beobachtet, ob dementsprechende Defecte am Embryo zu bemerken seien. Hierher gehören alle Experimente, die unter Abtödtung oder Isolation der Blastomeren vorgenommen wurden. Die ersten derartigen Versuche wurden von HÆCKEL an Siphonophoren ausgeführt.

II. Umlagerungsexperimente. Es wurden die Partien des Keimes gegen einander abnorm verlagert und untersucht, ob dementsprechende Verlagerungen der Theile des entwickelten Stadiums zu beobachten seien. Hierher sind zu rechnen alle Experimente mit abnormer Gravitationswirkung am Froscheie, die Experimente über Furchung unter Pressung, die verschiedenen Versuche über die Folgen eines Derangements der Blastomeren durch mechanische Einwirkung, Wärme, veränderten Salzgehalt u. s. w.

III. Verwachsungsexperimente oder embryonale Transplantationen. Hier handelt es sich mehr um zufällige Befunde oder Beobachtung an sog. Naturexperimenten, wie bei den Rieseneiern von *Ascaris* oder den verschmolzenen Blastulis von *Mitrocoma annae* u. s. w.

Die Untersuchungen haben ergeben, daß die Eier verschiedener Formen in Bezug auf das entwicklungsmechanische Vermögen ihrer einzelnen Theile sich verschieden verhalten, in so fern manchen Formen eine weitgehende Fähigkeit der Umdifferenzirung zukommt, welche sie in Stand setzt, das Ganze des Keimes nach gesetzten Verlusten in verkleinertem Maßstabe wiederherzustellen oder eventuell Derangements ihrer Theile wieder auszugleichen, während anderen Formen die Fähigkeit zu einer derartigen regulatorischen Umordnung nur in gemindertem Maße zukommt, eventuell vollständig fehlt. Wir werden vielleicht vermuthen dürfen, daß im ersteren Falle die Plasmastructur des Eileibes, durch welche die Auslösungsfactoren für die nächstfolgenden Differenzirungsprocesse gegeben sind, eine einfache, im letzteren eine complicirtere ist, obgleich wir uns davor hüten müssen,

eine allzugroße Complication des Eibaues ohne genügende Beweise anzunehmen.

Wir müssen demnach die verschiedenen Formen gesondert und in einzelnen Gruppen betrachten:

1) Formen, bei welchen isolirte Blastomeren der ersten Furchungsstadien sich sofort nach der Isolirung abrunden und als verkleinertes Ganzes constituiren. Die Furchung ist ein vollkommenes Abbild des normalen Furchungsprocesses in verkleinerten Dimensionen. Es resultirt ein verkleinerter normaler Embryo. Hierher gehören die Eier der Hydromedusen nach den Untersuchungen von MARTHA BUNTING an *Hydractinia* und von ZOJA an *Clytia*, *Laodice*, *Mitrocoma*, *Liriope* und *Geryonia*. ZOJA isolirte mit Nadeln $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{8}$ und $\frac{1}{16}$ Blastomeren und konnte aus diesen noch entsprechend verkleinerte Planularlarven erziehen. Aus den isolirten Blastomeren des zweizelligen und vierzelligen Stadiums wurden noch Hydroidpolypen erzogen (bei *Clytia*), bei *Liriope* aus der isolirten $\frac{1}{2}$ Blastomere eine kleine Meduse mit 4 primären Tentakeln. Die Furchung war in allen Fällen das vollkommene verkleinerte Abbild der normalen.

Entweder sind demnach bis zum 16zelligen Stadium der Furchung die Zellen überhaupt noch nicht different geworden, oder, wenn dies der Fall ist, so haben sie doch noch die Fähigkeit den ursprünglichen Zustand der Eizelle in sich wieder herzustellen.

Die Thatsache, daß ZOJA aus $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{4}$ Blastomeren noch Hydroidpolypen (resp. Medusen) erziehen konnte, während aus $\frac{1}{8}$ und $\frac{1}{16}$ Blastomeren nur Planulae erzeugt wurden, die sich nicht weiter entwickelten, ist vielleicht im Sinne einer mit fortschreitender Furchung abnehmender Fähigkeit der Regeneration zu deuten in Folge einer zu weit gediehenen Differenzirung der Zellen (vielleicht aber auch nur als Folge zu geringen vorhandenen Materials?).

Wir können ferner schließen, daß das Vorhandensein sämtlicher Blastomeren des Keims für die Erhaltung der Gestalt und der typischen Anordnung der Substanzen in jeder Blastomere nothwendig ist. Von letzteren hängt aber der jeweilige Determinationszustand der einzelnen Blastomeren ab. In wie weit noch andere gestaltende Wirkungsweisen zwischen den Blastomeren in Action sind, geht aus den Versuchen nicht hervor.

Ebenso verhalten sich die Teleosteereier nach den Versuchen von MORGAN an *Fundulus*. Man kann hier im zweizelligen Stadium durch Anstechen mit einer Nadel und darauffolgendem Druck eine Blastomere zum Ausfließen bringen. Die zurückbleibende Blastomere

furcht sich wie eine normale Keimscheibe und liefert einen normalen verkleinerten Embryo.

Es ist zu erwähnen, daß bei dieser Form weitgehende Deformationen der Keimscheibe durch Pressung, Einschnürung, Entfernung von Nahrungsdotter u. s. w. den normalen Entwicklungsgang in keiner Weise beeinflussen.

2) Formen, die sich in vielen Fällen wie die der ersten Gruppe verhalten, bei denen aber gelegentlich eine Neigung zur Defectfurchung hervortritt. Sie liefern durch früher oder später eintretende regulative Umordnung normale Embryonen. In erster Linie ist hier Amphioxus zu erwähnen. Nach WILSON furchen sich isolirte Blastomeren des zweizelligen Stadiums vollkommen nach dem normalen Typus und liefern normale Embryonen von halber Größe, deren Entwicklung bis zum Stadium mit der ersten Kiemenspalte verfolgt wurde. In manchen Fällen war die Furchung zu Anfang eine Halfurchung. Das letztere kam bei isolirten $\frac{1}{4}$ Blastomeren häufiger zur Beobachtung, obgleich auch hier die Furchung von Anfang an das verkleinerte Bild der normalen Furchung wiederholen kann. Die aus $\frac{1}{4}$ Blastomeren gezogenen Larven entwickelten sich nicht so weit wie die $\frac{1}{2}$ Larven. Bei isolirten $\frac{1}{8}$ Blastomeren stimmt die Furchung niemals mit der des normalen Eies überein. WILSON erhielt aus diesen nur in wenigen Fällen kleine Blastulae, die sich nicht weiter entwickelten. Meist kam es nur zur Bildung von gekrümmten Epithelplatten. Dagegen hat DRIESCH³⁶ $\frac{1}{8}$ Gastrulae mit weitem Blastoporus gezogen. Ferner erhielt DRIESCH normale ganze Larven aus achtzelligen Stadien, deren Zellen »durch Schütteln zum Auseinanderfallen in eine Ebene gebracht wurden, also in ihrer gegenseitigen Lagerung gestört worden waren«.

3) Formen, bei denen das Eintreten von Halbentwicklung oder verkleinerter Ganzbildung von den Umständen des Versuches abhängt. Hierher sind die Amphibieneier zu rechnen. Die zweizelligen Stadien von Triton verhalten sich bei den Schnürversuchen, wie sie von ENDRES und HERLITZKA im Anschlusse an O. HERTWIG angestellt wurden, vollständig wie die von Amphioxus. Es gelang HERLITZKA, die $\frac{1}{2}$ Blastomeren von Triton durch eine Haarschlinge von einander zu trennen. Sie rundeten sich ab, furchten sich wie ganze Eier und lieferten normale Embryonen und frei-

³⁶ Die bezüglichen Angaben finden sich bei HERBST, Exper. Untersuch. u. s. w. III—IV. Th. in: Arch. Entw.-Mech. V. 2. p. 505. Anm., ferner bei DRIESCH, Betracht. über die Organisation des Eies und ihre Genese. in: Arch. Entw.-Mech. V. 4. p. 83. Anm.

schwimmende Larven. Dagegen erhielt Roux, indem er eine $\frac{1}{2}$ Blastomere des Froscheies durch Einstechen einer erhitzten Nadel abtödtete, seine bekannten Hemiembryonen, welche sich erst später durch die geheimnisvollen Vorgänge der Postgeneration³⁷ zu ganzen Embryonen ergänzten. Die Resultate von Roux wurden von HERTWIG in Frage gestellt, aber durch die Nachuntersuchung von WALTER und ENDRES bestätigt. HERTWIG selbst scheint bei seinen Versuchen einen Hemiembryo lateralis erhalten zu haben. Ebenso beobachtete BARFURTH einen Hemiembryo dexter des Axolotls.

Die Entstehung eines Hemiembryo bei den Versuchen von Roux ist offenbar darauf zurückzuführen, daß die Gestalt der nicht operirten Blastomere und die entsprechende Anordnung ihrer Substanzen nach erfolgter Operation die gleiche geblieben ist, wie bei normaler Entwicklung. Nur in so fern die Erhaltung dieses Zustandes durch das Vorhandensein der zweiten (operirten) Hälfte bedingt ist, liegt hier abhängige Differenzirung vor. Im Übrigen beweist die Ausbildung eines Hemiembryos einen hohen Grad von Selbstdifferenzirung der beiden Antimeren des Amphibienembryos. Das Gleiche gilt für die Körpervierviertel.

Aus den Versuchen von MORGAN und denen von O. SCHULTZE, welche von WETZEL bestätigt wurden, ergibt sich, daß es möglich ist die normale Halbei-Anordnung der beiden $\frac{1}{2}$ Blastomeren durch abnorme Gravitationswirkung derart zu stören, daß eine Umarbeitung der beiden Körperhälften im Sinne der Herstellung einer verkleinerten Ganzbildung erfolgt. Es ist möglich, daß die Differenzen zwischen den Beobachtungen von O. HERTWIG und ROUX zum Theil auf diesen Factor zu beziehen sind.

MORGAN beobachtete, daß Froscheier, welche nach der Operation (Abtödtung einer $\frac{1}{2}$ Blastomere mit der erhitzten Nadel) in normaler Stellung mit dem schwarzen Pole nach aufwärts erhalten wurden, vielfach reine Hemiembryonen lieferten, während solche Eier, die nach der Operation mit dem weißen Pole nach aufwärts gedreht wurden und somit eine Rotation ihres Eiinhaltes erfuhren, eine

³⁷ Diese letzteren stehen offenbar der echten Regeneration sehr nahe. Mag hierbei das Zellenmaterial durch Überwandern von Zellen (Kernen?) aus der nicht operirten Hälfte in die wiederzubelebende Dottermasse stammen oder zum Theil (wie zu vermuthen ist) von Abkömmlingen des Furchungskernes der operirten Hälfte selbst, immer haben wir es mit einem undifferenzirten Zellenmaterial zu thun, welches sich unter dem differenzirenden Einflusse der gesunden Hälfte entsprechend anordnet. Es sei erwähnt, daß ROUX in einzelnen Fällen eine Ergänzung der fehlenden Körperhälfte unter Ausschluß des Materials der operirten Hälfte beobachtet hat (hemiooplastische Postgeneration).

Neigung zur Entwicklung verkleinerter Ganzbildungen erkennen ließen. Ähnlich verfuhr O. SCHULTZE, indem er Froscheier zwischen horizontalen Platten preßte und nach Eintritt der Zweitheilung mit dem weißen Pole nach aufwärts drehte. Unter diesen Umständen ergab sich ein gewisser Procentsatz von Doppelsembryonen. Die Untersuchungen von SCHULTZE wurden durch WETZEL bestätigt und ergänzt.

An die Ergebnisse HERLITZKA's schließen sich die oben erwähnten Schnürversuche von ENDRES und SPEMANN an, durch welche ein weitgehendes Regulationsvermögen des Amphibienembryos noch im Stadium der Blastula und darüber hinaus erwiesen wurde.

Es sei hier noch der Versuche SAMASSA's³⁸ gedacht, aus denen hervorzugehen scheint, daß durch die dritte Furche qualitativ verschiedenes Material den Zellen der animalen und vegetativen Hälfte zugeteilt wird, woraus sich die Thatsache erklärt, daß jede dieser Hälften das Ganze des Embryos nicht mehr aus sich zu reconstruieren im Stande ist.

4) Formen, bei denen isolirte Blastomeren zunächst mit Halbfurchung (resp. Viertelfurchung) einsetzen, um erst später die regulatorische Umordnung zum verkleinerten Ganzen durchzumachen.

Hier sind zunächst die Ascidien zu nennen. Nach den Angaben von DRIESCH, welcher die Versuche von CHABRY kontrollirte, folgt die Furchung isolirter $\frac{1}{2}$ Blastomeren von *Phallusia mamillata* nicht völlig dem reinen Typus der Halbfurchung. Regulatorische Umordnungen verursachen hier von Anfang an eine compacte Lagerung der Blastomeren. Später hat DRIESCH gelegentlich geäußert, daß die Furchung der Ascidien doch im Allgemeinen dem Typus der Halbfurchung zuzurechnen sei. Zu dem gleichen Resultate kam neuerdings CRAMPTON an *Molgula manhattensis*. Es resultiren aus diesen Furchungsstadien verkleinerte ganze Gastrulae, welche sich zu vollkommenen verkleinerten Larven metamorphosiren, die allerdings durch untergeordnete Defecte (fehlerhafte Ausbildung der Sinnesblase, Fehlen des Otolithen und einer oder zweier Haftpapillen) auffällig sind. Diese Defecte werden von DRIESCH auf abnorme Entwicklungsbedingungen (Unterbleiben der Sprengung der Eihülle) zurückgeführt. Wenn sich die Angabe von CHABRY bestätigte, daß derartigen Larven gelegentlich nur eine Cloakeneinstülpung zukommt, so würde sich ihr

³⁸ SAMASSA, P., Studien über den Einfluß des Dotters u. s. w. II. in: Arch. Entw.-Mech. V. 2. 1896.

Charakter doch mehr dem der Halbbildungen zuneigen, als dies derzeit von DRIESCH angenommen wird.

Zu dieser Gruppe sind auch die Echiniden zu rechnen. Wie aus den bekannten Versuchen von FIEDLER, DRIESCH und ZOJA hervorgeht, furchen sich isolirte $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{4}$ Blastomeren zunächst so, wie wenn sie noch im Verbande des Ganzen geblieben wären. Es entsteht demnach aus der isolirten $\frac{1}{2}$ Blastomere zunächst ein halbkugelförmiges Furchungsstadium mit offener Furchungshöhle. Erst in späteren Stadien der Furchung schließt sich die Öffnung der Furchungshöhle durch Gleiten der Zellen, und es resultirt eine verkleinerte normale Blastula, aus welcher eine normale Gastrula und ein normaler verkleinerter Pluteus hervorgeht. Die Isolation der Blastomeren wurde in diesen Fällen durch Präparation mit Nadeln oder durch Schütteln erzielt. DRIESCH erhielt aber auch ganz übereinstimmende Resultate an Material, an welchem die Trennung der Blastomeren durch Wärmeeinwirkung bewirkt worden war.

In manchen Fällen kommt es bei *Echinus* (gewöhnlich bei *Sphaerechinus*) zu keiner Ausbildung von halbkugelförmigen Furchungsstadien, sondern der Keim hat von Anfang an einen mehr compacten Charakter, indem durch frühzeitiges Gleiten der Zellen ein innigerer Anschluß derselben bewerkstelligt wird. Auch hier hat die Furchung in Hinsicht auf Zahl und Merkmale der Zellen den Charakter der Halbfurchung.

Natürlich liefern auch Theile späterer Furchungsstadien normale Pluteuslarven, was nach dem oben über die Entwicklung von Theilstücken der Blastulae Gesagten nicht überraschen kann. Man kann durch Schütteln oder durch Präparation im 16zelligen Stadium die 4 Mikromeren entfernen, ohne das Entwicklungsergebnis zu schädigen; isolirte animale oder vegetative Hälften entwickeln sich zu ganzen Larven (DRIESCH).

Von großem Interesse ist es, daß die einzelnen Blastomeren eine weitgehende Verlagerung gegen einander erfahren können, ohne daß die Entwicklung des Pluteus irgendwie gestört wäre. Derartiges hat DRIESCH durch Wärmeeinwirkung und durch Schütteln erzielt. Obgleich die Blastomeren hier oft völlig regellos durch einander gewürfelt erscheinen, entwickelt sich doch eine normale Blastula, die zur Gastrula und im Weiteren zum Pluteus führt. Die Verhältnisse erinnern hier vollständig an die Blastomerenanarchie, welche METSCHNIKOFF für die Furchung von *Oceania armata* und für Planarien beschrieben hat. Es ist nicht bekannt, in welcher Weise hier eine der Norm entsprechende oder ihr sich nähernde Anordnung der Zellen wiederhergestellt wird. Man wäre versucht hier der von ROUX erkannten

Fähigkeit der »Selbstordnung« der Furchungszellen eine gewisse Bedeutung zuzuschreiben, einem Princip, welches bereits von BARFURTH für das Arrangement der Keimblätter in Extraovaten von Amphibien-eiern in Anspruch genommen wurde. Diese Ansicht erfährt durch neuere Versuche von RHUMBLER eine beträchtliche Unterstützung. »Was zusammengehört, wie die Ectodermzellen, sucht sich cytologisch wieder zu vereinigen, wenn es gewaltsam getrennt wird.« (RHUMBLER.) Zu der gleichen Ansicht wurde v. EBNER durch seine Erfahrungen an den Furchungsstadien von *Triton* geführt. ZUR STRASSEN schreibt den Blastomeren thatsächlich einen Instinct zu, vermöge dessen sie das Richtige zu treffen im Stande sind.

5) Formen, bei denen nach künstlich gesetzten Defecten am Keime entsprechend defective Embryonen und Larven erzeugt werden und eine Wiederherstellung des Ganzen nur in sehr späten Stadien oder überhaupt nicht zur Beobachtung kommt. Hierher sind die Ctenophoren, Mollusken, Anneliden und Nematoden zu rechnen. In diesen Gruppen tritt der Mosaikcharakter der ersten Entwicklungsvorgänge mit besonderer Prägnanz zu Tage. Die Furchungszellen zeigen sich schon frühzeitig für ein bestimmtes Schicksal determinirt. Eine gegenseitige Vertauschbarkeit oder Um-differenzirungsfähigkeit der Blastomeren ist hier nicht oder nur in untergeordnetem Maße vorhanden.

Über das Verhalten isolirter Blastomeren von Ctenophoren sind wir durch die Versuche von CHUN, DRIESCH und MORGAN, ZIEGLER und FISCHEL unterrichtet. Die Furchung isolirter $\frac{1}{2}$ Blastomeren ist eine typische Halfurchung, und es resultiren Larven, welche nach den wesentlichsten Organisationsverhältnissen als Halbbildungen bezeichnet werden müssen. Sie besitzen 4 Rippen und nur einen Tentakel. Allerdings geht ihre Organisation nach mancher Richtung über die einer genauen Körperhälfte etwas hinaus. So ist natürlich die Halbirungsebene von Ectoderm überhäutet, der Magen ist kein Halbrohr, sondern complet und in den Verhältnissen seines Ansatzpunktes und seiner Wachstumsrichtung etwas von der Norm abweichend. Vielfach wird außer den beiden normalen primären Entodermtaschen noch eine dritte kleine überzählige geliefert, was vielleicht so zu deuten ist, daß die Vertheilung des Entodermmaterials auf die einzelnen Entodermtaschen in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnis zur Ausbildung der Mageneinstülpung steht. Derartige »halbe Ctenophoren« können in diesem Zustande geschlechtsreif werden, sie scheinen aber nach den Mittheilungen von CHUN in späteren Stadien durch Regenerationsprocesse zu einer normalen ganzen Form vervollständigt zu werden. In gleicher Weise kann man aus isolirten $\frac{1}{4}$ Blastomeren

$\frac{1}{4}$ Larven mit 2 Rippen, aus den isolirten $\frac{1}{8}$ Blastomeren Ctenophoren mit nur einer Rippe hervorgehen sehen. Man kann $\frac{3}{4}$ oder $\frac{6}{8}$ Larven mit 6 Rippen produciren u. s. w. Die durch die Viertelung erzeugten Quadranten, sowie die durch darauffolgende Theilung producirten Octanten entsprechen hier durchaus den gleichnamigen Partien des ausgebildeten Körpers, und eine andersartige Verwendung des Materials kommt hier nur in geringem Maße in der Bildung der überzähligen Entodermtasche oder in der Ausbreitung des ectodermalen Epithels zur Beobachtung.

Von großem Interesse sind die Verlagerungsexperimente von FISCHEL. Sie beweisen, daß die Anlagen der 8 Rippen schon in den 8 Mikromeren gesondert gegeben sind und daß deren Entwicklung einen hohen Grad von Selbstdifferenzirung erkennen läßt. Verlagerung der Mikromeren führt zu einer entsprechenden Verlagerung der Rippen. Man kann z. B. die Mikromeren in 2 Gruppen aus einander drängen und erhält sodann eine Larve mit 2 Sinneskörpern, deren jeder mit 4 Rippen in Verbindung steht. Entfernung einer Makromere des 16zelligen Stadiums führt zwar zu gewissen Lageveränderungen, aber nicht zur Unterdrückung der entsprechenden Rippe, was auch darauf hindeutet, daß die Rippenanlage in der Mikromere gegeben ist, daß aber die Verlaufsrichtung der Rippen in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnis von dem Vorhandensein der Makromeren steht.

Über das Verhalten der Mollusken sind wir durch die Untersuchungen von CRAMPTON an der Gastropodenform *Ilyanassa* und einigen anderen von ihm zum Vergleiche herangezogenen orientirt. Isolirte Blastomeren zeigen hier typische Theilfurchung, d. h. sie furchen sich, wie wenn sie im Verbande des Ganzen lägen. Die einzelnen Blastomeren weisen hierbei allerdings nicht genau die gleichen Lagebeziehungen zu einander auf wie in der Norm. Es ist z. B. an einem Hemiembryo keine deutliche Halbirungsebene zu erkennen, weil die Blastomeren sich innig an einander schließen. Es kommt bei den $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{4}$ Embryonen schließlich zu einer vollständigen Überwachsung durch das Ectoderm, und auch Ansätze einer Wimperringbildung sind zu bemerken; aber weiter konnten die Embryonen nicht gezüchtet werden. Sie sterben ab, ohne daß ein Ersatz der fehlenden Theile in irgend einer Weise zu bemerken wäre.

Ilyanassa gehört zu jenen Gastropoden, bei denen in den ersten Stadien der Furchung ein besonderer »Dotterlappen« von den Furchungskugeln abgetrennt und sonach mit einer derselben vereinigt wird. Von den 4 erst gebildeten Makromeren liefert diejenige, welche den Dotterlappen mitbekommen hat, die Urmesodermzellen. Entfernt

man den Dotterlappen, so bilden die vier Makromeren vier ganz gleiche entodermale Mikromeren, und die Ausbildung von Urmesodermzellen und Mesodermstreifen unterbleibt. Wir müssen also schließen, daß die Ausbildung der Urmesodermzellen in irgend einem Verhältnis der Abhängigkeit von dem Vorhandensein des Dotterlappens steht.

Nach Untersuchungen von DRIESCH scheint *Myxostoma* sich hier anzuschließen, in so fern auch bei dieser Form differente Protoplasmapietäten der Eizelle, welche vielleicht eine ähnliche Bedeutung haben, zu unterscheiden sind.

Im Übrigen sind wir über die Potenzen der Blastomeren bei Anneliden und Nematoden nicht durch direct angestellte Experimente unterrichtet, und es beruht nur auf einem von dem Charakter der normalen Entwicklung abgeleiteten Analogieschlusse, wenn wir sie dieser Gruppe einreihen.

Aus der im Vorstehenden gegebenen Übersicht kann man entnehmen, daß die Eier der verschiedenen Formen bei Ausschaltungs- und Verlagerungsexperimenten ein verschiedenes Verhalten zeigen. Das eine Extrem ist durch die Medusen repräsentirt, bei denen sofort nach gesetzter Störung regulatorische Umordnungen zum verkleinerten Ganzen stattfinden; man könnte diese Formen als Regulationseier bezeichnen. Das andere Extrem vertreten die Gastropoden, bei denen derartige Prozesse fast vollständig fehlen. Man könnte hier von Mosaikieiern sprechen. Der Umstand, daß die beiden Gruppen durch mannigfaltige Übergänge verbunden erscheinen, deutet darauf hin, daß es sich hier nicht um principielle, sondern nur um graduelle Unterschiede handelt. In dem einen Falle, dem der Regulationseier, werden die ersten Differenzirungen ganz allmählich vorbereitet. Die Furchung liefert hier noch ein mehr gleichartiges Material; daher die Furchungsstadien, ja sogar das Blastulastadium sich hier mehr dem Begriffe des äquipotentiellen Systems nähern. Bei den Mosaikieiern treten die ersten Differenzirungen schon sehr frühzeitig zu Tage. Die Furchung hat hier einen entschieden determinirenden Charakter, und es scheint besonders der inäqualen Zelltheilung eine wesentliche Bedeutung für die Scheidung potentiell differente Theile des Keimes zuzukommen.

Im Übrigen glaube ich nicht, daß wir zwischen beiden Arten von Eiern irgend einen principiellen Unterschied zu statuiren berechtigt sind. In beiden Fällen dürfte die Determinirung irgend einer Zelle oder Zellengruppe für ein bestimmtes Schicksal auf Correlationen, d. h. Wechselwirkungen zwischen denselben und ihrer Umgebung, auf einem räthselhaften Einfluß des Ganzen auf seine Theile zurückzuführen sein. Ihre prospective Bedeutung ist eine Function ihrer Lage. Wir

würden dann nicht genöthigt sein, den Mosaik-eiern im Allgemeinen einen wesentlich complicirteren Bau als den Regulationseiern zuzuschreiben. Nur in jenen wenigen Fällen hätten wir eine Ausnahme zu constatiren, in denen es thatsächlich nachgewiesen ist, daß bestimmte Differenzirungen des Keimes auf Protoplasmaportionen zurückzuführen sind, die schon im Ei als deutlich differente Theile sich erkennen lassen. Ein solcher Fall liegt in der Bestimmung der Urmesodermzellen von *Ilyanassa* durch den Dotterlappen des Eies vor, und ähnliche Verhältnisse sind für *Myxostoma* wahrscheinlich gemacht und dürften sich vielleicht auch bei den Anneliden mehrfach nachweisen lassen.

Sehen wir von diesen Ausnahmen, die uns thatsächlich nöthigen, einen etwas complicirteren Eibau anzunehmen, ab, so unterscheiden sich die beiden aufgestellten Gruppen zunächst durch die Möglichkeit des frühzeitigeren Auftretens von Differenzirungen im Falle der Mosaik-eier. Während wir im Blastulastadium der Medusen, der Echiniden, des Amphioxus nur Unterschiede zwischen Zellen der animalen und vegetativen Hälfte zu constatiren im Stande sind, zeigen sich bei anderen Formen (Nematoden, Anneliden, Mollusken) oft schon während der Furchung mehrfache, für ein bestimmtes Schicksal determinirte und durch ein differentes Aussehen von einander zu unterscheidende Zellen und Zellengruppen.

Weiter unterscheiden sich die beiden Gruppen durch die größere oder geringere Constanz, mit der ein bereits gegebener Determinationszustand festgehalten wird. Bei den Ctenophoren wird durch die erste Furche die Magenebene, durch die zweite die Tentakelebene bestimmt; die vier ersten Blastomeren entsprechen den vier Quadranten des Körpers, und es ist in keiner Weise möglich, diese Bestimmung irgendwie rückgängig zu machen oder durch eine andere zu ersetzen. Da wir wissen, daß jedes dieser vier Stücke sich isolirt annähernd in der gleichen Weise weiter entwickelt, wie es dies im Verbande des Ganzen gethan haben würde, so werden wir in diesem Falle auch für die normale Entwicklung der 4 Quadranten einen ziemlich hohen Grad von Selbstdifferenzirung annehmen dürfen.

Auch bei jenen Formen, welche sich der Gruppe mit Regulations-eiern zurechnen lassen, stehen die ersten Furchen in ganz bestimmten und offenbar causalen Beziehungen zur Orientirung des aus denselben hervorgehenden Individuums. Aber diese Beziehungen gelten hier bloß für die normale (typische) Form der Entwicklung. Wir wissen beispielsweise, daß die erste Furche des Froscheies normaler Weise mit der Medianebene des Embryos zusammenfällt (NEWPORT, PFLÜGER, Roux), und es ist durch Roux wahrscheinlich gemacht worden, daß

der Befruchtungsmeridian über die Lage dieser Ebene entscheidet. Aber dieser bilateral-symmetrische Zustand des Eies ist hier nicht so scharf fixirt wie bei den Ctenophoren. Wir dürfen aus gewissen Versuchen von HERTWIG und BORX, sowie aus den oben erwähnten Verlagerungsexperimenten schließen, daß es möglich ist, diesen Determinationszustand durch künstliche Eingriffe abzuändern und dem Eie eine neue Medianebene aufzuzwingen. Bei den Regulationseiern sind die in Rede stehenden Differenzirungsprocesse noch nicht genügend fixirt, um Umdifferenzirung auszuschließen. Da die Vorgänge der Umdifferenzirung nach künstlich gesetzten Störungen unter einer Umordnung des protoplasmatischen Materials vor sich gehen, so werden wir vielleicht den Unterschied zwischen regulationsfähigen und Mosaik-Eiern in einer größeren oder geringeren Verschiebbarkeit der Protoplasmatheilchen zu suchen haben. Mosaikeier und Regulationseier unterscheiden sich demnach hauptsächlich durch den Mangel des Regulationsvermögens bei den ersteren Formen.

Da bei den Regulationseiern nach Entfernung bestimmter Theile des Keimes resp. nach Verlagerungen derselben früher oder später regulatorische Umordnungsprocesse in Wirksamkeit treten, so können wir hier schließen, daß auch bei normaler Entwicklung die Erhaltung des bestehenden Determinationszustandes bis zu einem gewissen Grade von der Anwesenheit und normalen Lage sämtlicher Theile des Embryos abhängig ist. Die Entwicklung der einzelnen Theile hat demnach hier weniger den Charakter der Selbstdifferenzirung als bei den Mosaikeiern. Da jedoch die Mosaikeier und die Regulationseier durch allmähliche Übergänge mit einander verbunden sind, indem bei vielen Formen der Anfangs gegebene Determinationszustand auch nach gesetzten Störungen eine Zeit lang erhalten bleibt und die Regulationen erst später in Wirksamkeit treten, so können wir über den Antheil der abhängigen und der Selbstdifferenzirung keinerlei allgemein gültige Aussage machen und haben dieselben in jedem einzelnen Falle besonders zu bestimmen.

In so fern z. B. beim Froschembryo die Erhaltung des Determinationszustandes der einen Körperhälfte, d. h. die spezifische auf Halbbildung eingestellte Gestalt und Materialanordnung der einen $\frac{1}{2}$ Blastomere von dem Vorhandensein der anderen abhängig ist, liegt für die Entwicklung der Körperhälften jedenfalls abhängige Differenzirung vor. Andererseits zeigt sich die Entwicklung der einen Körperhälfte von dem Zustande der anderen unabhängig; denn es entwickelt sich ein normaler Hemiembryo, auch wenn die andere Hälfte getödtet oder in ihrer Entwicklung wesentlich gestört wurde. Es zeigt sich also, daß die specifisch gestaltenden Factoren einer Körperhälfte in dieser

selbst zu suchen sind, und in dieser Hinsicht liegt hier wieder Selbst-differenzirung vor. Das Ganze der Entwicklung der Hälften des Amphibieneies müssen wir demnach jedenfalls der Kategorie der gemischten Differenzirung zuordnen und die Verhältnisse der Abhängigkeit besonders zu bestimmen suchen.

Es scheint mir, daß wir auch für die Regulationseier einen gewissen determinirenden Charakter der Furchung statuiren müssen, wengleich hier die Determinirung nur für die normale (typische) Entwicklung Gültigkeit hat und in geringerem Maße fixirt ist. Da bei diesen Formen die Differenzirungsprocesse im Allgemeinen etwas später einsetzen, so werden die Unterschiede zwischen Elementen der vegetativen und animalen Sphäre hier weniger scharf ausgeprägt und durch Übergänge vermittelt erscheinen. Nichtsdestoweniger sind sie aber doch vorhanden. Es führt mich dies zu einigen Bemerkungen über

die Bedeutung der Furchung für die Entwicklung.

Bekanntlich hat Roux dieselbe sehr hoch veranschlagt. Er findet die Bedeutung der Furchung für die normale Entwicklung in der gesetzmäßigen Zerlegung des Kernmaterials begründet und sagt: »Das Princip der organbildenden Keimbezirke beginnt somit erst mit der Furchung eine feste Bedeutung zu erhalten; und diese seine causale und topographische Bedeutung wird mit dem Fortschreiten der Furchung eine immer speciellere.« Diesem letzteren Satze hat E. B. WILSON im Allgemeinen zugestimmt unter besonderer Bezugnahme auf die Verhältnisse von *Nereis*, ohne im Übrigen sich der ROUX-WEISMANN'schen Grundannahme der differenzirenden Wirksamkeit qualitativ ungleicher Kerntheilung anzuschließen. In ähnlichem Sinne haben sich CHILD, JENNINGS und vor Allem CONKLIN in einem lesenswerthen Aufsätze über den determinativen Charakter der Furchung geäußert.

Dagegen ist in neuerer Zeit von DRIESCH hauptsächlich mit Hinblick auf seine Erfahrungen an Echinodermeneiern mehrfach die Anschauung vertreten worden, daß der Furchungsprocess mit den Differenzirungsvorgängen nichts zu thun habe. Die Echiniden zeigen ja ein ganz typisches Furchungsmosaik mit Mikromeren, Makromeren und Mesomeren in regelmäßiger und bestimmter Anordnung. Man kann nun hier die Mikromeren entfernen, ohne das Entwicklungsergebnis zu stören. Man kann die Furchungskugeln in beliebiger Weise durch einander würfeln; man kann die verschiedensten Partien abtrennen, und es wird trotzdem ein normaler Pluteus gebildet. Das Blastula-

stadium besteht aus Zellen gleichartigen Aussehens und von gleicher prospectiver Potenz. Es ist ein äquipotentielles System. DRIESCH schließt hieraus, daß die Furchung in vielen Fällen ein für die Differenzirung unwesentliches Vorstadium der Entwicklung sei. Denn »Furchungs mosaik ist kein Mosaik der Potenzen« oder braucht wenigstens keines zu sein. Wenn in vielen Fällen die Furchungsebenen bei normaler Entwicklung eine bestimmte Beziehung zur Orientirung des Embryos aufweisen, so beruhe dies nur auf einer ganz unwesentlichen Coincidenz, die darauf zurückzuführen sei, daß der Furchungstypus, ebenso wie die später auftretenden Differenzirungen des Embryos von der gleichen Ursache, nämlich dem protoplasmatischen Eibau, abhängen. Ein causalser Zusammenhang sei hier nicht zu statuiren, denn »es kann ja auch anders sein«.

Diese Auffassung war schon von PFLÜGER vorbereitet, welcher mit Rücksicht auf seine bekannten Schwerkraftversuche am Amphibien-eie sich äußerte: »Die Furchung soll das Bildungsmaterial in kleine Bausteine umwandeln, und es ist ziemlich gleichgültig, in welcher Reihenfolge die fortschreitende Zerkleinerung sich vollzieht.«

Nach dieser Anschauung setzt die Entwicklung, in so fern sie auf Differenzirungsprocessen beruht, erst mit dem Blastulastadium ein. Die Differenzirungsursachen sind allerdings schon in der Polarität und bilateralen Symmetrie der Eizelle gegeben. Aber diese Strukturen werden durch die Furchung unverändert auf das Blastulastadium übertragen, so daß die Blastula als Ganzes den Bau des Eiplasmas übernimmt. Wir haben es hier mit einer Ansicht von recht hypothetischem Charakter zu thun. Welche Veränderungen des Einhaltes durch den Furchungsprocess hervorgerufen werden, hat O. HERTWIG³⁹ in kurzen Worten zusammengestellt, und CONKLIN⁴⁰ hat neuerdings auf Protoplasmabewegungen, welche bei manchen Formen während der Furchung zu beobachten sind und als Differenzirungsursachen wirken, hingewiesen. Wir werden bezweifeln müssen, ob und in wie weit der Eibau auf die Blastula als Ganzes übertragen wird. Wenn gleich die Zellen der Echinidenblastula im Aussehen völlig gleichartig sich darstellen, so sind sie doch das Resultat eines sehr verschiedenartigen, während der Furchung sich abspielenden Entwicklungsganges, und es ist nicht anzunehmen, daß diese verschiedene Vorgeschichte auf ihre Eigenschaften und Fähigkeiten ohne Einfluß geblieben sei. Mit Recht hat O. HERTWIG auf die »verschiedene Geschichte« der Zellen als deter-

³⁹ HERTWIG, O., Die Zelle und die Gewebe. 2. Buch. Jena 1898. p. 154.

⁴⁰ CONKLIN, E. G., Protoplasmic movement as a factor of differentiation. in: Biol. Lectures Woods Holl. 1898. Boston 1899.

minirende Ursache hingewiesen. Ebenso wenig wie wir berechtigt sind, ohne Weiteres aus verschiedenem Aussehen der Zellen auf Verschiedenheit ihrer Potenzen zu schließen, ebenso wenig ist Gleichheit der Zellen ein entscheidendes Merkmal für Gleichheit der Potenzen. Aber sie verhalten sich doch bei Umdifferenzierungsprocessen völlig gleich, indem sie jede beliebige Rolle im Entwicklungsgange zu übernehmen im Stande sind? Ich glaube, daß auch in dieser Hinsicht die Potenzen der Blastulazellen nicht völlig die gleichen sind, indem vielleicht die Zellen die eine Rolle mit größerer, die andere mit geringerer Schwierigkeit durchzuführen im Stande sind. Ich glaube, daß wir den Begriff des äquipotentiellen Systems nicht allzu starr schematisch fassen dürfen.

Der hier vorliegende Widerstreit der Auffassungen löst sich vielleicht am einfachsten, wenn wir unserer Betrachtung die von HATSCHEK⁴¹ eingeführten Begriffe der actuellen und der virtuellen Differenzierung zu Grunde legen. Jene Autoren, welche wie Roux, E. B. WILSON, CHILD, JENNINGS und CONKLIN an dem determinirenden Charakter der Furchung, wenigstens für eine Reihe von Formen, festgehalten haben, hatten zunächst die Prozesse der actuellen Differenzierung ins Auge gefaßt. Sie weisen ja vielfach darauf hin, daß es sich für sie zunächst nur um Differenzierungsvorgänge bei normalem Verlaufe der Entwicklung handelt. So sagt E. B. WILSON mit Rücksicht auf *Nereis*: »Die Entwicklung ist hier eine sichtbare Mosaikarbeit, keine durch Rückverlegung von Merkmalen des ausgebildeten Zustandes auf die Furchungsstadien geistig erschlossene. Das Princip der organbildenden Keimbezirke hat hier reale Bedeutung und Werth, und das würde wahr bleiben, auch wenn es sich später herausstellen sollte, daß beide der ersten zwei Blastomeren von *Nereis* isolirt einen vollkommenen Embryo zu liefern im Stande sind.« Und ähnlich äußert sich CONKLIN: die Thatsache, daß die Mikromeren bei Echiniden entfernt werden können, ohne das Entwicklungsergebnis abzuändern, beweise nichts gegen den determinativen Charakter der Echinidenfurchung, ebenso wenig wie der Umstand, daß *Hydra* im Stande sei, fehlende Tentakel zu regeneriren, etwa beweise, daß diese Tentakel an und für sich undifferenzirte Gebilde seien⁴².

⁴¹ HATSCHEK, B., Lehrbuch der Zoologie. Jena 1889. Lief. 2. p. 232.

⁴² Die Stelle lautet bei CONKLIN: »Even in the case of the echinoderm egg it has been shown that four micromeres are constantly formed at one pole of the egg, and in this respect, at least, the cleavage here is determinate, for although DRIESCH has shown that a normal larva develops from a seaurchin egg from which the micromeres have been removed, this no more indicates, as MORGAN assumes, that these micromeres are undifferentiated and that the cleavage is, there-

Dagegen hat DRIESCH bei seinen Ausführungen ausschließlich die virtuelle Differenzirung im Auge. Für ihn handelt es sich immer nur um Verschiedenheiten der Potenzen. Die Vorgänge der actuellen Differenzirung hat DRIESCH als nebensächlich oder für das Gesetzliche bedeutungslos vernachlässigt.

Als actuelle Differenzirung können wir bezeichnen das Auftreten von Verschiedenheiten, durch welche zunächst die prospective Potenz der Elemente in keiner Weise beeinflußt wird. Actuell differente Elemente sind demnach unter einander vertauschbar. Sie sind undifferenzierungsfähig. Wir können actuelle Differenzirung an äquipotentiellen Systemen wahrnehmen. Als Beispiel für actuelle Differenzirung könnten wir die Ectodermzellen von *Hydra* wählen, in so weit es sich bestätigen sollte, daß dieselben sich gegenseitig beliebig vertreten können. Dagegen handelt es sich bei virtueller Differenzirung um Veränderungen, welche die prospective Potenz der Elemente selbst betreffen. Durch sie werden Verschiedenheiten der Potenzen geschaffen, welche nicht mehr rückgängig gemacht werden können. Von einer Vertauschbarkeit der Elemente kann hier nicht mehr die Rede sein. So sind beispielsweise das Ectoderm und Entoderm von *Hydra* virtuell differente Bildungen.

Manche Thatsachen lassen uns vermuthen, daß actuelle und virtuelle Differenzirung unter einander in einem gewissen Zusammenhange stehen. Es zeigt sich nämlich mehrfach, daß verschiedene Theile eines nur actuell differenzirten, also äquipotentiellen Systems in Bezug auf ihr Umdifferenzierungsvermögen oder Regulationsvermögen gewisse graduelle Verschiedenheiten erkennen lassen, die z. Th. von dem Grade der ihnen zukommenden actualen Differenzirung abhängig sind, in so fern sie nicht sämmtlich mit gleicher Leichtigkeit unter einander vertauschbar sind. So ist z. B. bei *Hydra* das Regulationsvermögen der Tentakel ein sehr eingeschränktes. Isolirte Tentakel regeneriren nicht, obgleich sie größer sind als die kleinsten regenerationsfähigen Stücke der Körperwand. Sie bilden sich nur dann zu Theilen der Leibeswand um, wenn sie mit anderen Partien des Körpers in Verbindung geblieben sind. Aus den Versuchen von PEEBLES geht hervor, daß bei *Hydra* die Fähigkeit, ein neues Hypostom und einen Tentakelkranz zu bilden, bei Stücken, die aus der Gegend des Fußendes entnommen sind, eine sehr geringe ist. Für

fore, indeterminate than the fact that a hydra is able to complete itself and form a normal hydra after its tentacles have been removed indicates that these tentacles are undifferentiated.« CONKLIN, Cleavage and differentiation. in: Biol. Lect. Woods Holl 1896. Boston 1898. p. 27.

Tubularia hat DRIESCH den Nachweis geliefert, daß das Schicksal kleinster Stammstücke nicht nur von ihrer Größe, sondern auch von ihrem Ort im ursprünglichen Individuum abhängt. Für *Allolobophora* fand MORGAN, daß das Hinterende eines querdurchschnittenen Individuums um so weniger befähigt ist, einen neuen Kopf zu produciren, je weiter der Querschnitt nach hinten verlagert wurde, und ähnlich verhält es sich bezüglich der Regeneration des Schwanzendes von der vorderen Hälfte. Die vordersten Körpersegmente scheinen überhaupt unfähig zu sein, ein Hinterende zu regeneriren. Dagegen sind diese aus den vordersten Segmenten bestehenden Stücke noch im Stande ein neues Kopfende zu produciren, wenn man ihnen das Oralende abschneidet. Ähnliche Ungleichmäßigkeiten des Regenerationsvermögens sind auch bei den Planarien zu beobachten. Im Allgemeinen ist jeder beliebige Körperabschnitt hier befähigt sich zu einer kleinen Planarie umzugestalten. MORGAN schätzt die kleinsten regenerationsfähigen Stücke auf $\frac{1}{279}$ des Gesamtvolums. Dagegen scheinen Stücke, welche aus der Region vor den Augen von *Planaria maculata* entnommen sind, nur wenig oder gar nicht regenerationsfähig zu sein, auch wenn sie größer sind als das angeführte Maß. Es zeigt sich hier eine größere Specialisirung des vorderen Körperendes.

Alles in Allem können wir sagen, daß auch bei jenen Formen, welche ein sehr weitgehendes Regenerationsvermögen besitzen, die einzelnen Theile graduelle Verschiedenheiten derselben aufweisen, und wir dürfen wohl annehmen, daß in der fortschreitenden Differenzirung der Theile die Ursache für diese Einschränkung der Potenzen gegeben ist. Es zeigt sich das z. B. an den Tentakeln von *Hydra*. Nach dem Angeführten wären wir fast versucht, zu behaupten: Es giebt überhaupt keine reinen oder völlig äquipotentiellen Systeme. Actuelle Differenzirung führt allmählich zur virtuellen. »Die eine ist als Vorstufe der anderen zu betrachten« (HATSCHEK).

Nach dem Gesagten werden wir den Processen der actualen Differenzirung, wie sie uns in der Furchung entgentreten, eine gewisse causale Bedeutung für die Differenzirungsprocesse überhaupt nicht absprechen dürfen. Regulationseier und Mosaikseier unterscheiden sich von einander nur dadurch, daß bei den letzteren die Differenzirungsprocesse schon früher einsetzen und in Folge dessen auch schon früher zur virtuellen Differenzirung hinüberführen.

Embryonale Transplantationen.

Wenn es möglich ist, aus einem Ei mehrere Embryonen zu erhalten, so erhebt sich die Frage, ob es nicht auch umgekehrt möglich ist, aus mehreren Eiern einen einzigen Embryo zu erziehen. Die erste hierauf bezügliche Mittheilung liegt von METSCHNIKOFF vor, welcher bei *Mitrocoma annae* die spontane Verschmelzung von Blastulis beobachtete und daraus Planularlarven und Hydranthen zog. Aus seinen Mittheilungen scheint hervorzugehen, daß thatsächlich mehrere Blastulae zusammen ein Riesenindividuum liefern. Doch sind seine Mittheilungen darüber nicht ganz klar. Vgl. auch die Angaben von ZOJA über *Mitrocoma*.

In ähnlicher Weise hat MORGAN unter bestimmten, künstlich gesetzten Bedingungen das Verschmelzen von *Sphaerechinus*-Blastulis zu einer einzigen beobachtet. Auch HECHT hat Ähnliches beobachtet. Eine derartige aus zwei gewöhnlichen Blastulis hervorgegangene Doppelblastula erhält zunächst immer zwei Darmeinstülpungen. Sie kann aber nachträglich — wenn ich mich so ausdrücken darf — auf ein einziges Individuum umgearbeitet werden, indem ein Urdarm in der Entwicklung vorausseilt und die Centralanlage darstellt, um welche sich der nachträgliche Pluteus gruppirt. Das andere in Bildung begriffene Individuum wird gewissermaßen aufgezehrt. ZOJA beobachtete einmal einen ähnlichen Vorgang an einem Doppelembryo, welcher durch Verschmelzung von 2 isolirten $1/2$ Blastomeren von *Strongylocentrotus* entstanden war.

Von großem Interesse ist die Entstehung der sog. Rieseneier von *Ascaris* durch Verschmelzung, welche gelegentlich spontan auftritt, aber durch Kälteeinwirkung befördert wird. SALA, ZOJA und ZUR STRASSEN haben diese Formen studirt, und ZUR STRASSEN konnte nachweisen, daß monosperm befruchtete Rieseneier sich normal zu entwickeln im Stande sind. Derartige Riesen lassen in ihren Keimbahnkernen die Zahl von 6 Chromosomen für die Var. bivalens erkennen. Hier schließt sich eine Beobachtung von BOVERI an über die gelegentlich vorkommende Verschmelzung eines abortiven Eies, nämlich eines Richtungskörperchens, mit der Eizelle, welche zu dem gleichen Resultate führt wie die Verschmelzung von zwei Eiern.

In wie weit die von KORSCHULT beobachtete Verschmelzung von Eiern und Furchungsstadien von *Ophryotrocha* (in Folge zu langen Verweilens im Mutterkörper) sowie die von STÖCKEL und H. RABL⁴³ aus dem Eierstock des Menschen beschriebenen mehrkernigen Eier hierher zu rechnen sind, steht noch dahin.

⁴³ RABL, H., Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel. in: Arch. mikr. Anat. V. 54. 1899.

Organisation des Eies.

Die oben erwähnten Versuche deuten darauf hin, daß die Ursachen für gewisse während der Furchungsstadien oder an dem Blastulastadium auftretende Differenzierungsprocesse in der Organisation des befruchteten Eies gegeben sind. Wir werden nach dem verschiedenen Verhalten der Eier bei Ausschaltungs- und Verlagerungsexperimenten auf eine einfachere oder complicirtere Organisation des Eies schließen dürfen, also verschiedene Stufen der Eiorganisation anzunehmen haben. Die hierher einschlägigen Beobachtungen wurden von DRIESCH in seinem Aufsatze »über die Organisation des Eies und ihre Genese« zusammengestellt.

Wir haben die formbildenden Factoren in letzter Linie in das Protoplasma der Eizelle zu verlegen. DRIESCH hat die Vermuthung aufgestellt, daß die Ursache für die Bestimmung der Richtungen des Embryos in einer Polarität und Bilateralität der einzelnen Theilchen gegeben sei. Für das Echinidenei, welches keine sichtbaren Differenzierungen des Eiplasmas erkennen läßt, ist außer dieser supponirten Polarität und Bilateralität der Theilchen noch auf die bei manchen Formen zu beobachtende excentrische Lage des ersten Furchungskernes hinzuweisen. WILSON und MATTHEWS haben für *Toxopneustes* die Beobachtung von WHITMAN bestätigt, daß die Mikromeren sich an dem vom Furchungskerne entferntest liegenden Punkte der Eioberfläche bilden. Die Beobachtungen von MORGAN an *Arbacia*, welcher erkannte, daß die Stelle der Mikromerenbildung schon im zweizelligen Stadium durch protoplasmatische Differenzen gekennzeichnet ist, lassen vielleicht auch für das ungefurchte Ei dieser Form ähnliche Strukturverhältnisse vermuthen.

Bei sehr vielen Formen findet die Polarität des Eies in der ungleichmäßigen Vertheilung differenter Substanzen des Eiplasmas und einer entsprechenden excentrischen Lage des ersten Furchungskernes ihren Ausdruck (telolecithaler Typus). Hierher sind vielleicht die Eier von Amphioxus und den Ascidien zu rechnen. Für das Froschei sind diese differenten Substanzen von verschiedenem specifischem Gewichte, worauf die Möglichkeit ihrer Umordnung unter dem richtenden Einflusse der Schwerkraft beruht. Hier kommt überdies noch der Unterschied zwischen flüssigerem Eiiinhalt und einer zäheren Plasmarinde als Organisationseigenthümlichkeit des Eies in Betracht, Verhältnisse, die sich bei vielen anderen Eiern in ähnlicher Weise ausgeprägt finden. Für das Ctenophorenei haben wir den Unterschied von Entoplasma und Ectoplasma und die oberflächliche Lage des Furchungskernes hervorzuheben.

Es muß erwähnt werden, daß die Polarität und Bilateralität des Eies häufig schon in der Gestalt desselben zum Ausdruck kommt, z. B. bei den Insecten und Cephalopoden.

Den complicirtesten Bau des Eies müssen wir jedenfalls jenen Formen zuschreiben, bei denen in der Furchung schon ein deutlich determinativer Charakter zu erkennen ist, z. B. den Anneliden und Gastropoden. Wir wissen wenigstens für einzelne Fälle, daß hier bestimmt localisirte Partien des Eiplasmas ganz im Sinne der Hirschens Lehre von den organbildenden Keimbezirken das Auftreten bestimmter Differenzirungen entscheiden, so z. B. der Dottersack von *Ilyanassa* das der Urmesodermzellen. Ähnliche Verhältnisse beschreibt DRIESCH für *Myxostoma*. CONKLIN erwähnt die Beobachtung von BLOCHMANN, nach welcher die sog. Urvelarzellen bei *Neritina* sich auf gewisse körnchenreiche Partien des unsegmentirten Eies zurückverfolgen lassen u. s. w. Die Zahl dieser Beispiele wird sich z. Th. aus der Litteratur, z. Th. aus weiteren Beobachtungen vermehren lassen. Es wird aber in jedem einzelnen Falle besonderer Untersuchungen bedürfen, um die Zahl derartiger schon im Ei gegebener bestimmt determinirter Bezirke festzustellen. Mit Recht warnt DRIESCH davor, ohne genügende Beweise einen allzucomplicirten Bau des Eiplasmas anzunehmen.

Bei diesen Formen mit complicirterem Eibau, welcher ein frühzeitiges Auftreten der Differenzirungen ermöglicht, erscheint die Fähigkeit zu regulatorischen Umordnungen vermindert und z. Th. vollständig verschwunden. Es zeigt sich auch hier — was wir oben für die Erscheinungen der Reparation bestätigt fanden —, daß eine höhere Organisation mit einer Einschränkung der regenerativen Fähigkeiten verbunden ist.

Bestimmungen der Achsen oder Richtungen des Embryos.

Auch hierüber ist das Wesentliche in der angeführten Abhandlung von DRIESCH zusammengefaßt. Zahlreiche Beobachtungen deuten darauf hin, daß die Richtungen des Embryos bereits im befruchteten Eie bestimmt sind. Die Bestimmung derselben kann somit entweder durch den Proceß der Befruchtung verursacht werden, oder sie kann schon vor demselben stattgefunden haben. In letzterem Falle werden wir auf die Periode der Vorentwicklung, also auf die Orogenese und die Reifungserscheinungen des Eies verwiesen.

Für das Froschei hat Roux durch Versuche mittels künstlich localisirter Befruchtung den Nachweis erbracht, daß die Lage der

ersten Furche durch die Copulationsbahn des Spermatozoons bestimmt wird, so daß, da bei normaler Entwicklung die erste Furche der Medianebene entspricht, durch die Befruchtung die Entscheidung über die Lage der beiden Nebenachsen getroffen wird, während die primäre Eiachse schon im unbefruchteten Eie gegeben ist. Ähnliches vermuthet CASTLE für das Ascidienei. Dagegen kann, wie aus den Beobachtungen von ROUX über Eier in Zwangslage und aus den Versuchen von O. HERTWIG und BORN über künstlich deformirte Eier hervorgeht, diese durch die Befruchtung inducirte Bestimmung der Lage der Medianebene durch künstlich gesetzte Bilateralität des Keimes secundär abgeändert werden. Gegen ROUX hat O. SCHULTZE neuerdings die Vermuthung ausgesprochen, daß die Copulationsbahn des Spermatozoons durch Structurverhältnisse des Eies bestimmt sei. Dann würden sämtliche Richtungen im Froschei schon vor der Befruchtung gegeben sein⁴⁴.

Was das Echinidenei betrifft, so geht aus den Versuchen von DRIESCH über Bruchstückfurchung von Seeigeleiern, welche vor der Befruchtung fragmentirt wurden, hervor, daß die Primärachse des Eies, welche bei *Toxopneustes* durch die excentrische Lage des ersten Furchungskernes gekennzeichnet ist, schon vor der Befruchtung präformirt ist. Wie WILSON und MATTHEWS ermittelt haben, hat hier weder die Lage des Keimbläschens, noch der Ort der Richtungskörperchenbildung, noch die Copulationsbahn irgend eine bestimmte Beziehung zur Lage der primären Eiachse (oder Furchungsachse).

Auch bezüglich der Angabe von ZIEGLER, daß im Nematodenei der Ort der sich vereinigenden Vorkerne über die Lage der animalen Zelle entscheide, vermuthet DRIESCH, daß diese Entscheidung schon vor der Befruchtung getroffen sei und daß demnach der Ort der

⁴⁴ Vgl. hierüber O. SCHULTZE, Über das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlaufe der Entwicklung. in: Arch. mikr. Anat. V. 55. 1899 und W. ROUX, Berichtigungen zur genannten Arbeit von O. SCHULTZE. in: Arch. Entw.-Mech. V. 9. 1900.

Die Frage nach der Bedeutung der beiden ersten Furchungsebenen des Amphibieneies ist von zahlreichen Autoren und in verschiedenem Sinne behandelt worden. KOPSCH gelangt auf Grund eingehender Untersuchungen zu dem Resultate, daß eine gewisse Beziehung zwischen der ersten Furchungsebene und der Symmetrieebene des Embryos vorhanden sei, er leugnet dagegen eine strenge Übereinstimmung. Dagegen weicht KOPSCH von ROUX bezüglich der Bestimmung der Lage der zweiten Furche wesentlich ab. Dieselbe entspreche nicht einer Querebene des Embryos, vielmehr hätte die Furchungsachse einen schräg von caudal oben nach cranial unten gerichteten Verlauf. Vgl. KOPSCH, F., Über das Verhältnis der embryonalen Achsen zu den drei ersten Furchungsebenen beim Frosch. in: Intern. Monatsschr. Anat. Physiol. V. 17. 1900.

Vereinigung der Vorkerne durch präformirte Structuren des Zellplasmas bestimmt werde. Ähnliches vermuthet DRIESCH für das Ctenophorenei und Isopodenei, bei welchen nach CHUN und MAC MURRICH nach der Befruchtung eine Protoplasmaansammlung an einem bestimmten Pole des Eies stattfindet.

Hier sei noch die Angabe von HÄCKER erwähnt, wonach bei *Cyclops* die Richtung der ersten Theilung durch die Lage des Eies im Eisack und die hieraus resultirende Gestalt des Eies bedingt ist und daß auf dieselbe weder irgend welche präformirte Structuren, noch der Ort der Richtungskörperchenbildung oder die Sameneintrittsstelle von Einfluß sind.

Jedenfalls können wir sagen, daß über die Richtungen des Embryos in manchen, vielleicht in vielen Fällen schon vor der Befruchtung entschieden ist. Eier mit ausgebildeter bilateral-symmetrischer Gestalt, wie das Insectenei und Cephalopodenei, geben hierfür ein gutes Beispiel ab. Daß der Ort der Richtungskörperchenbildung in keinen causalen Beziehungen zur Bestimmung der Achsen des Eies steht, scheint nach den Beobachtungen von WILSON und MATHEWS am Ei von *Toxopneustes*, nach denen von BOVERI und ZIEGLER an Nematoden und von HÄCKER an *Cyclops* wahrscheinlich. Somit werden wir bezüglich der Entstehung des typischen Eibaues und der Ausprägung der Hauptrichtungen in die vor der Richtungskörperbildung stattfindende Periode der Orogenese verwiesen.

Wir müssen aber auch die Möglichkeit im Auge behalten, daß eine gewisse Polarität und Bilateralität als constitutive Eigenthümlichkeit sämtlicher Zellen des Körpers, also auch der Eizellen, zu betrachten sei, ein Gedanke, der hauptsächlich von VAN BENEDEN, FLEMMING und RABL vertreten worden ist.

Wir haben gesehen, daß die Ursachen für gewisse erste und all-gemeinste Differenzirungen schon im Ei durch Präformation gegeben sind — allerdings nur für eine ganz beschränkte Zahl von Anlagen, welche schon bei den nächsten Entwicklungsvorgängen zur Activirung kommen. Wir hatten als Ursachen für diese ersten Differenzirungen hauptsächlich Structuren des Leibes der Eizelle verantwortlich zu machen, während die Rolle des Kerns eine mehr geheimnisvolle geblieben ist. Wir werden vielleicht im Sinne der »Analytischen Theorie« von DRIESCH diese im Zellplasma gegebenen Differenzirungs-

ursachen als auslösende Factoren betrachten dürfen und mit DRIESCH und O. HERTWIG annehmen dürfen, daß durch die mit der fortschreitenden Entwicklung gesetzten Complicationen neue Auslösungsursachen für die erst später in Activität tretenden Anlagen geschaffen werden. Würden bloß die Erscheinungen der normalen Ontogenese vorliegen, so würde eine derartige, im Wesentlichen epigenetische Theorie vielleicht zur Erklärung der Entwicklungserscheinungen als ausreichend zu betrachten sein. Schwieriger liegt die Sache, wenn wir die Erscheinungen der Reparation und die der Heteromorphose ins Auge fassen. Die letzteren scheinen mir einer Erklärung derzeit noch völlig zu spotten. Wir müssen allerdings im Auge behalten, daß Vieles von dem, was LOEB, VAN DUYNÉ u. A. als Heteromorphose bezeichnet haben, streng genommen nicht unter diesen Begriff fällt, worauf neuerdings VOIGT und HALLEZ mit Recht hingewiesen haben.

Bezüglich der Erscheinungen der Reparation neige ich mich zur Annahme, daß gewisse Bruchstücke oder Trümmer der ursprünglich vorhandenen Organisation erhalten bleiben, welche die späteren Differenzierungsvorgänge beherrschen. Ich stelle mir vor, daß als Ausgangs- oder Krystallisationspunkt des neu herzustellenden Individuums jene Stelle fungirt, welche durch die Folgen der Operation die geringste Störung erfahren hat, und daß es im weiteren Verlaufe zu einem gewissen Compromiß zwischen den an diesem Orte vorhandenen inhärenten Entwicklungstendenzen und den Anforderungen des neu herzustellenden Individuums kommt. Will man von einer derartigen Annahme absehen, dann bleibt meiner Ansicht nach allerdings nur übrig, einen Deus ex machina zu Hilfe zu rufen, wie dies neuerdings DRIESCH gethan hat, indem er für diese Vorgänge, wie für die der normalen Entwicklung eigene vitale Prozesse, die er sich unter dem Bilde von Fernkräften wirksam denkt, statuirt hat. Für Manche wird dies Endergebnis als ein Bankerott aller epigenetischen Theorien erscheinen. Ich habe noch nicht die Überzeugung erlangt, daß die Nöthigung zu einer derartigen Annahme derzeit vorliegt⁴⁵, und halte es im Übrigen für eine Sache von geringerer Bedeutung, ob wir das Geständnis unserer Unsicherheit und Unkenntnis auf diesem Gebiete in die eine oder andere Form kleiden.

⁴⁵ Vgl. das Referat von v. HANSTEIN über DRIESCH, die Localisation u. s. w. in: Naturw. Rundschau. Jg. 15. 1900.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: [Zweite Sitzung 31-97](#)