

## Inhaltsübersicht.

### Erste Sitzung.

	Seite
Ansprache des Vorsitzenden . . . . .	3
Bericht des Schriftführers . . . . .	3
Bericht über das »Thierreich« . . . . .	4
Bericht über das Zoologische Adreßbuch . . . . .	11
Referat:	
Goette, A., Über den Ursprung der Wirbelthiere . . . . .	12
Discussion . . . . .	29

### Zweite Sitzung.

Wahl des nächsten Versammlungsortes . . . . .	31
Vertretung der Gesellschaft auf dem 3. Internationalen Zoologen-Congreß zu Leyden . . . . .	31
Ernennung des Herrn Prof. R. Leuckart zum Ehrenmitgliede . . . . .	31
Referat:	
Bürger, O., Die Verwandtschaftsbeziehungen der Nemertinen . . . . .	32
Discussion . . . . .	55
Vorträge:	
Haller, B., Über den Ursprung des Nervus vagus bei den Knochenfischen . . . . .	55
Ziegler, H. E., Untersuchungen über die Zelltheilung . . . . .	62
Discussion . . . . .	83

### Dritte Sitzung.

Vorträge:	
Zur Strassen, O., Entwicklungsmechanische Beobachtungen an Ascaris . . . . .	83
Discussion . . . . .	95
Korschelt, E., Mittheilungen über Eireifung und Befruchtung . . . . .	96
Discussion . . . . .	107
Jaekel, Otto, Über die Organisation der Cystoideen . . . . .	109

	Seite
Simroth, Über den Einfluß des Lichtes auf die Färbung pelagischer Schnecken . . . . .	121
Eimer, Über die Artbildung und Verwandtschaft bei den schwalben- schwanzartigen Schmetterlingen . . . . .	125
Discussion . . . . .	128
Samassa, Über die Bildung der primären Keimblätter bei Wirbelthieren	130

### Demonstrationen.

Lauterborn, R., Kerntheilung der Diatomeen. . . . .	143
Ziegler, H. E., Schnitte durch Embryonen von <i>Torpedo ocellata</i> . . . .	143

### Anhang.

Verzeichnis der Mitglieder . . . . .	144
--------------------------------------	-----

facherer Art (z. B. Vergleich der Kerntheilungsfiguren mit den magnetischen Figuren, Hinweis auf die Strahlungserscheinungen in mikroskopischen Schäumen); eine andere Methode ist die experimentelle Beeinflussung der Kerntheilung (z. B. Beobachtung der Einwirkung von Reagentien, von hoher oder niederer Temperatur, Untersuchung der Theilung durch Druck deformierter Zellen).

Wenn man so allmählich die Wirkungsweise der bei der Kerntheilung thätigen Kräfte feststellt, wird es im Laufe der Zeit gelingen eine Dynamik der Kern- und Zelltheilung auszubilden und wenigstens einen Theil der Erscheinungen physikalisch zu erklären. Wie ich meine, muß man dabei versuchen die Strahlen und Fasern als durch die Kräfte erzeugte Structures zu deuten und darf sich nicht dabei beruhigen, sie als Muskelfasern anzusehen.

An der Discussion betheiligen sich die Herren BÜTSCHLI, HÄCKER und der Vortragende.

---

### Dritte Sitzung.

Donnerstag den 6. Juni, von 9<sup>1</sup>/<sub>4</sub>—1 Uhr.

### Vorträge.

Herr Dr. O. ZUR STRASSEN (Leipzig):

#### Entwicklungsmechanische Beobachtungen an *Ascaris*.

Mein Vortrag bildet die vorläufige Mittheilung einiger entwicklungsmechanischen Beobachtungen und Gedanken, die bei einer eingehenden Untersuchung der Ontogenese von *Ascaris megaloccephala* gewonnen wurden. Von morphologischen Einzelheiten sei zur allgemeinsten Orientierung nur Folgendes mitgetheilt. Das Ei der *Ascaris* zerfällt bei der ersten Theilung in zwei hinter einander liegende Zellen, die sich sowohl in ihrer prospectiven Bedeutung wie auch in der Art und Weise ihrer Entwicklung wesentlich von einander unterscheiden. Die größere vordere Zelle liefert durch ihre in regelmäßigen Etappen fortschreitende Klüftung eine aus

gleichartigen Zellen zusammengesetzte epithelförmige Platte, die den weitaus größeren Theil der späteren Keimblase, nämlich den ganzen Rücken und die Seitentheile in Anspruch nimmt. Wir bezeichnen diese Zellenplatte vorläufig als das »Ectoderm«. Dem gegenüber erfolgt die Furchung der kleineren unteren Zelle in sehr ungleichförmigem Rhythmus; ihre Nachkommenschaft bildet eine gestreckte ventral gelegene Zellsäule, aus welcher die Materialien des Stomatodäums, des Darmes, das Mesoderm, die Geschlechtsanlage und eine eigenthümliche Gruppe von »Schwanzzellen« hervorgehen. Letztere treten nach BOVERI's Entdeckung zur Bildung der äußeren Körperhüllen in Beziehung, doch ist es ein Irrthum, wenn BOVERI sie schlechthin zum »Ectoderm« rechnet und meint, daß irgend ein Unterschied zwischen ihnen und der Nachkommenschaft der vorderen Furchungskugel nicht bestände. In einem späteren Entwicklungsstadium beginnen nämlich die Schwanzzellen sich von hinten her über den ganzen Rücken wie auch über den Bauch und die Seitentheile hinüberzuschieben, wobei sie das primäre Ectoderm vor sich hertreiben, und es scheint, daß letzteres allmählich ganz von der Oberfläche verdrängt wird. Dann würde also die Körperhaut von der hinteren Furchungskugel allein geliefert werden, während das primäre Ectoderm wahrscheinlich für die Bildung des Nervensystems Verwendung fände. Ein auch in Einzelheiten ganz ähnlicher Vorgang kommt übrigens bei zahlreichen Nematoden vor. Bei *Nematoxys*, *Oxyuris*, *Angiostomum*, *Strongylus paradoxus* und *filaria* beobachtete ich ein entsprechendes Auftreten großer flacher Rücken-zellen, deren quere Grenzen zu einer gewissen Zeit eine Segmentierung des Körpers vorzutauschen vermögen. Besonders klar kann man den Vorgang bei *Strongylus filaria* verfolgen. Hier trägt der schon kleinzellige und ventral gekrümmte Embryo auf seinem Rücken eine Doppelreihe von jederseits sechs riesigen, dunkelkörnigen, stark hervorspringenden Zellen, deren Umfang sich nach dem Schwanzende zu allmählich vermindert. Indem diese Zellen sich in einander schieben, kommt eine einfache dorsale Reihe großer spangenförmiger Zellen zu Stande. — Die übrigen Angaben BOVERI's in Bezug auf die Ascarisentwicklung, besonders die Scheidung der Keimbahn von den somatischen Blastomeren, vermochte ich zu bestätigen, doch entsteht die Urgeschlechtszelle um eine Generation früher, als BOVERI angiebt, und das Stomatodäum wird nicht vom sog. Ectoderm geliefert, sondern nimmt seinen Ursprung von zwei Zellen aus, welche die Schwestern der beiden symmetrischen Urmesodermzellen sind.

Ich habe nun aus dem allgemeinen Theil meiner zu veröffent-

lichenden Arbeit drei Punkte für die heutige Besprechung ausgewählt. Der erste betrifft die Frage nach den Bedingungen, von denen die Einstellungsrichtung der Theilungsspindel abhängig sei. Man hat der allbekannten Thatsache, daß in oblong gestalteten Zellen die Spindelrichtung fast immer mit der längsten Achse zusammenfällt, in mannigfacher Weise Ausdruck zu verleihen gesucht. Nach O. HERTWIG theilt sich die Zelle in der Richtung der größten Protoplasmamasse, nach PFLÜGER in der des geringsten Widerstandes, nach BRAEM so, daß die Producte zu fernerer Entwicklung möglichst viel freien Spielraum finden, und nach DRIESCH endlich derartig, daß die Theilungsebene eine Fläche *minimae areae* wird. Obwohl schon mehrfach auf Fälle hingewiesen worden ist, die einer oder mehreren von diesen Regeln zuwiderlaufen, so ist doch die Beibringung von weiteren Thatsachen noch immer von

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Werth. Die Ontogenese der *Ascaris* liefert uns in dieser Hinsicht brauchbares Material.

Wenn die zwei ersten Furchungskugeln sich zu neuer Theilung anschicken, sind beide in der Richtung der Achse deutlich abgeplattet (Fig. 1). Es stellt sich nun die Richtungsspindel der oberen Zelle den Regeln entsprechend senkrecht zur Achse ein, also in eine Richtung größter Plasmamasse etc., in der unteren aber fällt die Stellung der Spindel mit der Achse zusammen (Fig. 2). Diese untere Furchungskugel theilt sich also erstens in der Richtung der geringsten Plasmamasse, zweitens des größten Widerstandes, drittens derartig, daß ihren Sprößlingen der kleinste Spielraum zur Entfaltung geboten wird, und viertens ist die Theilungsebene eine Fläche *maximae areae*. Alles dies tritt mit besonderer Schärfe in dem selteneren Falle hervor, wenn die untere Zelle sich früher theilt als die obere (Fig. 3). Der Raum ist dann so knapp, der Druck von beiden Seiten so bedeutend, daß die neu entstandenen Zellen wie flache Käse über einander liegen und zuweilen zusammen noch nicht einmal länger sind als jede einzelne von ihnen breit. Wie meine Abhandlung zeigen wird, bietet die Entwicklungsgeschichte

unseres Wurmes noch andere, nicht minder klare Beweise für die Unmöglichkeit, jenen Regeln eine allgemeine Bedeutung zuzuschreiben. Der Versuch, die Spindelstellung als einfache Folge der Zellform darzustellen, erweist sich somit unter normalen Verhältnissen als verfehlt; ich halte vielmehr den Kern für befähigt, vermöge ihm inhaerenter Eigenschaften eine gewollte Theilungsrichtung herbeizuführen, selbst wenn mechanische Hindernisse von nicht unbedeutender Höhe dem entgegenstehen.

Der zweite Punkt meiner heutigen Darstellung hat den Theilungsrhythmus zum Gegenstande. Ich erwähnte schon, daß von den zwei ersten Furchungskugeln zwar gewöhnlich die obere sich zuerst weiterklüftet, daß aber in seltneren Fällen auch die untere den Anfang machen kann. Die darin sich aussprechende Unbestimmtheit kehrt nun bei allen Karyokinesen der Entwicklung wieder. Beobachtet man z. B. die epitheliale Fläche des Ectoderms beim Beginn einer neuen Klüftungsperiode, so sieht man, daß nicht etwa alle vorhandenen Zellen gleichzeitig in Theilung treten, sondern es beginnen einzelne, bald diese, bald jene, ohne die geringste Regel, und ebenso kann man am Schluß der Periode noch Nachzügler finden, wenn alle übrigen längst getheilt und wieder zur Ruhe gekommen sind. Noch viel ausgeprägter ist diese Willkürlichkeit innerhalb der unteren Zellenfamilie. Da kann es geschehen, daß von zwei gleichaltrigen Gruppen die eine acht Urenkelzellen enthält, während zur selben Zeit die andere über einen Bestand von zwei Tochterzellen noch nicht hinausgekommen ist. Am deutlichsten aber tritt uns die Unsicherheit der Zeitbestimmungen vor Augen, wenn wir in späteren Stadien die Descendenzen der oberen und der unteren Furchungskugel mit einander vergleichen. So fällt z. B. die Entstehung der Urgeschlechtszelle bei manchen Eiern mit einer Ectodermplatte von 32 Zellen, bei andern erst mit dem nächst höheren, 64zelligem Stadium zusammen. Trotz dieser weitgehenden Willkür, die ja auch von der Entwicklung anderer Thiere bekannt und mehrfach beschrieben worden ist, läßt sich doch bei aufmerksamer Betrachtung eine gewisse Gesetzmäßigkeit in mehrfacher Hinsicht nicht verkennen. Es zeigt sich nämlich zunächst, daß Geschwisterzellen, besonders solche, die in Folge symmetrischer Durchschnürung links und rechts von der Mittellinie liegen, fast immer gleichzeitig in Theilung treten. Ist das nicht der Fall, so läßt sich doch mit nahezu völliger Gewißheit angeben, welche von beiden Schwestern den Vorrang hat und um welchen Zeitraum der Eintritt ihrer Mitosen differiert. Schon wesentlich geringer ist die Sicherheit derartiger Zeitbestimmungen, wenn man die vier Enkel einer gemein-

samen Großmutterzelle mit einander vergleicht, und wählt man gar Furchungskugeln von noch entfernterer Verwandtschaft, so muß man auf die Aufstellung irgend welches zeitlichen Zusammenhanges zwischen ihnen bald gänzlich verzichten. Wir wollen die festere oder losere Beziehung, die zwischen den Theilungsrhythmen zweier beliebigen Furchungszellen besteht, als ihre »zeitliche Concordanz« bezeichnen und erhalten die Regel: die zeitliche Concordanz zweier Zellen ist abhängig von dem Grade ihrer Verwandtschaft. Bei genauerem Zusehen lernen wir die Nothwendigkeit eines solchen Verhaltens alsbald begreifen. Es zeigt sich nämlich, daß die Kerne bei *Ascaris* trotz der enormen Langsamkeit der Entwicklung niemals in eine eigentliche Ruheperiode eintreten, sondern daß sie vielmehr von Mitose zu Mitose ununterbrochene Veränderungen erfahren. Während dieser Zeit, die wir als eine Zeit der Reife betrachten müssen, wächst der Kern nicht nur auf ein Vielfaches seines ursprünglichen Volumens heran, sondern verändert auch seinen inneren Bau in auffallender Weise. Sobald dann die ganze Summe von Umgestaltungen erreicht, die Reife des Kernes also vollendet ist, beginnt die nächste Karyokinese, weder früher noch später, so daß es keinem Zweifel unterliegen kann: der Eintritt der neuen Theilung hängt von nichts Anderem ab als von der Dauer der Reifeperiode. Reifung ist Ernährung, da aber die Ernährung verschiedener Kerne selbst unter ganz gleichen Bedingungen geringen Schwankungen unterliegen muß, so ergibt sich unsere Regel von der Concordanz ganz von selbst; bei naher Verwandtschaft sind diese Schwankungen minimal, sie summieren sich aber im Laufe der Entwicklung und führen endlich zu einem solchen Grade von Unabhängigkeit hin, wie sie in späterer Zeit z. B. zwischen dem Rhythmus des Ectoderms und der Urgeschlechtszelle besteht.

Wir können die bisher betrachtete Form der zeitlichen Differenzen als eine gewissermaßen unbeabsichtigte, atypische bezeichnen. Es giebt aber noch eine zweite und zwar typische und viel bedeutungsvollere Art von ungleicher Theilungsenergie, eben diejenige, auf deren Einfluß das Zustandekommen eines specifischen Rhythmus zurückzuführen ist. Wir finden diese Art von Differenz in höchster Ausprägung bei der Nachkommenschaft der unteren Furchungskugel. Jede zusammengehörige Zellengruppe besitzt hier nicht nur ihre bestimmte Form und Lage, sondern auch eine besondere, ihr eigenthümliche Theilungsgeschwindigkeit; die Zellen des Stomatodäums klüften sich rascher als die nahverwandten des Mesoderms, die Schwanzzellen schneller als die Geschlechtsanlage, und innerhalb jeder gesonderten Gruppe bleibt das einmal angenommene Tempo

constant, wenn auch die Klarheit des dadurch bedingten Entwicklungsrhythmus nach unserer Regel von der Concordanz mehr oder weniger verdunkelt werden kann. Es zeigt sich nun, daß auch diese typischen Differenzen auf einer ungleichen Länge der Reifeperioden beruhen. Die Schlundzelle theilt sich nur deshalb früher als ihre Schwester, die Urmesodermzelle, weil ihr Kern seine Reifezeit rascher durchläuft, und zwar in so auffälliger Weise, daß von den beiden Anfangs gleichen Kernen der eine schon nach kurzer Zeit seinen Bruderkern um mehr als das Doppelte an Volumen übertrifft. Es ist klar, daß die geringen zufälligen Ernährungsschwankungen, die wir vorhin in Rechnung gezogen haben, diese außerordentlich bedeutenden und noch dazu typischen Differenzen nicht verursacht haben können. Die Bestimmung dazu liegt offenbar in den Zellen oder ihren Kernen selbst, und da die Verschiedenheit der Wachstumsenergie sofort nach der Mitose an den jungen Kernen hervortritt, so wird es wahrscheinlich, daß sie dieselbe in Folge qualitativ ungleicher Theilung erhalten haben.

Ich komme zu dem dritten Punkte, den ich selbst für die eigentliche Frucht meiner Untersuchung halten möchte, er betrifft die Gestaltungsverhältnisse innerhalb der epithelförmigen Ectodermplatte. Es sei vorausgeschickt, daß in dieser Platte auch auf höheren Entwicklungsstadien trotz der scheinbaren Regellosigkeit des Arrangements jede Zelle ihre festbestimmte Lage hat, so daß es also möglich ist, die Abstammung jeder einzelnen Blastomere aufs genaueste zu bezeichnen. Wie ich schon erwähnte, schreitet die Entwicklung der ectodermalen Epithelfläche in regelmäßigen Perioden fort, und zwar zerfällt jede Klüftungsperiode in eine Zeit der Theilung und in eine darauffolgende Zeit der Zellenverschiebungen. Während der Dauer der letzteren erleidet nicht nur die gegenseitige Lage der Blastomeren durchgreifende Veränderungen, sondern auch die Gesamtform der Epithelplatte und damit des Embryo wird von Periode zu Periode modificirt, und wir wollen versuchen, ob wir beide Erscheinungen in einen Causalzusammenhang zu bringen vermögen. Die ausgiebigen Zellenwanderungen der Orientierungsperiode bewirken, daß in zahlreichen Fällen früher getrennte Furchungskugeln zu gegenseitiger Berührung kommen, in nicht minder häufigen anderen Fällen aber Blastomeren, die sich eben noch dicht berührten, weit von einander getrennt werden. Indes erleidet die Trennbarkeit sich berührender Zellen eine ungemein wesentliche Beschränkung; es zeigt sich nämlich, daß Geschwisterzellen unter allen Umständen fest zusammenhalten. Das ist aber nichts weniger als selbstverständlich, wie man im ersten Augenblicke



vielleicht annehmen möchte. Denn da mit der Zelltheilung eine vollkommene Loslösung beider Sprößlinge verbunden ist, so steht die junge Furchungskugel im Augenblicke nach der Durchschnürung zu ihrer Schwester in genau demselben Verhältnis wie zu den übrigen frisch entstandenen Blastomeren, die sie rings umgeben. Gleichwohl sehen wir nun aber, daß eine festere Beziehung zwischen den beiden Geschwisterzellen nachträglich wieder angeknüpft wird. Wir können uns die darin sich aussprechende innere Verwandtschaft vorläufig als durch den Cytotropismus vermittelt vorstellen, jene eigenthümliche Anziehungskraft, die man schon lange ahnte und deren Bestehen jüngst durch Roux an den Furchungskugeln des Froscheies experimentell nachgewiesen wurde. Betrachten wir die Verwandtschaftsverhältnisse der Ectodermzellen in etwas weiterem Kreise, so bemerken wir, daß auch die vier Enkel einer gemeinsamen Großmutterzelle überall zusammenbleiben. Ein Gleiches gilt von den achtzelligen und sechzehnzelligen Gruppen und so fort: in allen Fällen bildet die größere oder kleinere Descendenz bestimmter Blastomeren deutlich umschriebene, geschlossene Bezirke. So sind z. B. die beiden ersten ectodermalen Furchungskugeln in der Weise — und zwar

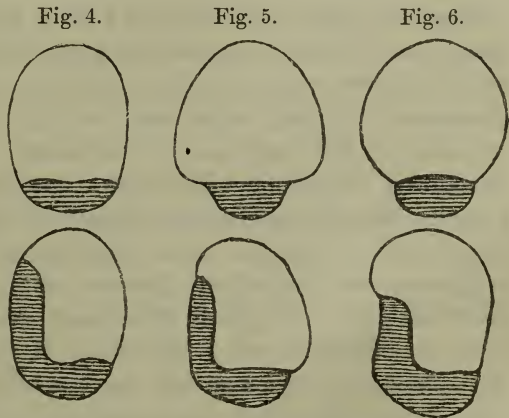


Fig. 4. Schematische Darstellung des Stadiums XXVIII. Fig. 5. Stadium XLVIII. Fig. 6. Stadium CII. — Die oberen Figuren zeigen den Embryo vom Rücken, die unteren von links. Weiß ist das Ectoderm, schraffirt die Nachkommenschaft der unteren Furchungskugel.

durch die ganze Ontogenese hindurch — am Aufbau der Epithelplatte betheiligt, daß die Nachkommenschaft der vorderen in Gestalt einer T-Figur den ganzen Vorderabschnitt und einen breiten Längsstreifen über die Mitte des Rückens formiert, während die abgerundeten Seitenstücke von der symmetrisch getheilten hinteren Ectodermzelle ihren Ursprung nehmen.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen gehen wir dazu über, den Wechsel in der äußeren Gestalt des Embryos und die Bedingungen zu untersuchen, auf denen derselbe beruht. Im Stadium XXVIII besaß der Embryo eine regelmäßig eiförmige Gestalt (Fig. 4).

Im Stadium XLVIII dagegen, d. h. nach der nächsten Klüftungsperiode des Ectoderms, hat der Rücken eine fast dreieckige Form angenommen, indem am hinteren Theile der Ectodermplatte die Flanken mit kräftiger Wölbung backenartig hervorspringen (Fig. 5). Die dorsale Mittellinie zeigt sich weder verlängert, noch auch stärker gewölbt; der Hinterrand des Epithels, dessen Grenze im vorhergehenden Stadium kaum bemerkbar wurde, tritt jetzt mit besonderer Schärfe hervor und bildet als schnurgerade Querlinie die Basis des Dreiecks. In Folge des Vorspringens der Seitentheile ist eine leichte dorsoventrale Abplattung des Embryos eingetreten. Sehen wir nun zu, was für innere Veränderungen die gewölbte Epithelplatte unterdeß erlitten hat. Es unterliegt zunächst keinem Zweifel, daß die Platte, wenn auch nicht an Volumen, so doch in Folge der Verkleinerung ihrer Elemente an Fläche gewonnen hat, und da der Saum des Epithels ringsum auf festen Stützpunkten ruht, so mußte der Flächenzuwachs in einer stärkeren Wölbung zum Ausdruck gelangen. Es fragt sich nun, ob der Zuwachs und die daraus resultirende Wölbung nach allen Seiten gleichmäßig gewesen sind. Wenn wir versuchen wollten, die aus sechzehn Zellen zusammengesetzte Ectodermhaube des Stadium XXVIII in eine Ebene auszubreiten, so würden wir ungefähr das Bild eines Halbkreises erhalten. An demselben könnten wir folgende drei Grundmaße unterscheiden: eine gerade Mittellinie, aus 5 Zellen bestehend, einen äußeren Halbkreis mit 7 und einen Hinterrand mit 5 Blastomeren. Betrachten wir dagegen die zweiunddreißigzellige Ectodermplatte des nächsten Stadiums, und zwar nach Ablauf der Orientierungsperiode, so finden wir die Maßverhältnisse in eigenthümlicher Weise verändert. Statt 5 enthält dann die Mittellinie 6 Blastomeren; da aber diese erstens kleiner sind als die früheren, zweitens nicht mehr gerade hinter einander liegen, sondern alternierend gestellt sind, so wird uns klar, daß die Mittellinie ihre Länge gegen das frühere Stadium nicht vermehrt haben kann. Ein gleiches Resultat gewinnen wir, wenn wir die Maße des bogenförmigen Vorder- und Seitenrandes untersuchen; denn dieser hat an Stelle der 7 großen nur 9 kleinere erhalten, und noch dazu nehmen 2 von dieser Zahl in Folge ihrer eingerückten Lage nur beschränkten Antheil an der Bildung des Saumes. Dem gegenüber zeigt sich der gerade abgeschnittene Hinterrand gegen früher bedeutend verlängert; im Stadium XXVIII setzte er sich aus 5 zickzackförmig gestellten Zellen zusammen, jetzt aber enthält er nicht weniger als 8 und zwar schnurgerade neben einander liegende Blastomeren. Wir wissen also nun: Die gekrümmte Ectodermplatte ist gewachsen, sie mußte

sich in Folge dessen stärker wölben, an dieser Wölbung betheiligte sich aber weder die dorsale Mittellinie noch der äußere Saum, und nur der Hinterrand kam dem Bedürfnis in ausgiebiger Weise entgegen. Es ist klar, daß unter solchen Umständen der ganze Wölbungsbetrag auf den hinteren Theil der Platte, und zwar auf dessen Flanken entfallen mußte, wie wir das ja in der That am Stadium XLVIII verwirklicht gesehen haben.

Wären nun die neuen Maßverhältnisse etwa durch besondere Theilungsrichtung der Zellen direct producirt worden, so hätte schon aus der Theilungsperiode selbst die neue Gestalt des Embryos hervorgehen müssen. Wir sehen aber im Gegentheil, daß die Klüftung zunächst ein Gebilde von ganz anderen Dimensionen geliefert hatte. Nur die Mittellinie erhielt sofort ihren endgültigen Bestand, im Hinterrande aber lagen des Anfangs nicht 8, sondern nur 6 Blastomeren, und umgekehrt setzte sich der Außensaum nicht aus nur 9, wie später, sondern aus 12 Zellen zusammen. Dann aber traten jene weitgehenden Zellenverschiebungen der Orientierungsperiode ein, von denen wir vorhin gesprochen haben. Jederseits wurde eine weitere Zelle in den Hinterrand hineingeschoben, vom bogenförmigen Außenrand wanderten Zellen ins Innere der Epithelfläche, und als dadurch die definitiven Maßverhältnisse hergestellt waren, hatte auch der Embryo seine neue, charakteristische Gestalt erlangt. Zellenbewegungen sind es also gewesen, durch deren Wirksamkeit die typische Wölbungsform des Stadiums XLVIII herbeigeführt wurde.

Wir untersuchen nach derselben Methode den Übergang zum Stadium CII, in welchem das Ectoderm durch eine 64zellige Epithelfläche vertreten ist. Wiederum machen sich wesentliche Umgestaltungen der äußeren Form bemerklich (Fig. 6, p. 89). Statt des ausschließlichen Hervorspringens der hinteren Seitentheile zeigen jetzt die Flanken ihrer ganzen Länge nach eine gleichmäßig energische Wölbung. Dadurch ist der Rücken zu einer rundlichen Scheibe erweitert worden, er hat seinen dreieckigen Umriß und damit die scharfe hintere Grenze verloren. Was aber das Wesentlichste ist: der Embryo, dessen optischer Längsschnitt bis dahin noch immer ein gleichmäßiges Oval darstellte, zeigt sich jetzt deutlich gegen die Bauchseite eingekrümmt, ein Verhalten, das natürlich in der Hauptsache auf eine besonders kräftige Wölbung der Rückenlinie zurückzuführen ist.

Wie steht es nun mit der Neuordnung des ectodermalen Zellmaterials? Wir erinnern uns, daß vor Beginn der neuen Klüftungsperiode im Hinterrande der halbkreisförmigen Platte 8, im Bogen-saum 9, in der Mittellinie 6 Blastomeren enthalten waren. Ver-

gleichen wir damit die entsprechenden Maße des 64 zelligen Epithels, so finden wir nach Ablauf der Orientierungszeit im Hinterrande nicht 8, sondern nur 6, noch dazu verkleinerte Zellen, im bogenförmigen Außenrande 10 statt der ursprünglichen 9, in der Mittellinie aber an Stelle von 6 nicht weniger als 9 Blastomeren. Es zeigt sich also, daß der Bogensaum seine Länge nicht verändert hat, der Hinterrand ist bedeutend kürzer geworden, die Mittellinie aber hat sich um ein gutes Stück in die Länge gestreckt. Die nothwendigen Folgen solcher Veränderungen sind leicht ersichtlich. Da die Gesamtlänge des Plattenrandes sich gegen früher vermindert hat, so mußte durch das Wachsthum der Epithelfläche eine ganz bedeutende Vermehrung der Plattenkrümmung herbeigeführt werden. An dieser konnte der hintere Abschnitt, der früher fast allein die Kosten der Krümmung getragen hatte, nicht betheiligt sein, im Gegentheil wird die schon vorhandene backenartige Wölbung der Seitentheile durch die energische Zusammenziehung des Hinterrandes gezwungen, nach vorn hin zu verstreichen. Daher das Verschwinden der Dreiecksform und der schnurgeraden hinteren Grenze. Auf der anderen Seite gestattet die bedeutende Verlängerung der dorsalen Mittellinie diesmal eine kräftige Rückenwölbung, also in der That diejenige Erscheinung, die wir unter den Merkmalen des neuen Stadiums als besonders hervorstechend bezeichnen konnten.

Es soll nun weiter gezeigt werden, daß auch in diesem Falle die Maßverhältnisse des Ectoderms und damit die Bedingungen seiner typischen Wölbungsweise nicht direct aus der Klüftung hervorgegangen, sondern erst durch die Zellenbewegungen der Orientierungsperiode erreicht worden sind. Die frischgeklüftete Epithelplatte besaß nämlich folgende Dimensionen: ihr Hinterrand enthielt nicht 6 Blastomeren, wie nach der Orientierung, sondern 8, der halbkreisförmige Außensaum zählte 14 Zellen, hatte also einen Überschuß von nicht weniger als 4, und nur die dorsale Mittellinie war durch die Furchung selbst in den Besitz ihrer definitiven Blastomerenzahl gelangt. Das richtige Verhältnis der einzelnen Maße, ohne welches die charakteristische Wölbung des Stadiums nicht zu Stande kommen konnte, ist also auch in diesem zweiten Falle erst durch die Verschiebungen der Orientierungszeit geliefert worden.

So haben wir durch unsere Analyse zweier Entwicklungsstadien eine gewisse Einsicht in die mechanischen Grundlagen gewonnen, auf denen die Umformung der äußeren Gestalt beruht. Die Klüftung lieferte nur das Material, ohne auf die Formbildung selbst von entscheidendem Einflusse zu sein; den Zellenbewegungen aber

fiel die Aufgabe zu, das Furchungsmaterial derartig zu ordnen, daß aus den entstehenden Maßverhältnissen die typische Krümmungsform der Epithelhaube resultieren mußte.

Wir haben in diesen Zellenbewegungen ein formbildendes Princip kennen gelernt, das in Folge seiner großen Einfachheit zu ausgedehnter Anwendung nicht ungeeignet erscheint, wenn es auch ohne Zweifel nicht das einzig wirksame ist; seitlicher Druck, selbständige Formveränderungen der Blastomeren und andere Vorgänge mögen in zahlreichen Fällen dieselben oder ähnliche Wirkungen hervorzubringen im Stande sein. Daß die Leistungsfähigkeit unseres Principes eine fast unbegrenzte ist, liegt auf der Hand. Durch Verkürzung oder Verlängerung der Ränder oder anderer Grundlinien lassen sich Wölbungen der mannigfachsten Art erzeugen, und alle derartigen Effecte müssen um so leichter eintreten, als ja mit jeder Veränderung der Grundlinien eine entsprechende und in gleichem Sinne wirksame Vermehrung oder Verminderung der Flächen verbunden ist. Wir wollen nun in Kürze untersuchen, auf was für mechanischen Wirkungsweisen die Zellenbewegungen unseres Principes beruhen mögen. Zunächst sei an die oben angeführte bedeutungsvolle Thatsache erinnert, daß bei den mannigfachen Zellenverschiebungen und -verlagerungen im Ectoderm des *Ascaris*-Eies zwar häufig die gegenseitige Berührung von Zellen gelöst wird, daß aber je zwei zu einem Schwesternpaar zusammengehörende Blastomeren unter allen Umständen fest mit einander verbunden bleiben. Statt des Satzes: eine Zelle rückt vom Rande hinweg ins Innere der Epithelfläche, können wir also auch sagen: das Geschwisterpaar, zu dem die ihren Ort verändernde Zelle gehört, führt nach der betreffenden Seite hin eine Bewegung, eine Schwenkung aus. Nun aber ist ohne Weiteres klar, daß zwei Zellen, die mittels des Cytotropismus oder sonst irgendwie auf einander einwirken, ihre gegenseitige Lage aus sich selbst heraus nur in der Richtung der gemeinsamen Achse zu ändern vermögen; sie können sich entweder anziehen oder von einander entfernen, sie sind aber nicht im Stande, sich senkrecht oder schräg zur Richtung der Centrale gegen einander zu verschieben. Wenn demnach ein solches Paar eine gemeinsame Drehung oder Schwenkung ausführen soll, so bedarf es dazu anderer, außerhalb liegender Factoren, beispielsweise der cytotropischen Einwirkung einer dritten Zelle. Was aber für unsere erste ihren Ort verändernde Furchungskugel galt, das hat offenbar auch für die hinzugenommene dritte Zelle Gültigkeit, d. h. auch diese steht mit ihrer Schwesterzelle in fester Verbindung. Wir können demnach

sagen: Die Verschiebung der ectodermalen Elemente des *Ascaris*-Eies beruht darauf, daß je vier Blastomeren, und zwar immer zwei Paare von Geschwisterzellen, ihre gegenseitige Lage verändern. Nun aber vermag in der That eine Gruppe von vier Blastomeren aus sich selbst heraus die mannigfachsten Formen anzunehmen, genügt also vollkommen für die Bedürfnisse unseres Princips. Es bedarf nur der Annahme einfacher cytotropischer Vorgänge, um sich vorzustellen, wie die langgestreckte, lineare Anordnung einer solchen Gruppe in die T-förmige, von da in rhombische verwandelt werden kann, oder umgekehrt, und mit der Möglichkeit derartiger Formveränderungen sind die Mittel zu beliebiger Verkürzung oder Verlängerung ohne Weiteres gegeben. Die vierzellige Blastomerengruppe gewinnt dadurch gleichsam die Bedeutung eines formbildenden Elementarmechanismus.

Für die Erzielung des mechanischen Effects würde das verwandtschaftliche Verhältnis der beiden zusammenwirkenden Zellenpaare offenbar gleichgültig sein. Es scheinen mir aber dennoch gewichtige Gründe dafür zu sprechen, daß nicht beliebige Paare zu einem solchen vierzelligen Elementarmechanismus zusammentreten können, sondern daß diese Paare direct mit einander verwandt, daß alle vier Blastomeren der Gruppe Enkel einer und derselben Großmutterzelle sein müssen. Zunächst gewinnt durch eine solche Annahme der ganze Apparat außerordentlich an Einfachheit. Wenn zwei Zellen durch Cytotropismus oder sonst irgendwie auf einander wirken sollen, so müssen sie beide auf diese Wirkung abgestimmt sein. Ist es dann nicht sehr viel begreiflicher, wenn solche innere Beziehungen, vielleicht chemische Körper, gewissermaßen in der Familie von Generation zu Generation weitergegeben werden, als wenn dieselben zwischen Zellen, die von Haus aus in gar keiner Beziehung stehen, zu einer bestimmten Zeit plötzlich auftauchen müssen? Überzeugender ist das Folgende: Könnten es beliebige Zellen sein, die durch gegenseitige Wirkung eine gewisse Bewegung producieren sollten, so wäre es doch wohl die allerwichtigste Grundforderung, daß die Zellen sammt ihren einander zugeordneten Kräften zu gleicher Zeit zur Verfügung ständen. Dafür bietet sich aber nur geringe Garantie. Nach der Regel von der Concordanz wächst ja die Unsicherheit der zeitlichen Beziehung mit dem Verwandtschaftsgrade. Was sollte z. B. aus den Geschlechtszellen werden, wenn sie zu einer Lageveränderung der Mithilfe bestimmter Ectodermzellen benöthigten, sie, deren Entstehung mit zwei ganz verschiedenen Entwicklungsstadien des Ectoderms zusammenfallen kann? Dagegen wird durch die hohe Concordanz unmittelbar verwandter

Zellen die Möglichkeit einer rechtzeitigen Wechselwirkung zwischen ihnen hinreichend gewährleistet. Unsere Annahme findet aber, wie mir scheint, auch in den Thatsachen selbst ihre volle Bestätigung. Es zeigt sich nämlich bei genauer Untersuchung, daß im ectodermalen Epithel unseres Wurmes nicht nur Geschwisterpaare, sondern auch die Vierenkelgruppen trotz aller Verschiebungen überall ihren Zusammenhang wahren, ein Verhalten, das von unserem Standpunkte aus selbstverständlich ist, andern Falls aber befremden müßte. In zahlreichen Fällen läßt sich ferner direct beobachten, daß die Formänderung einer Gruppe von vier Zellen in der That nichts Anderes ist, als eine coordinierte Bewegung der beiden beteiligten Paare, und in allen diesen Fällen handelt es sich, wie meine ausführliche Abhandlung im Einzelnen darstellen wird, um unmittelbare Verwandte.

Wenn aber die Thatsache zu Recht besteht, daß die vier Enkel einer jeden Furchungskugel im Stande sind, aus sich selbst heraus und ohne Mithilfe fremder Zellen ihre gegenseitige Lage zu ändern, wenn sie also in der Formbildung des Ganzen eine selbständige Rolle spielen, so gewinnt dieser Theil der Entwicklung — sagen wir vorläufig nur in der Ectodermplatte der *Ascaris* — ein ganz eigenartiges Ansehen. Es muß nämlich unter solchen Umständen die weitere Annahme, daß die formbildenden Wirkungsweisen nicht nur in geschlossenen Gruppen verwandter Zellen thätig sind, sondern daß sie im Rahmen derselben Gruppen auch ihren Ursprung nehmen, die höchste Wahrscheinlichkeit erlangen. Dann aber wird die Entwicklung in der That Mosaik, Selbstdifferenzierung. Denn gleichviel, ob die Zellen einer Gruppe ihre Befähigung zur Formbildung durch Übernahme und Entwicklung präformierter Anlagen von der gemeinsamen Stammzelle her erhalten haben, oder ob diese Befähigung epigenetisch durch gegenseitige Induction oder sonstwie innerhalb der Gruppe entstanden sei — so wird doch für jeden einzelnen Vorgang, und zwar nicht nur für den Effect, sondern auch für die Gewinnung der dazu nöthigen Energie eine geschlossene, von anderen unabhängige Gruppe in näherem oder weiterem Kreise verwandter Zellen verantwortlich gemacht.

#### Discussion:

Herr Prof. H. E. ZIEGLER: Was die regelmäßig auftretenden Lageverschiebungen der Zellen betrifft, so habe ich, als ich die Furchung von *Rhabditis nigrovenosa* am lebenden Object beobachtete, darüber folgende Auffassung gewonnen. Diejenigen

Zellen, welche in Theilung eintreten, ziehen sich kugelig zusammen und nehmen also an der Oberfläche der Blastula oder Gastrula einen kleineren Raum ein; dem entsprechend breiten sich die anderen Zellen aus; dabei können sich die Zellen gegen einander verschieben; da die Theilungsfolge der Zellen eine fast ganz regelmäßige ist, sind auch diese Verschiebungen nicht beliebig, sondern erfolgen stets in ähnlicher Weise und erscheinen daher gesetzmäßig.

Der Vortragende: Natürlich müssen bei ungleichzeitiger Theilung geringe Verschiebungen der benachbarten Zellen eintreten. Diese aber haben mit den oft sehr bedeutenden formbildenden Umlagerungen innerhalb des Ectoderms, von denen allein ich gesprochen habe, durchaus nichts zu schaffen. Im Wesentlichen spielen sich letztere überhaupt erst ab, wenn das ganze Material abgefurcht und die polygonale Form der Zellen wieder hergestellt ist, wenn also die geringen bei der Klüftung entstandenen Druckverschiedenheiten längst wieder ausgeglichen sind. Sollten aber unsere vollkommen typisch auftretenden Zellbewegungen dennoch auf jene Spannungen zurückzuführen sein, so wäre, um den richtigen Ablauf zu verbürgen, eine höchst genaue Regelung der Zelltheilungsfolge offenbar unerlässlich. Diese ist aber durchaus nicht »fast ganz regelmäßig«, wie Vorredner meint, sondern das gerade Gegenteil davon, so willkürlich wie nur irgend denkbar.

Überhaupt wäre doch der ideale Zustand ein gleichzeitiger Eintritt aller Theilungen des Ectoderms; dann könnte natürlich von besonderen Spannungen und daraus resultirenden Bewegungen keine Rede sein. Das aber die Theilungsfolge so ungeordnet ist, beruht auf einer gleichsam fehlerhaften Unvollkommenheit, und diese sollte zu jenen höchst regelmäßigen, für die Formbildung so wichtigen Bewegungen den Anstoß geben?

An der Discussion betheiligen sich ferner die Herren F. E. SCHULZE und BÜTSCHLI.

Herr Prof. E. KORSCHULT (Marburg):

#### Mittheilungen über Eireifung und Befruchtung.

Die folgenden Mittheilungen erläutern Verhältnisse, welche in verschiedener Hinsicht von dem bisher über den Reifungsvorgang Bekannten abweichen. Sie beziehen sich auf *Ophryotrocha puerilis*. Dieser kleine Polychät läßt sich längere Zeit in Aquarien halten und ist hier zur Fortpflanzung zu bringen, so daß die einzelnen Stadien der Eireifung und Befruchtung in fortlaufender Reihe gesammelt werden konnten. Bis zur Ausbildung der ersten Richtungs-



spindel vollzieht sich die Reifung der Eier in der Leibeshöhle des Mutterthieres; dann werden sie in größerer oder geringerer Zahl abgelegt. Dem entsprechend wurde die Untersuchung an Schnittserien der weiblichen Thiere und der Eiermassen ausgeführt.

Schon bei früheren Untersuchungen an *Ophryotrocha* hatte ich die erste Richtungsspindel kennen gelernt. Es ist eine schlanke, im Verhältnis zum ganzen Ei sehr große Spindel, die inmitten des Eies gelegen ist. Die Äquatorialplatte besteht aus vier Chromatinkörnern, die eng an einander gedrängt sind und somit durchaus den Eindruck einer Vierergruppe hervorrufen. Ich glaubte es damals mit denselben Chromatinverhältnissen zu thun zu haben, wie sie bei *Ascaris megalcephala univalens* obwalten, zumal ein späteres Stadium der Bildung des ersten Richtungskörpers die vier Chromatinkörner zu je zwei aus einander gewichen zeigte. Somit mußte ich annehmen, daß das Chromatin sich so verhielte wie bei dem genannten Nematoden, d. h. daß in der ersten Richtungsspindel ein viertheiliges Chromosoma vorhanden sei. Es erschien mir von Werth, eine Form mit so einfachen Verhältnissen des Chromatins genauer kennen zu lernen und festzustellen, ob sich thatsächlich die Vorgänge in der gleichen Weise abspielen wie beim Pferdespulwurm.

Beim genaueren Studium der Reifungserscheinungen ergab sich bald, daß in der 1. Richtungsspindel auch die doppelte Zahl der Chromatinkörner auftreten könne. Dies schien abermals auf eine Parallele mit dem Pferdespulwurm hinzuweisen und legte die Vermuthung nahe, daß wie bei ihm zwei Varietäten mit verschiedener Chromosomenzahl vorhanden sein möchten. Die weitere Untersuchung ergab jedoch wesentlich andere Verhältnisse. Da sie zunächst nicht zu einem klaren Ergebnis führte, wurde vorher die Zahl der Schleifen in den Furchungs- und Gewebszellen festgestellt.

Die Zählung der Schleifen in den Tochterplatten bzw. in den Äquatorialplatten der karyokinetischen Figuren im Körper- und Darmepithel sowie im mesodermalen Gewebe ergab vier als Normalzahl. Die Chromosomen stellen hier hufeisenförmige Schleifen dar. Dasselbe ist der Fall bei der Eibildung und Spermatogenese. Ebenso fanden sich vier Schleifen in den Furchungszellen. In Bezug auf die letzteren ist allerdings eine Ausnahme zu machen, die jedoch nicht an dieser Stelle, sondern erst in der ausführlichen Arbeit eine eingehendere Besprechung finden soll, da sie zu dem hier behandelten Gegenstand nicht in directer Beziehung steht. Es können in der Äquatorialplatte bzw. in den Tochterplatten der Furchungskerne auch 8 Schleifen vorhanden sein. Als Normalzahl im gewöhnlichen Sinne sind jedenfalls 4 Schleifen anzunehmen.

Nachdem ich die Normalzahl der Schleifen festgestellt hatte, kehrte ich zur Untersuchung der Richtungskörperbildung zurück. Dieselbe ist nicht ganz leicht, da es einige Schwierigkeiten äußerer Natur zu überwinden giebt. Wie erwähnt, werden die Eier im Stadium der ersten Richtungsspindel abgelegt. Während dieses Stadium der central gelagerten Richtungsspindel ein lange andauerndes ist, verlaufen die folgenden Stadien sehr rasch. Es muß daher möglichst genau der Moment der Eiablage abgepaßt und auf die rechte Zeit für die Conservirung der übrigen Stadien geachtet werden. Die Eier eines Geleges, deren Zahl von etwa 20 bis 150 und mehr schwankt, befinden sich fast ganz auf dem gleichen Stadium. Die Besamung erfolgt bald nach der Eiablage bzw. gleichzeitig mit ihr.

Ich beginne die Darstellung mit der in Ausbildung begriffenen Eizelle. Wie ich gleichzeitig mit BRAEM zeigte<sup>1</sup>, findet sich bei *Ophryotrocha* das eigenthümliche Verhalten, daß jeder Eizelle eine Nährzelle beigegeben ist. Beide sind Anfangs von gleicher Größe und liegen im Ovarium neben einander. Später löst sich das Zellenpaar vom Ovarium und flottiert in der Leibeshöhle. Die Nährzelle schreitet zunächst im Wachsthum voran und übertrifft bald die Eizelle mehrfach an Umfang, bis dann auch diese ein stärkeres Wachsthum beginnt, sich auf Kosten der Nährzelle vergrößert und diese schließlich an Umfang weit hinter sich zurückläßt. Die Nährzelle hängt am Ende dem Ei nur noch als eine kleine unansehnliche Zelle an und geht zuletzt ganz verloren.

Die beiden vereinigten Zellen unterscheiden sich nicht nur durch Structur und Färbung ihres Plasmas, sondern auch besonders durch das Verhalten ihrer Kerne. Derjenige der Nährzelle erhält bald ein größeres, stärker färbbares Chromatinnetz. Seine Begrenzung wird unregelmäßig und verschwindet stellenweise gegen das Protoplasma, kurz er besitzt den so häufig bei secernirenden Zellen auftretenden Charakter. Das Keimbläschen hingegen zeigt ein feineres Chromatinnetzwerk und färbt sich überhaupt weit schwächer als der Nährzellkern. Noch zur Zeit, da beide Zellen mit einander verbunden sind, ordnet sich das Chromatin in Gestalt eines Anfangs nicht klar hervortretenden, später deutlichen Fadens an, der sich im Keimbläschen hin und wieder windet. Die körnige Structur und höckrige Oberfläche dieses Fadens verschwindet allmählich, wobei er sich stärker färbt. Seine Substanz scheint sich stärker zu conden-

---

<sup>1</sup> F. BRAEM: Zur Entwicklungsgeschichte von *Ophryotrocha puerilis* Cl. M. in: Z. wiss. Zool. V. 57. 1893. — E. KORSCHOLT: Über *Ophryotrocha puerilis* Cl. M. etc. ebenda.

sieren, denn Anfangs mehrfach gewunden, ist er später bedeutend verkürzt und zeigt nur noch wenige Windungen. Ich spreche nur von einem Faden, da es mir schien, als ob thatsächlich nur ein solcher vorhanden sei, doch ist das Object zur Entscheidung der Frage, ob es sich um einen einzigen zusammenhängenden Faden oder mehrere Fadenstücke handelt, kaum günstig genug. Der umfangreiche Kernkörper des Keimbläschens gelangt während der weiteren Umbildung des Chromatins zur Auflösung.

Der immer stärker verkürzte Chromatinfaden zerfällt in vier Theilstücke, die zunächst noch ziemlich lang sind. Sie liegen entweder gestreckt oder schleifenförmig gewunden im Keimbläschen. Sie verkürzen sich ebenfalls noch so, wie es früher der ganze Faden that, und nehmen dabei eine stärkere Färbung an. Erst jetzt tritt an ihnen eine deutliche Längsspaltung auf, die sich nur in seltenen Fällen früher bemerkbar macht. Die vier Theilstücke werden schließlich zu kurzen längsgespaltenen und wenig gebogenen Stäbchen. Bisher unregelmäßig im Kern vertheilt, ordnen sie sich allmählich in der Mitte des Keimbläschens an, und nunmehr kommt es zur Ausbildung der Spindel.

Bereits zur Zeit des continuirlichen Kernfadens trat an der Peripherie des Keimbläschens eine Attractionssphäre mit umfangreicher Strahlung hervor. Sie theilt sich, und im Verlauf der geschilderten Vorgänge rücken beide Strahlungen an zwei entgegengesetzte Pole des Keimbläschens. Noch wenn die Membran des Keimbläschens vollständig erhalten ist, treten in seinem Inneren die von den beiden Polen nach den Chromosomen hin verlaufenden Spindelfasern auf. Das Keimbläschen mit den beiden Polstrahlungen, den Spindelfasern und den in seiner Mitte gelegenen vier gespaltenen Chromosomen macht jetzt trotz seiner noch erhaltenen Membran schon mehr den Eindruck einer Kernspindel.

In Übereinstimmung mit dem gewöhnlichen Verhalten bei der Karyokinese würde man erwarten, daß sich nach der völligen Ausbildung der Spindel mit der aus den vier Chromosomen bestehenden Äquatorialplatte diese sich entsprechend der schon vorhandenen Spaltung in die beiden Tochterplatten zerlegen, daß also eine sog. Äquationstheilung im Sinne WEISMANN's erfolgen würde. Das ist jedoch nicht der Fall, sondern die Spindel bildet sich in einer Weise, welche bereits von vorn herein den andersartigen Verlauf des Vorgangs anzeigt.

Wenn die scharfe Umgrenzung des Keimbläschens schwindet und die Spindel damit zur Ausbildung kommt, so ordnen sich die vier gespaltenen, stäbchenförmigen Chromosomen nicht der Quere,

sondern der Länge nach in der Mitte der Spindel an und zwar so, daß sie paarweise neben und hinter einander liegen. Ihre Längsachse ist also derjenigen der Spindel parallel gerichtet. Die Längsspaltung der Chromosomen schwindet dabei, und sie verkürzen sich noch mehr, so daß sie jetzt als die etwas länglichen Chromatinkörner erscheinen, welche das scheinbar einzige, viertheilige Chromosoma der ersten Richtungsspindel, von welchem weiter oben die Rede war, zusammensetzen. Die Ausbildung der Spindel ist hiermit beendet. Die aus den vier eng zusammengedrängten Chromosomen gebildete Äquatorialplatte liegt central. Von ihr verlaufen die Spindelfasern nach den Polen, doch ziehen außerdem solche peripher von einem Pol zum anderen, was der Spindel ein besonders charakteristisches Aussehen verleiht. Außerdem ist dieselbe auffallend langgestreckt. Kennte man ihre Entstehung nicht, so würde man sie nach ihrer Größe und Lage inmitten des Eies weit eher für die erste Furchungsspindel halten und annehmen, daß sie eine Theilung der Zelle in zwei gleiche Hälften herbeiführen müsse. Die Bildungsweise dieser Richtungsspindel scheint anzudeuten, daß es sich bei der von ihr veranlaßten Zelltheilung um die Entstehung gleichwerthiger Theilstücke handele, und doch führt sie nur zur Bildung sehr ungleicher Theile, nämlich der Eimutterzelle und des ersten Richtungskörpers. Möglicher Weise verhielt sich dies früher anders, indem die letztere rudimentäre Zelle der anderen gleichwerthig war.

In dem zuletzt besprochenen Stadium erfolgt die Ablage des Eies; allerdings fand ich einige Würmer, bei denen die noch langgestreckte Spindel bereits an den Rand des Eies gerückt war. Das ist das nächste Stadium, und zu der randständigen, radiären Lage der Spindel kommt bald eine Verkürzung hinzu. Damit verbindet sich dann auch bald die Bildung der Tochterplatten. Sie erfolgt einfach durch Auseinanderweichen von je zwei Chromosomen in der Längsrichtung. Die beiden neben einander gelegenen Chromosomen rücken gegen den entsprechenden Pol hin und stellen nunmehr eine Tochterplatte dar. In diesem Stadium tritt die vorher unterdrückte Längsspaltung der Chromosomen wieder hervor und führt zum Zerfall jedes Chromosomas in zwei Spalthälften, so daß die Tochterplatten nunmehr je vier Chromatinkörner aufweisen. Die noch immer radiär gelagerte Spindel ist aus der langgestreckten in eine Tonnenform übergegangen. Die randständige Tochterplatte tritt jetzt in eine Vorwölbung des Eiplasmas ein, und es kommt auf die bekannte Weise zur Abschnürung des ersten Richtungskörpers. Gleichzeitig theilt sich die Polstrahlung der inneren Spindelhälfte,

und die im Ei zurückbleibende Tochterplatte bildet sich zu der Äquatorialplatte der zweiten Richtungsspindel um, indem sie zwischen die beiden neu entstandenen Polstrahlungen und die von ihnen ausgehenden Spindelfasern zu liegen kommt. Die zweite Richtungsspindel hat zunächst eine paratangente Lage. Die Chromatinkörner liegen in ihrer Mitte zu zwei Paaren hinter einander, zeigen also eine ganz ähnliche Anordnung wie in den frühen Stadien der ersten Richtungsspindel. Auch der Bau dieser mit zwei gut ausgeprägten Polstrahlungen versehenen Spindel ist demjenigen der ersten Richtungsspindel sehr ähnlich. Die Tochterplatten bilden sich durch paarweises Auseinanderweichen der Chromosomen. Die Spindel stellt sich schräg und dann radial. Unter bzw. neben dem ersten Richtungskörper wölbt sich das Eiplasma vor, die aus zwei Chromosomen bestehende randständige Tochterplatte tritt in diese Vorwölbung hinein, und der zweite Richtungskörper kommt ebenfalls zur Abschnürung. An der im Ei zurückbleibenden Tochterplatte werden die beiden Chromosomen allmählich undeutlich, doch ist die Polstrahlung zunächst noch sehr klar ausgeprägt. Bald bildet sich die Tochterplatte zum Eikern um, und die Strahlung schwindet nach und nach.

Um gleich an dieser Stelle noch das Schicksal der Richtungskörper zu berühren, so ist von ihnen zu erwähnen, daß sie noch längere Zeit am Ort ihres Entstehens liegen bleiben und daß dieser der ersten meridionalen Furchungsebene entspricht. Der erste Richtungskörper theilt sich vielfach noch, wenn auch nicht in allen Fällen. Man findet in den betreffenden Stadien an manchen Eiern drei, an anderen nur zwei Richtungskörper vor. Die Theilung des ersten Richtungskörpers erfolgt auf karyokinetischem Wege, wie aus mehreren der beobachteten Theilungsstadien, die in der ausführlichen Arbeit beschrieben werden, hervorgeht.

Aus der gegebenen Darstellung der Eireifung ist hervorzuheben, daß die Chromosomen im Keimbläschen von *Ophryotrocha* nicht in der reducierten, sondern in der Normalzahl auftreten. An ihnen ist zwar eine Längsspaltung vorhanden, aber dieselbe deutet auffallender Weise nicht wie sonst in der Karyokinese die Trennung und das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen bei der nachfolgenden Theilung an. Vierergruppen werden im Keimbläschen nicht gebildet, man müßte denn das Zusammenlegen der Chromosomen in der Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel damit vergleichen. Wollte man dieser Auffassung huldigen, so würde man die Vierergruppe aus vorher weit von einander getrennten Theilen construiren, wobei die Thatsache bestehen

bleibt, daß die Chromosomen des Keimbläschens in der Normalzahl vorhanden sind.

Nach BOVERI's, O. HERTWIG's und BRAUER's Auffassung entstehen die Vierergruppen durch zweimalige Längsspaltung, während HÄCKER, VOM RATH und RÜCKERT<sup>1</sup> ihr Zustandekommen durch einmalige Längsspaltung mit nachfolgender Quertheilung erklären. Bei den von HÄCKER und RÜCKERT untersuchten Copepoden kann die Normalzahl der Chromosomen 24 betragen. Der Kernfaden des Keimbläschens spaltet sich und zerfällt durch Quertheilung in 12 stäbchenförmige Segmente. An letzteren wird dann eine abermalige Quertheilung nur angedeutet, so daß die beiden Theilstücke mit einander verbunden bleiben. Bei gleichzeitiger Verkürzung der gespaltenen Stäbchen kommt es somit zur Bildung von 12 Vierergruppen, welche also in reducierter Zahl vorhanden sind. Bei der Bildung des ersten Richtungskörpers werden die Spaltstücke von einander getrennt; sie ist eine Äquationstheilung. Bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers hingegen weichen die durch Quertheilung entstandenen Stücke aus einander, und man hat es mit einer Reductionstheilung zu thun.

Will man die Vierergruppen auch bei *Ophryotrocha* finden, so müßte man sich bei der Art und Weise des Zusammenlegens für die letztere der beiden oben genannten Auffassungen entscheiden und je zwei in der Äquatorialplatte der Spindel hinter einander gelegene, gespaltene Chromosomen zu einer Vierergruppe vereinigen, aber auch dann verläuft die Theilung in abweichender Weise. Die Theilung, welche zur Bildung des ersten Richtungskörpers führt, pflegt eine Äquationstheilung zu sein, d. h. sie verläuft nach dem gewöhnlichen Schema der Karyokinese, es tritt eine Spaltung der Chromosomen in der Äquatorialplatte ein, welche zur Bildung der Tochterplatten führt. So liegen die Verhältnisse bei *Ophryotrocha*

---

<sup>1</sup> TH. BOVERI, Zellstudien I—III. Jena 1887—1890. — O. HERTWIG, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. in: Arch. mikr. Anat. V. 36. 1890. — A. BRAUER, Über das Ei von Branchipus etc. in: Abh. Akad. Wiss. Berlin 1892. Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala*. in: Arch. mikr. Anat. V. 42. 1893. Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. ebenda. V. 43. 1894. — O. VOM RATH, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa* vulg. Latr. ebenda. V. 40. 1892. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. in: Z. wiss. Zool. V. 57. 1893. — J. RÜCKERT: Zur Eireifung bei Copepoden. in: Anat. Hefte. V. 4. Wiesbaden 1894. Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen. in: Ergebnisse Anat. u. Entw. V. 3. Wiesbaden 1894. — V. HÄCKER: Die Vorstadien der Eireifung. Untersuchung über die Bildung der Vierergruppen etc. in: Arch. mikr. Anat. V. 45. 1895, sowie frühere Arbeiten desselben Autors.

nicht, wie ich entschieden betonen muß, wobei ich ausdrücklich hervorhebe, daß ich mich selbst nur widerwillig und erst nach eingehendster Untersuchung dieser von den gewöhnlichen Darstellungen abweichenden Auffassung zuwandte.

Es wurde vorher gezeigt, daß bei der Bildung des ersten Richtungskörpers die Tochterplatten der Kernspindel zunächst aus zwei Chromatinkörnern bestehen und diese sich dann in Folge des Wiederauftretens der vorher schon vorhanden gewesenen Spaltung in vier Körner sondern. Es werden somit nicht die Spaltheilungen von vier, sondern zwei ganze Chromosomen dem ersten Richtungskörper zugetheilt; die Theilung ist also keine Äquations-, sondern eine Reductionstheilung. Ich bin mir bewußt, daß diese Darstellung von dem Verlauf des Vorgangs bei anderen Thieren wesentlich abweicht und deshalb von vorn herein wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Ich konnte mich selbst schwer zu der Annahme entschließen, daß die aus dem ruhenden Kern hervorgehende Spindel sich nicht auf dem gewöhnlichen karyokinetischen Wege theilen solle, und doch vermag ich die erhaltenen Befunde nicht anders zu erklären.

Daß bei der Theilung der ersten Richtungsspindel wirklich zwei ganze Chromosomen in den Tochterplatten vorhanden sind, geht zweifellos aus folgendem Verhalten hervor. Nicht selten tritt die Spaltung der beiden Chromosomen in die vier Hälften erst später, als dies vorher geschildert wurde, in die Erscheinung, ja sie kann sogar während der ganzen Bildung des ersten Richtungskörpers unterbleiben. Eine Verwechslung mit der zweiten Richtungsspindel, welcher diese erste Spindel gleicht, ist ausgeschlossen, weil alle Eier eines Geleges ungefähr auf dem gleichen Stadium sind und an den betreffenden Eiern erste Richtungskörper noch nicht gebildet waren. In anderen, ebenfalls außergewöhnlichen Fällen zeigt sich die äußere Tochterplatte der ersten Richtungsspindel in vier Körner getheilt, während dies mit der inneren Tochterplatte noch nicht der Fall ist, so daß sie also nur aus zwei Körnern besteht. Bei noch anderen Eiern tritt das Umgekehrte ein, d. h. die innere Platte besteht aus vier, die äußere nur aus zwei Körnern. Übrigens kommt auch gelegentlich, allerdings abnormer Weise das andere Extrem des zuletzt geschilderten Verhaltens vor, indem die Spaltung bereits in der noch langgestreckten ersten Richtungsspindel eintritt, wenn die Äquatorialplatte noch als solche besteht oder doch kaum erst in die Tochterplatten getrennt ist.

Wenn die Bildung des ersten Richtungskörpers eine Reductionstheilung darstellt, so fragt es sich, wie die des zweiten aufzufassen

ist, d. h. ob bei ihr ebenfalls eine Reductions- oder aber eine Äquationstheilung stattfindet. Die Frage ist schwer zu entscheiden, weil sich nicht feststellen läßt, ob die in einer Tochterplatte der zweiten Richtungsspindel enthaltenen Chromatinkörner Theilhälften eines und desselben oder zweier verschiedener Chromosomen sind. Leicht und mit einer gewissen Sicherheit würde die Frage dann zu beantworten sein, wenn bei der zweiten Richtungsspindel, wie dies bei der ersten gelegentlich vorkommt, die Spaltung der Chromosomen unterdrückt würde. Dann fände sich in jeder Tochterplatte nur ein Chromosoma, und auch die Bildung des zweiten Richtungskörpers würde eine Reductionstheilung sein. Dieses Verhalten ließ sich mit Sicherheit niemals feststellen.

Bei der Eireifung habe ich noch eines anderen Verhaltens zu gedenken. In einigen Gelegen zeigten die Chromosomen nicht die Form von Körnern, sondern von wohlausgebildeten, hufeisenförmigen Schleifen. Die Spindel nimmt dadurch ein etwas differentes Aussehen an, doch verlaufen die Vorgänge der Richtungskörperbildung in ganz derselben Weise. Da ich dieses Verhalten wiederholt auffand, konnte ich auch dafür die gesammte Eireifung verfolgen. Auffallend ist es, daß diese Spindeln mit schleifenförmigen Chromosomen Folgestadien der langgestreckten ersten Richtungsspindel mit der scheinbar viertheiligen Kernplatte sein müssen, denn bei dieser findet man niemals schleifenförmige Chromosomen, obwohl dieses Stadium das ungleich häufigste ist. Man erhält es mit Sicherheit von jedem Weibchen, wenn man dieses lange genug am Leben läßt, und in dem Fall, daß das Weibchen nicht zur Eiablage gelangt, bleibt dieses Stadium außerordentlich lange erhalten. Ich fand es daher ganz besonders häufig.

Bezüglich der verschiedenartigen Gestaltung der Schleifen könnte man zu der Auffassung kommen, daß nur diejenigen Eier, welche schleifenförmige Chromosomen zeigen, genügend conservirt seien und daß die Schleifenform bei den übrigen in Folge der ungenügenden Conservierung verloren gegangen sei. Diese Frage legte ich mir natürlich ebenfalls vor, als ich die schleifenförmigen Chromosomen kennen lernte, mußte sie jedoch durchaus verneinen. Die Eier mit körnchenförmigen Chromosomen zeigen denselben, zum Theil ausgezeichneten Erhaltungszustand wie diejenigen mit schleifenförmigen Chromosomen, welches Urtheil übrigens auch von verschiedenen, in derartigen Untersuchungen erfahrenen Collegen abgegeben wurde, denen ich die Präparate demonstirte. Wie man aus den in der ausführlichen Arbeit gegebenen Figuren erkennen wird, sind die hufeisenförmigen Schleifen verhältnismäßig lang, und es ist höchst



unwahrscheinlich, daß sie (bei schlechter Conservierung) zu den sehr regelmäßig gestalteten runden Körnern werden sollten. Außerdem würde dann der bei Weitem größere Theil meines Materials, welches eben Körner und kleine Schleifen zeigt, schlecht conserviert sein, was ja natürlich möglich wäre, aber nicht wahrscheinlich ist, da ich sehr verschiedenartige Conservierungsflüssigkeiten in ihrer Wirkung ausprobierte, bis ich die geeignete Methode fand. Diese führte bei gleicher Anwendungsweise zur Darstellung von Körnern und Schleifen, das erstere in der bei Weitem größeren Mehrzahl der Fälle, das letztere seltener. Unter der großen Anzahl von Gelegen, die ich untersuchte, befinden sich naturgemäß auch minder gut conservierte, sowohl solche mit körnchen- als auch solche mit schleifenförmigen Chromosomen. An den geschrumpften, gequollenen oder sonstwie veränderten Chromosomen läßt sich aber immer erkennen, zu welcher der beiden Formen sie gehören. Ich habe keinen Anhalt dafür, daß mangelhafte Conservierung die schleifenförmigen zu körnchenförmigen Chromosomen umwandelt. Die langgestreckte erste Richtungsspindel, welche ich, wie gesagt, besonders häufig und in vorzüglichem Erhaltungszustand sowohl außerhalb wie innerhalb des Mutterthiers auffand, zeigt niemals schleifenförmige Chromosomen. Die Entstehung ihrer körnchenförmigen Chromosomen aus dem Kernfaden wurde zudem Schritt für Schritt verfolgt. Die Furchungszellen hingegen zeigen stets, auch bei mangelhafter Conservierung, die Schleifenform der Chromosomen, keine Körner. Die Körnerform der Chromosomen ist übrigens in sehr ähnlicher Ausbildung wie bei *Ophryotrocha* auch von anderen Thieren, z. B. von *Ascaris megalcephala*, bekannt. Gelegentlich nehmen die Körner auch beim Pferdespulwurm eine etwas gebogene, an die Schleifenform erinnernde Gestalt an, wie man aus BOVERI'S Arbeiten sowie aus derjenigen von SALA<sup>1</sup> erkennt. Jedenfalls zeigen die Furchungsspindeln auch bei diesem Wurme schleifenförmige Chromosomen. Nach meinen Befunden muß ich daran festhalten, daß die Chromosomen der Richtungsspindeln von *Ophryotrocha* im Allgemeinen die Form runder Körner haben, daß sie jedoch in einzelnen Fällen hufeisenförmig gestaltet sind.

Über den Vorgang der Befruchtung kann ich hier kürzer hinweggehen. Schon zur Zeit der verkürzten ersten Richtungsspindel dringt das Spermatozoon an einer nicht vorbestimmten, sondern wechselnden Stelle in das Ei ein. Bald tritt die Strahlung auf, und

<sup>1</sup> L. SALA, Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei *Ascaris megalcephala*. in: Arch. mikr. Anat. V. 44. 1895.

der sich rasch vergrößernde Spermakern rückt gegen die Mitte des Eies vor. Sein Centrosoma bezw. die Strahlung theilt sich. Unterdessen ist auch der Eikern zur Ausbildung gelangt, wobei seine Strahlung vollständig verloren ging. Er rückt jetzt ebenfalls gegen die Mitte des Eies, wo sich beide Kerne treffen. In jedem Kern ist ein Kerngerüst und ein äußerst umfangreicher Kernkörper zur Ausbildung gelangt. Die Gestalt beider Kerne ist in diesem Stadium unregelmäßig und allem Anschein nach veränderlich. Der Eikern bleibt durch seine bestimmte Lage zu den Richtungskörpern kenntlich. Er entbehrt der Strahlung, während der Spermakern durch das Vorhandensein der doppelten Strahlung gekennzeichnet ist. Diese letztere ordnet sich bei der Vereinigung der Kerne so an, wie es die Ausbildung der Furchungsspindel verlangt. Die Centrosomen der letzteren werden also vom Spermatozoon geliefert. Von einer Centrenquadrille ist nicht die Rede. Dagegen sah ich Bilder, welche für FOL's Darstellung eine Erklärung zu geben schienen, und ich beabsichtigte gelegentlich eines Aufenthaltes am Meer die mir unwahrscheinlichen Angaben FOL's an Echinodermeneiern zu kontrollieren, doch machte das Erscheinen der Abhandlung von E. B. WILSON u. MATHEWS über die Befruchtung der Seestern- und Seeigeleier diese Arbeit überflüssig, indem darin gezeigt wird, daß eine Centrenquadrille nicht stattfindet, sondern die beiden Centrosomen der Furchungsspindel vielmehr vom Spermakern herühren<sup>1</sup>. In rascher Folge erschienen dann die Arbeiten von MEAD, OSC. MEYER und BOVERI, welche die schon früher von BOVERI und Anderen gemachten Angaben, daß das Spermatozoon die Polstrahlungen liefere, ebenfalls bestätigten. So verhält es sich also auch bei *Ophryotrocha*. Auf die ganz abweichenden Befunde WHEELER's, wonach bei *Myzostoma* die Centrosomen der Furchungsspindel nicht vom Spermatozoon sondern vom Ei geliefert werden, kann ich hier nicht eingehen.

Nach der Berührung des männlichen und weiblichen Kerns schwinden Kernkörper und Netzwerk, und ein Kernfaden tritt deut-

---

<sup>1</sup> E. B. WILSON and A. P. MATHEWS, Maturation, fertilisation and polarity in the Echinoderm egg, new light on the »Quadrille of the Centres«. in: J. Morph. V. 10. No. 1. 1895. — A. D. MEAD, Some observations on maturation and fecundation in *Chaetopterus pergamentaceus* CUV., ebenda. — O. MEYER, Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. in: Jena Z. Naturw. V. 29. 1895. — TH. BOVERI, Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies etc. in: Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg (N. F.) V. 29. 1895. — W. M. WHEELER, The behaviour of the centrosomes in the fertilized egg of *Myzostoma glabrum* LEUCK., in: J. Morph. V. 10. No. 1. 1895.

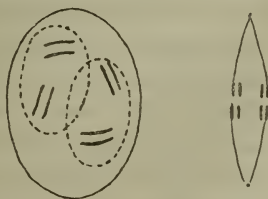
lich hervor. Die Umrissse der beiden Kerne bleiben sehr lange erhalten, auch dann noch, wenn die Spindel als solche schon erkennbar ist. Der Kernfaden verkürzt sich und färbt sich stärker. Wenn die Umrissse der Kerne geschwunden sind, sieht man als Antheil jedes Kernes in der nunmehr ausgebildeten Spindel zwei lange, mehrfach gewundene Schleifen liegen. Auch diese verkürzen sich noch immer, bewahren jedoch eine ansehnliche Länge, bis sie in die Äquatorialplatte eintreten. Durch Spaltung dieser vier Schleifen entstehen die vier Schleifen jeder Tochterplatte der ersten Furchungsspindel.

Im Anschluß an den Vortrag wurde eine Anzahl der besonders auf die Eireifung bezüglichen Präparate demonstrirt.

#### Discussion:

Herr Dr. HÄCKER: Es liegt in den von Herrn Prof. KORSCHOLT beschriebenen Thatsachen offenbar ein besonderer Fall vor, dessen Eigenthümlichkeiten um so überraschender sind, als die Vorstadien sowie die von der Spermatogenese gegebenen Bilder in ihren Einzelheiten mit den von andern Objecten her bekannten Verhältnissen sehr gut im Einklang stehen. Durch VOM RATH's, RÜCKERT's und meine Untersuchungen konnte nun aber bezüglich der Amphibien einerseits und der Arthropoden andererseits eine principielle Übereinstimmung bezüglich der Entstehung und des Schicksals der bei den Reifungstheilungen auftretenden chromatischen Elemente festgestellt werden. Da es sich hier um Thiergruppen, die im System weit aus einander stehen, handelt, so ist als wahrscheinlich anzunehmen, daß auch bei anderen Formen das gleiche Princip (einmalige Längsspaltung und einmalige Quertheilung der Elemente) bestehen muß: es liegt daher nahe, den Versuch zu machen, die Verhältnisse bei *Ophryotrocha* mit den sonst bekannten Fällen in Einklang zu bringen.

Wenn man zunächst absieht von den Bildern, welche die Elemente der Reifungstheilungen in Schleifenform zeigen und nur das Keimbläschenstadium mit vier längsgespaltene Chromosomen sowie die erste Richtungsspindel mit vier (gespaltene) Elementen ins Auge faßt, so könnte man geneigt sein, je zwei symmetrisch zur Äquatorebene liegende (gespaltene) Elemente zusammenzufassen und ihrer Entstehung nach einer »Vierergruppe« homolog zu setzen, d. h. sie als zwei im ursprünglichen Faden hinter einander gelegene Segmente anzusprechen.



Während in andern Fällen der Zusammenhang je zwei solcher Segmente während der ersten Theilung bewahrt bleibt, scheint er hier bereits in den Vorstadien gelockert oder ganz verloren gegangen zu sein.

Nun ist es aber durch die Untersuchung anderer Objecte sehr wahrscheinlich geworden, daß bei den Vierergruppen die Trennung der Elemente das erste Mal nach dem Längsspalt, das zweite Mal nach der Querkerbe erfolgt, und daß also den beiden Theilungskernen der Vierergruppen — trotz ihres verschiedenen morphologischen Werthes — im Verlauf der beiden Reifungstheilungen die gleiche functionelle Bedeutung zukommt. Man könnte sich daher denken, daß der ursprüngliche Unterschied der beiden Theilungsebenen sich bei manchen Formen, z. B. *Ophryotrocha*, so sehr verwischt hat, daß aus bestimmten Ursachen die Vertheilung bei der ersten Mitose nach der Querkerbe, bei der zweiten nach dem Längsspalt erfolgt. Es wäre dann die Möglichkeit gegeben, diesen scheinbar durchaus aberranten Fall im Princip mit den übrigen Thatsachen in Einklang zu bringen.

Herr Prof. KORSCHULT: Die Erklärung, welche Herr Dr. HÄCKER von der Entstehung und Anordnung der Chromosomen bei der ersten Richtungsspindel giebt, ist jedenfalls die nächstliegende, und meine Untersuchungen stimmen bezüglich der Entstehung der Chromosomen im Keimbläschen mit den seinigen wie mit denen vom RATH's und RÜCKERT's überein. Es findet eine Längsspaltung und eine Querteilung statt, aber die letztere führt bei *Ophryotrocha* zu einer vollständigen Durchtrennung. In Folge dessen sind hier vier von einander getrennte, zweigespaltene Chromosomen und nicht zwei Vierergruppen vorhanden, d. h. die Chromosomen treten im Keimbläschen nicht in der reducierten Zahl (eben als Vierergruppen), sondern sofort in der Normalzahl auf. Ich halte also daran fest, daß Vierergruppen im Keimbläschen von *Ophryotrocha* nicht gebildet werden. Dies würde allerdings an und für sich wenig bedeuten, denn man könnte sie in der sich von selbst ergebenden und von Herrn Dr. HÄCKER näher erläuterten Weise in der ersten Richtungsspindel finden, aber es macht sich dann die Schwierigkeit geltend, daß diese Vierergruppen sich anders verhalten, als man dies von denen anderer Formen weiß. Die erste Theilung erfolgt nicht wie bei diesen der Länge, sondern der Quere nach. Aus diesem Grunde sah ich zunächst von einer Vergleichung der betreffenden Chromatingruppe in der ersten Richtungsspindel mit einer sog. Vierergruppe ab. Auf das Unbefriedigende der mangelnden Übereinstimmung meiner Befunde mit denen anderer Autoren be-

züglich dieses Punktes wies ich schon weiter oben hin, muß jedoch daran festhalten, da mir gerade bei *Ophryotrocha* die Verhältnisse recht klar zu liegen scheinen. Eine eingehendere Vergleichung meiner Ergebnisse mit denjenigen der früheren Forscher auf diesem Gebiet behalte ich mir für die ausführliche Arbeit vor.

HErr Dr. OTTO JAEKEL (Berlin):

### Über die Organisation der Cystoideen.

Die Cystoideen sind so eigenthümlich und unter sich so verschiedenartig geformte Echinodermen, daß ihre morphologische Beurtheilung viele und sehr mannigfaltige Ansichten über ihre systematische Stellung hervorrief. Ihr hohes geologisches Alter wies ihnen überdies in neuerer Zeit eine besondere Bedeutung in phylogenetischer Hinsicht zu. Während sie von den Einen für aberrante und degenerierte Crinoiden gehalten wurden, wurden sie von Anderen für die Stammformen aller übrigen Echinodermen ausgegeben. Am weitesten ging in dieser letzteren Hinsicht STEINMANN, welcher sie geradezu in Cystechinoidea, Cystasteroidea etc. zerlegte. Die Verschiedenheit dieser Auffassungen ist größten Theils dadurch bedingt, daß die einzelnen Autoren den anatomischen Bau der einzelnen Formen sehr verschieden beurtheilten: Die Seltenheit und ungünstige Erhaltung der meisten Reste erklärt einigermaßen diese Unsicherheit. Unter diesen Umständen erschien zunächst eine erneute eingehende und vergleichende Untersuchung der einzelnen Formen nothwendig.

Nachdem mir durch die Güte zahlreicher Fachgenossen fast alle wichtigeren Formen zur Untersuchung zugänglich geworden sind, glaube ich über die Organisation in Kürze Folgendes angeben zu können.

Die Cystoideen stellen keine einheitliche Abtheilung dar, sondern zerfallen zunächst in zwei sehr verschieden organisierte Formenkreise. Um diese klarer hervorheben zu können, schicke ich eine kurze Definition der festgewachsenen Echinodermen voraus, die man als Crinoidea im weiteren Sinne oder weniger zweideutig als Pelmatozoa bezeichnet. Alle wichtigen Eigenthümlichkeiten derselben sind auf ihre dauernde Anheftung zurückzuführen. Dieselbe bedingt zunächst eine abweichende Ernährung und damit eine andere Function der Ambulacralanhänge, welche bei den freilebenden Echinodermen zur Bewegung des Körpers dienen, hier aber zur Heranwimperung der Nahrung verwendet werden. Die Anwachsung des unteren aboralen Körperpoles bedingt ferner eine

dauernde Biegung des Darmes, dessen Analöffnung seitlich in der Körperwand oder oben in der Nähe des Mundes gelegen ist. Die Tendenz, die Ernährung möglichst vortheilhaft zu gestalten, führt zu einer Verlängerung der ambulacralen Wimperrinnen über den Körper hinaus und damit zur Bildung freier Arme. Auch die Stielbildung erklärt sich leicht aus den öcologischen Bedingungen angewachsener Echinodermen. Durch die letzteren beiden Momente, die Arm- und Stielbildung, erhalten die Crinoiden im engeren Sinne äußerlich ihre charakteristische Gestalt, aber Ausschlag gebend für die Trennung der Pelmatozoen von den übrigen Echinodermen ist jedenfalls die Art ihrer Ernährung in Folge ihrer dauernden Festheftung.

Wir müssen ihnen daher unzweifelhaft schon diejenigen Formen zuzählen, bei denen wir eine dauernd sessile Lebensweise aus ihrer Organisation folgern müssen, auch wenn dieselben es weder zur Entwicklung eines Stieles noch zur Entfaltung freier Arme gebracht haben.

Solche Formen giebt es nun in der That in Gattungen wie *Hemicystites*, *Cytaster*, *Agelacrinus*, *Cyathocystis*. Dieselben stellen einfache sack-, kugel- oder becherförmige Kapseln dar, die mit der Unterseite aufgewachsen sind, an ihrem oberen Pol den Mund und von diesem ausgehend fünf offene, aber durch das Kelchskelet verschließbare Wimperrinnen aufweisen. Die Afteröffnung liegt in einem Interradius und stört allein die sonst scharf ausgeprägte Pentamerie. Andere Poren oder sonstige Öffnungen fehlen.

Diese Formen sind bisher den Cystoideen untergeordnet worden; bilden aber unstreitig durch die primitive Einfachheit ihrer Organisation eine besondere Abtheilung der Pelmatozoen, für welche ich den Namen **Thecoidea** vorschlage. Die Einfachheit ihrer Organisation gestattet ihnen nur eine sehr geringe formale Mannigfaltigkeit; es ist ferner bemerkenswerth, daß diese primitivsten Formen der Pelmatozoen sich relativ lange erhalten, nämlich bis in das Carbon, während die meisten von ihnen ausgegangenen Formenreihen schon im Silur und Devon ausstarben. Die Thecoidea stehen ihrer gesammten Organisation nach unzweifelhaft am Ausgangspunkt der Pelmatozoen; alle diese müssen das Entwicklungsstadium jener durchlaufen haben. Denn einfacher organisierte Pelmatozoen als diese kann es kaum gegeben haben, da dieselben eben nur die Eigenschaften besitzen, die wir vom physiologischen Standpunkt als morphologische Grundlage aller Pelmatozoen voraussetzen müssen. Die uns bisher bekannten Vertreter der Thecoidea können nur in so fern einfachere Vorläufer gehabt haben, als diese in geringerem

Maße skeletiert waren. Kennen lernen werden wir diese Formen aber wahrscheinlich nie, da sich mit der geringeren Intensität ihrer Kalkausscheidung die Möglichkeit ihrer Fossilisation verringert.

Im Gegensatz zu diesen so außerordentlich einfach organisierten Echinodermen tritt uns bei den übrigen Pelmatozoen eine fast unerschöpfliche Fülle und Mannigfaltigkeit der Differenzierung entgegen. Dabei formulieren sich die Gegensätze der Formen unter einander z. Th. so schnell, daß man zunächst geneigt sein kann, jeden morphologischen Zusammenhang der verschiedenen Typen zu bezweifeln. Cystoideen, Blastoideen, Cladocrinoideen und Pentacrinoideen sind so verschiedenartig organisiert und treten so schnell nach einander auf, daß man jeden von ihnen eine selbständige Entwicklung zuschreiben könnte. Geht man nun aber genauer auf das Studium der einzelnen Organe ein, so erweisen sich sehr bald die Cystoideen als die primitivsten. Auch phylogenetisch gelingt es dann, die Abzweigung der Blastoidea sicher und der Cladocrinoidea mit großer Wahrscheinlichkeit zu erkennen. Auch eine directe Brücke von den Cystoideen zu den Pentacrinoideen scheint in *Hybocystites* gegeben. Jedenfalls müssen auch die Pentacrinoidea hier ihren Ausgangspunkt haben, wie sich aus dem vergleichend-anatomischen Studium ihrer Theile ergibt<sup>1</sup>.

Der charakteristische Unterschied der Cystoideen gegenüber den Thecoideen besteht darin, dass ihr Kelchskelet eine geschlossene Kapsel bildet, welche dem Ambulacralorgan nur in dem oben gelegenen Mund eine Austrittsöffnung frei lässt.

Von diesem Mund aus schieben sich die radiären Ambulacralgefäße mehr oder weniger weit über das Kelchskelet hinüber und wipern die Nahrung mit den Tentakeln über den Kelch weg dem Munde zu. Die überall im Stamm der Pelmatozoen hervortretende Tendenz, diese ernährenden Wimperrinnen zu verlängern, führt nun zu sehr mannigfaltigen Differenzierungen der Ambulacra auf dem Kelchskelet. Bei *Gomphocystites* HALL. finden wir eine Verlängerung der einfachen Rinnen dadurch, daß sich dieselben am Körper spiral eindrehen. Bei einer Art aus dem Silur von Gothland finde ich auch gelegentlich die Ausbildung kurzer, blind endigender Seitenrinnen. Bei *Malocystites* BILL. aus dem Untersilur von Nordamerika wird die Verlängerung der Rinnen durch Gabelung wesentlich vollkommener. Beiden Formen aber fehlt jede Spur freier Arme. Wo solche, wie bei

<sup>1</sup> Vgl. JAEKEL, Entwurf einer Morphogenie und Phylogenie der Crinoiden. in: S. B. Ges. Naturf. Freunde. Berlin 1894. p. 101.

allen übrigen Cystideen als skeletierte Anhänge der Ambulacra vorhanden waren, sieht man immer auch an gut erhaltenen Kelchen die Gelenkflächen für dieselben. Von diesen fehlt aber, wie gesagt, bei *Gomphocystites* und *Malocystites* auch bei günstiger Erhaltung jede Spur.

Bei *Glyptosphaerites* JOH. MÜLL. aus dem nordeuropäischen, spanischen und böhmischen (*Fungocystites*) Untersilur finden wir 5 radiäre Rinnen, welche quer über die Platten verlaufen, aber links und rechts mehrere Seitenzweige abgeben, an deren Ende jedes Mal auf der Mitte einer Skeletplatte ein kleines freies Ärmchen zur Verlängerung der Rinne befestigt war.

Bei *Protocrinites* EICHW. aus dem russischen Untersilur verlaufen die 5 Rinnen genau auf der Grenze je zweier Plattenreihen, und weisen auf jeder dieser Platten ein Ärmchen am Ende einer Seitenrinne auf. Bei *Proteroblastus*, einer neuen Gattung aus dem russischen Untersilur, sind an jedem der 5 Radien etwa 36, in Summa also circa 180 Ärmchen vorhanden gewesen. Diese Ärmchen sind wie alle bisher bei Cystoideen und Blastoideen gefundenen zweizeilig, d. h. sie bestehen auf der aboralen Seite aus zwei Reihen alternierend in einander greifender Skeletstückchen; auf der oralen oder ambulacralen werden sie wie alle Ambulacralrinnen sämtlicher Pelmatozoen von kleineren, unregelmäßig gestellten Plättchen, den sogenannten Saumplättchen umgeben, welche an jenen dorsalen »Armgliedern« κατ' ἐξοχήν beweglich ansitzen und sich über den Tentakelrinnen schließen können.

An die Entfaltung der Ambulacra von *Proteroblastus* schließt sich die von *Mesites* einerseits und *Asteroblastus* andererseits nahe an. Ich bemerke dazu, daß *Mesites* vollkommen verkannt worden ist; seine vorzüglich deutlichen Armgelenke an den 5 Rinnen lassen über seine Verwandtschaft mit den vorher genannten Formen nicht einen Augenblick im Zweifel, und von einer directen Beziehung dieser Form zu Asteriden oder Echiniden kann demnach keine Rede sein.

Bei *Sphaeronis* und einigen jüngeren Verwandten von *Glyptosphaerites* sehen wir die vom Mund ausgehenden Rinnen sehr kurz und die Arme daher eng um den Mund zusammengedrängt.

Bei den Caryocystiden, zu denen u. A. der bekannte *Echino-sphaerites* gehört, finden wir die bereits kräftig entwickelten Arme unmittelbar um den Mund concentrirt, ein Verhalten, welches sich physiologisch und morphologisch wohl dadurch erklären lässt, daß ontogenetisch die Ambulacra zunächst am Munde concentrirt waren, und die Entfaltung der freien Arme am Mund Vortheile für die Zufuhr der Nahrung bot.



Bei diesem Concentrationsprocess der Arme ist die äußere Pentamerie des Ambulacralsystems verloren gegangen. Schon bei den vorher besprochenen Formen trat sie bei der Vergabelung der Ambulacra auf dem Skelet vielfach zurück. Hier ist sie nun ganz verschwunden, wenigstens sind die äußerlich hervortretenden Theile des Körpers durchaus irregulär gebaut. Ich möchte aber ausdrücklich betonen, daß dieselbe in ihrer inneren Anlage im Ambulacralsystem ganz sicher vorhanden war und nur äußerlich und secundär durch die Besonderheiten der Skeletbildung unterdrückt wurde. So klare Belege aber hierfür vorliegen, so ist doch ebenso sicher, daß das Skelet hier nicht ursprünglich pentamer angelegt war, sondern wo es pentamer ist, diese Gliederung erst unter der formenden Einwirkung der Ambulacra erhalten hat. Das erkennt man z. B. deutlich an jungen Individuen von *Glyptosphaerites*, wo an Stelle der 5 später den Mund umstehenden Platten, zunächst eine größere Zahl den Raum zwischen den 5 Ambulacralsystemen ausfüllt, bis zwischen diesen durch Verschmelzung einheitliche Platten entstehen.

Während sich innerhalb der genannten Formenkreise, denen noch *Cryptocrinus* PAND. und wohl auch der unvollständig bekannte *Megacystites* HALL als aberrante Typen zuzuzählen sind, die Entwicklung der Ambulacra in ruhigen Bahnen bewegt und für die Körperform in erster Linie entscheidend ist, finden wir in einem anderen Verwandtschaftskreise der Cystoideen in dieser Hinsicht wesentlich abweichende Verhältnisse. Derselbe umfaßt Gattungen wie *Chirocrinus* EICHWALD, *Glytocystites* BILLINGS, *Echinoencrinus* H. v. MEYER, *Homocystites* BARRANDE, *Cystoblastus* v. VOLLBORTH, *Hemicosmites* v. BUCH; *Caryocrinus* SAY, *Lepadocrinus* HALL, *Callocystites* HALL, *Prunocystites* FORBES, *Apiocystites* FORBES; *Pseudocrinus* PEARCE; *Schizocystis* n. g. (*Echinoencrinus armatus* FORBES), *Pleurocystites* BILLINGS.

Die formale Mannigfaltigkeit dieser Typen schwankt in außerordentlich weiten Grenzen und zwar wesentlich deswegen, weil sich die Ambulacra mit großer Unbeständigkeit bald als Arme ganz um den Mund concentrieren, bald sich wie die Ambulacra der Blastoideen auf der Kelchoberfläche ausdehnen. Bei dem Bedürfnis, diesen verschiedenen Differenzirungen gegenüber die Correlation im Körper herzustellen, ist die Pentamerie in diesem ganzen Verwandtschaftskreise so zurückgedrängt, daß äußerlich die abenteuerlichsten Echinodermengestalten entstehen. Als directe Ursache zur Störung erweisen sich dabei z. B. die Porenrauten, welche bisweilen einer normalen Ausbreitung eines Ambulacrums entgegenstehen und dieses dadurch zur Reduction bringen. Daß die genannten Formen aber trotzdem

einen ganz einheitlichen und fest geschlossenen Verwandtschaftskreis bilden, geht daraus hervor, daß sie eine ganze Reihe gemeinsamer und ihnen allein zukommender Charaktere besitzen. Bei genauerem Studium zeigt sich dann ferner, daß sich auch ihre aberrantesten Formen morphogenetisch aus normaleren einfachen Typen ableiten lassen. Ihre wichtigsten gemeinsamen Charaktere bestehen in einer viertheiligen Basis, deren einzelne Stücke sogar in ihrer besonderen Form constant bleiben und in dem Besitz von eigenthümlich vertheilten Porenrauten mit innen gelegenen Falten.

In welchem Verhältnis zu den letztgenannten die unvollständig bekannten Gattungen *Trochocystites* BARR., *Mitrocystites* BARR., *Anomalocystites* HALL, *Placocystites* DE KON. und *Dendrocystites* BARR. stehen, habe ich bisher noch nicht feststellen können.

Das Verdauungssystem der Cystoideen ist lediglich aus deren Endpunkten, dem Mund und After, zu beurtheilen. Ersterer liegt ausnahmslos am oberen Körperpol an der Basis der Arme und wird in der Regel von den ventralen Saumplättchen der Ambulacra bedeckt, die hier zu Verschmelzungen neigen. Der After liegt immer in der Kelchwand; er ist in der Regel geschlossen durch eine mehrtheilige Klappenpyramide, die ihrerseits nicht selten von einem Kranz von Randplättchen umgeben wird. Der After liegt in einem verbreiterten Interradius und giebt dadurch die Orientierung der 5 Körperstrahlen an, welche mit dem Zeiger der Uhr, also von der Verticalachse des Thieres aus von links nach rechts als Radius I—V folgen, so daß der After selbst im Interradius V—I gelegen ist. Diese Bezeichnungsweise der Strahlen ist allein klar und unzweideutig und dadurch bei den Crinoideen durchaus berechtigt, daß der Darmtractus genau die gleiche Drehung vom Interradius V—I herum an den Radien I—V vorbei läuft, um wieder im Interradius V : I zu enden.

In der zuletzt besprochenen Abtheilung der Cystoideen ist nun, wie sich aus der Verschiebung des Afters in einzelnen Formenreihen ergibt, die Lage und Richtung des Enddarmes eine andere gewesen als bei sämmtlichen recenten und fossilen Pentacrinoideen. Bei ihnen muß mindestens der Enddarm von der entgegengesetzten Seite, also vom Radius I her, an die Afteröffnung herangetreten sein. Diese Thatsache erklärt vielleicht schon zur Genüge, daß die Organisation der Cystoideen sich so weit von der der Pentacrinoideen entfernte und der primär vorhandenen Pentamerie des Baues so leicht verlustig ging.

Auch andere, zunächst wohl unwesentlich erscheinende Thatsachen reden hier ein bedeutsames Wort. Es zeigte sich nämlich, daß das in frühen Entwicklungsstadien von *Antedon* auftretende

Verticalmesenterium, welches die beiden unteren vom Archenteron abgeschnürten Cöloblasten in hufeisenförmige Säcke zerlegt, schon bei silurischen Pentaerinoideen (*Lecanocrinus* HALL) genau den gleichen Verlauf hatte wie bei *Antedon* und daß es dort nicht nur ontogenetisch persistirte, sondern auch wesentlich kräftiger und also physiologisch wichtiger war, da sich sogar das Kelchskelet mit der Bildung einer Innenleiste an seinem Aufbau beteiligte.

Dem gegenüber zeigen nun primitive Cystoideen (*Glyptosphaerites* J. MÜLL.) einen durchaus abweichenden Verlauf der Mesenterialeiste. Dieselbe tritt zwar auch hier in innige Beziehung zu dem Mund, dem After und dem später zu erwähnenden Rückenporus, hat aber im Übrigen einen wesentlich anderen und sehr viel complicierteren Verlauf, so daß auch daraus auf eine andere Anlage und Orientierung der Cölobsäcke gefolgert werden muß.

Ein sehr hohes Interesse verdient die Betrachtung derjenigen Einrichtungen, welche dem Ambulacralsystem seinen Inhalt zuführen, welche Organe ich kurz als Hydrophorensystem zusammenfasse. Es ist bekannt, daß bei den lebenden Crinoideen statt eines einfachen Steincanals zahlreiche kleine Schläuche vom Ring des Ambulacralsystems in die Leibeshöhle hängen und aus dieser Flüssigkeit aufsaugen. Letztere ist durch Kelchporen, welche bei *Antedon* in sehr verschiedener Zahl (bis 1500) die Kelchdecke durchdringen, in die Leibeshöhle eingetreten und in dieser lymphös geworden. Wir finden also das einfache Zuleitungsrohr des Steincanals und seine Function in drei Theile zerlegt. Die Frage, warum diese Änderung in dem Hydrophorensystem stattgefunden hat, will ich hier nicht erörtern, sondern nur den sichtbaren Gang der Erscheinungen verfolgen. Sicher ist zunächst, daß auch die Pelmatozoen ursprünglich einen einfacheren Apparat besaßen; das geht hervor aus der Thatsache, daß auch *Antedon* noch ein Stadium mit einem primären einfachen Steincanal durchläuft, wie ihn die übrigen Echinodermen besitzen. Die Änderung dieses Organs fällt also unzweifelhaft in die Stammesentwicklung der Pelmatozoen.

Die Thecoidea zeigen in sofern ein von den echten Cystoideen abweichendes Verhalten, als bei ihnen keine Spur eines primären Rückenporus oder einer Madreporenplatte zu entdecken ist. Andererseits zeigen sie keine typischen Kelchporen im Skelet, wie solche nun für die übrigen Pelmatozoen charakteristisch werden.

Innerhalb der Cystoideen, bei denen Kelchporen nur in ganz seltenen Fällen vermißt werden, erfahren dieselben eine ungemein mannigfaltige und weitgehende Differenzierung. Sie sind selten

noch als einfache Röhren entwickelt, welche regellos die Skeletplatten durchsetzen (*Craterinidae*). Häufiger sehen wir einen Canal außen in zwei, selten drei Äste zerlegt, so daß normal an der Oberfläche immer je zwei vereinigt erscheinen. Die Vertreter dieses Entwicklungsstadiums faßte JOH. MÜLLER als *Diploporitidae* zusammen. Die bekanntesten Vertreter sind *Gomphocystites* HALL, *Glyptosphaerites* J. MÜLL., *Sphaeronites* HIS, *Eucystis* ANG., *Protocrinites* EICHW., *Mesites* HOFFM. Zwei Differenzierungsrichtungen machen sich von diesem Entwicklungsstadium aus geltend. Entweder finden wir eine Localisierung der Doppelporen an bestimmten Stellen des Körpers, so bei *Proteroblastus* n. g. auf den armtragenden, bei *Asteroblastus* EICHW. auf den interradiären Platten; oder aber die Poren sind selbst complicierter gebaut. So sind bei *Holocystites* aus dem amerikanischen Silur je zwei oder mehr benachbarte Poren an der Oberfläche in geschlossene Röhrenbündel zerlegt. Daß alle solche Einrichtungen nur dem Zwecke einer Filtration des eintretenden Meerwassers dienen, scheint mir nicht mehr anfechtbar. Daß die Öffnungen außen bisweilen mit einer sehr dünnen Skeletschicht geschlossen waren, spricht nicht gegen, sondern für diese Bedeutung, da das Echinodermenskelet mit seiner Gitterstructur leicht einen porösen Filter bilden kann.

Eine wesentlich höhere Differenzierung der Poren finden wir bei den Caryocystiden. Schon bei *Glyptosphaerites* und *Protocrinites* finden wir nicht selten die Poren auf den Skeletplatten undeutlich radial geordnet und Doppelporen auf zwei verschiedenen Platten ausmünden. Bei *Achradocystites* VOLBORTH ist dieses Verhalten constant geworden. Der Porencanal verläuft von innen aus zunächst auf der Berührungsfäche je zweier Platten, gabelt sich dann aber in der Weise, daß seine beiden Enden auf je zwei Platten liegen. Bei *Comarocystites* BILL. liegen die Poren als parallele Schlitz quer auf den Nähten je zweier Platten. Die übrigen Vertreter dieses Verwandtschaftskreises zeigen in so fern eine höhere Complication, als sie mit den eben besprochenen Systemen etwa das von *Holocystites* vereinigen, indem immer eine größere Zahl von Poren je zweier benachbarter Platten über deren tangentielle Grenzfläche hinweg durch radiale Röhren verbunden sind. Von unwichtigeren Differenzierungen abgesehen, tritt auch hier wieder eine Specialisierung des Porensystems in zwei Richtungen ein. Einerseits complicieren sich die zu einem Felde zusammengehörigen Poren dadurch, daß sie nach innen gerichtete Skeletfalten entwickeln, andererseits specialisiert sich der Porenapparat im Ganzen, indem er entsprechend der erhöhten Leistungsfähigkeit der einzelnen Felder an einzelnen Stellen des

Kelches localisiert wird. Bei einigen Formen (*Hemicosmites* v. BUCH, *Caryocrinus* SAY) verschwinden die Poren aus dem unteren Kelchabschnitt, bei anderen erhalten sie sich zwischen den armtragenden Platten, bei der Mehrzahl sind sie schließlich auf eine Stelle am Stielansatz und zwei oder mehr Stellen der oberen Kelchhälfte localisiert. Während sie zunächst immer in Form eines Rhombus auf je zwei Platten vertheilt sind, verkümmert bisweilen (*Lepadocrinus*) die auf einer Platte gelegene Hälfte, im anderen Falle (*Cystoblastus*) eine andere auf je zwei Platten entfallende Hälfte des Rhombus; bisweilen finden sich beide Reductionen vereinigt, wie dies ebenfalls bei *Cystoblastus* zu beobachten ist. Letzteres Verhalten leitet übrigens direct zu den Blastoideen über, bei denen es im ganzen Kelch gleichmäßig durchgeführt ist und die Porenfalten eine bestimmte Orientierung zu den Ambulacralfeldern erhalten.

Da alle diese Einrichtungen auf ein Stadium zurückzuführen sind, in welchem die Poren über die ganze Kelchoberfläche vertheilt waren, so müssen wir als sicher annehmen, daß schon innerhalb der Cystoideen an Stelle des einfachen Steincanals die Änderung des Hydrophorensystems in dem Sinne durchgeführt war, wie wir es als secundär bei den recenten Crinoideen finden.

Im Hinblick auf diese Thatsache ist es nun von allergrößtem Interesse zu sehen, daß sich das primäre, einfache Verhalten des Steincanals, wie es vorübergehend in der Ontogenie von *Antedon* auftritt, bei vielen Cystoideen noch durch deren ganze Lebensdauer hindurch erhalten hat und in anderen Fällen die Spuren der Rückbildung in allen Stadien erkennen läßt.

Durch die neueren Untersuchungen über die Ontogenie von *Antedon*<sup>1</sup> ist festgestellt, daß sich zunächst der sog. Parietalcanal von einer Blase abschnürt, aus welcher das Hydrocöl (die erste Anlage des Ambulacralsystems) hervorgeht. Dieser Parietalcanal bricht dann in dem primären Rückenporus nach außen durch. Andererseits wächst der primäre Steincanal als einfache Röhre vom Hydrocölring aus gegen den Parietalcanal vor, mündet in diesen und tritt durch ihn mit der Außenwelt in Verbindung. Es handelt sich also um zwei getrennt angelegte Organe, die secundär in Verbindung treten. Der Rückenporus liegt im analen Interradius (V—I), ebenso der Steincanal welcher mit dem obengenannten Verticalmesenterium verwachsen ist.

<sup>1</sup> Vgl. OSWALD SEELIGER, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoideen (*Antedon rosacea*). in: Zool. Jahrb. V. 6 Abt. Anat. p. 250 u. 309.

Der Porus, der an der gleichen Stelle bei den meisten Cystoideen und auch noch bei primitiven oder rückgebildeten Crinoideen (*Hybocrinus*, *Gastrocoma*) vorhanden ist, wurde wenigstens bei Cystoideen — bei Crinoideen war er bisher unbekannt — als Ovarialöffnung betrachtet. Diese Deutung war auf keinerlei positive Belege basirt, sondern entsprang nur der Verlegenheit, daß man dem Porus keine andere physiologische Bedeutung zu geben wußte.

Daß dieser Porus aber sicher nichts Anderes ist, als der primäre Rückenporus von *Antedon*, geht daraus hervor, daß wir bei älteren Cystoideen neben ihm bisweilen noch eine zweite Öffnung finden, die sich bei jüngeren Formen um ihn herumlegt oder unmittelbar neben ihm verkümmert. Diese bisher gar nicht gedeutete Öffnung wird vollständig verständlich, wenn man sich vergegenwärtigt, daß bei *Antedon* der Stein canal sich erst selbständig anlegt und dann erst mit dem Parietal canal in Verbindung tritt. Bei den Cystoideen (*Aristocystites* BARR.), bei denen beide Poren noch frei über einander liegen, stellt der eine die Öffnung des Parietal canals, der andere die des primären Stein canals dar. Bei jüngeren Typen, z. B. *Callocystites*, beginnt sich der Stein canal mit seiner Öffnung an den Parietal canal heranzudrängen; bei jungen Exemplaren von *Glyptosphaerites* und *Echinoencrinus* sieht man neben ihm noch seine unregelmäßig verwachsene Narbe.

Es liegt auf der Hand, daß sich aus solchen Beobachtungen ein wichtiges Criterium eröffnet für die Beurtheilung der ontogenetischen Reproduction phyletischer Entwicklungsprocesse überhaupt, denen wir bisher rathlos gegenüber standen. Daß im Besonderen die genannten Organe bei Cystoideen mehr oder weniger deutlich persistierten, obwohl der definitive Hydrophorenapparat bereits hoch spezialisiert war, läßt sich mit der auch anderwärts zu beobachtenden Erscheinung in Parallele bringen, daß bei abnorm entwickelten Formen nicht selten physiologisch unwichtige Einrichtungen auf primitiven Entwicklungsphasen relativ lange erhalten bleiben<sup>1</sup>.

In Folge unzweckmäßiger Correlationsverhältnisse wird überhaupt die ganze phyletische Entwicklung der Cystoideen, in ihren einzelnen Organen so aufgehalten, daß sie die Etappen des Entwicklungsganges viel langsamer durchliefen als die Pentacrinoideen.

<sup>1</sup> In meinem Entwurf einer Morphogenie und Phylogenie der Crinoideen l. c. p. 106 hatte ich die Bedeutung jener Poren bei Cystoideen noch nicht erkannt und in dem Madreporit der *Cynthocriniden* das Homologon des primären Rückenporus von *Antedon* zu erkennen geglaubt.

Der Entwicklungsprocess der typischen Crinoideengestalt, der sich außerordentlich schnell an der Grenze von Cambrium und Silur vollzogen haben muß und nur einige wenige Punkte aus jenem Entwicklungsproceß constatieren läßt, ist bei den Cystoideen aus einander gezerrt durch das ganze Cambrium, Unter- und Ober-Silur.

Die Morphogenese der Cystoideen wird deshalb für das vergleichende Studium der Pelmatozoen so ungemein wichtig, indem sie uns die einzelnen Etappen des Entwicklungsganges der Organe in sehr langsamer Folge vorführt und dies nicht nur in einer Formreihe, sondern in verschiedenen Parallelen in durchaus analoger Weise.

Wenn wir noch einen Blick auf die Entwicklung der Körperform werfen, so ist hier vor allen Dingen hervorzuheben, daß sich die Ausbildung eines Stieles bei Cystoideen in allen Stadien verfolgen läßt. Viele der älteren Formen sind mit der Unterseite ihres Kelches Fremdkörpern aufgewachsen (*Sphaeromis* z. B. hat anscheinend immer holzartigen Pflanzenresten aufgefressen, deren ursprüngliche Oberfläche im Abdruck auf dem Skelet erhalten ist). Bei *Proteroblastus*, *Echinosphaerites* und *Dendrocystites* erscheint, wie schon M. NEUMAYR hervorhob, der obere Theil des Stieles noch durchaus als unregelmäßig skeletierte Aussackung des Kelches; erst im unteren Stielabschnitt stellt sich allmählich eine regelmäßige Gliederung ein.

Der obere Theil des Stieles bleibt in der Regel auch bei denjenigen Cystoideen, die äußerlich regelmäßige Stielglieder aufweisen, hohl und enthält dort jedenfalls noch einen Theil der Leibeshöhle. Bei *Echinoencrinus*, *Glyptocystites*, *Lepadocrinus* und deren Verwandten sind die oberen Stielglieder als dünne Ringe trichterförmig in einander geschoben und waren anscheinend sogar durch Muskeln contractil. Bemerkenswerth ist noch, daß hohle Stiele z. B. bei *Glyptosphaerites* aus 5 mehr oder weniger regelmäßig verwachsenen Vertikalreihen von Platten bestehen.

Bei hoch entwickelten Cystoideen finden wir schließlich bereits die normale Zusammensetzung des Stieles aus cylindrischen oder tonnenförmigen Gliedern und den Innenraum des Stieles zu einem dünnen Axialcanal reduciert.

Wurzeln von Cystoideen sind selten und erscheinen dann bisweilen als hohle, unregelmäßig mit kleinen Plättchen skeletierte Aufreibungen des Stielendes. Bei *Glyptosphaerites* sind dieselben flach auf Fremdkörpern aufgewachsen, ebenso in dem amerikanischen und neuerdings auch in Gothland nachweisbaren *Lichenocrinus*, der bisher gänzlich verkannt wurde. (Die als Lobolithen bekannten, von HALL als *Camarocrinus* beschriebenen skeletierten blasenförmigen

Körper sind ebenfalls nichts Anderes als solche Wurzeln von Crinoideen u. zw. die böhmischen von Karlstein von *Scyphocrinus*.)

Von großer Bedeutung ist die Entwicklung einer Kelchdecke, d. h. die Ausbildung der für die Crinoideen in erster Linie charakteristischen Scheidung der Kelchkapsel in den unteren eigentlichen Kelch und die Kelchdecke. Dieser Proceß beruht darauf, daß die Anfangs am Mund zusammengedrängten Arme aus einander rücken, indem sie sich auf den schräg in der Seitenwand des Kelches liegenden Platten eine festere Stütze schaffen. Dadurch wird zwischen ihren Ansätzen allmählich ein Raum geschaffen, der ursprünglich von den kleinen Saumplättchen der Armrinnen bedeckt wurde, nun aber allmählich durch Verbreiterung oder Verschmelzungsprozesse der Plättchen zur Bildung einer normalen Kelchdecke führt.

Dieser Entwicklungsgang ist innerhalb der Arten von *Hemicosmites* und *Caryocrinus* in allen Etappen zu verfolgen. Indem der Kelch mehr und mehr als Träger der Arme verdickt und verfestigt wird, rückt der After, wie wir dies auch bei *Caryocrinus* sahen, von der Kelchseite auf die Kelchdecke. Bei *Ascocystites* BARR. aus dem böhmischen Untersilur besteht der Unterschied gegenüber einem Cladocrinoideen anscheinend nur darin, daß das dorsale Skelet noch nicht im Sinne der Pentamerie regulär geworden ist.

Daß die Cladocrinoideen von derartigen Cystoideen ihren Ausgang genommen haben, erscheint mir ganz zweifellos. Es vollzieht sich übrigens hierbei genau der gleiche Proceß wie bei der Entwicklung der Blastoideen aus *Cystoblastus*-artigen Cystoideen. Alle ihre charakteristischen Organisationsverhältnisse bilden sich bei diesen heraus, aber erst in dem Moment, wo eine auf pentamerer Symmetrie beruhende Correlation allseitig hergestellt ist, entwickeln sich die vorher schwankenden Typen zu reicher Blüthe, indem auf der neu gewonnenen und sofort zähe festgehaltenen Basis weitergebaut wird. Die Ursache dieser auch in einzelnen Formenreihen hervortretenden Erscheinung glaube ich darin suchen zu müssen, daß sich ein regelmäßiges Lageverhältnis der Theile leichter vererbt als ein unregelmäßiges und daß es deshalb bei den Kreuzungen schnell durchschlägt.

Für die Annahme, daß fortschreitende Veränderungen im Stamm der Pelmatozoen durch eine natürliche Zuchtwahl bedingt oder veranlaßt seien, finde ich aus der Stammesentwicklung dieser Abtheilung keinerlei Belege. Die Anregung zur Änderung geht einerseits von den Organismen selbst aus und documentiert sich entweder in der überall hervortretenden Tendenz zur Verlängerung der Ambulacra als ein Streben nach günstigerer Ernährung oder in der



während der Ontogenie wirksamen Tendenz zur Herstellung einer Correlation im Körper, die den ebengenannten Änderungen Schritt für Schritt folgen muß. Andererseits kann man überall beobachten, wie Änderungen in der Umgebung, z. B. im Kalkgehalte des Meeres, auf die verschiedensten Formen in gleicher Weise einwirken und namentlich zur Bildung besonderer Arten führen. Ich glaube kaum, daß auf diesem Wege neue Formenreihen entstehen, doch wird auch dabei nicht selten auf correlativem Wege der ganze Organismus mehr oder weniger umgestaltet.

Alle solche Änderungen vollziehen sich in den Organismen selbst besonders während der ontogenetischen Herausbildung ihrer Form, sie stehen also in einem principiellen Gegensatz zu denen welche die Selectionstheorie als ausschlaggebend betrachtet, da diese sich im Wechsel der Generationen ohne directe Beeinflussung seitens der Individuen vollziehen sollen.

Die Stammesentwicklung der Pelmatozoen bietet für die Beurtheilung dieser Fragen vielleicht das günstigste Feld, welches sich unserem Studium eröffnen kann. Da die Pelmatozoen immer marin blieben und fossil vorzüglich erhaltungsfähig waren, so ist die Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung hier relativ sehr gering. Wir können die Entwicklung des Stammes fast ohne Unterbrechung in alle Zweige verfolgen. Das Maß der formalen Änderung ist ein außerordentlich großes; ein größerer Gegensatz wie der zwischen einem winzigen sackförmigen *Hemicystites* und einer reich gegliederten *Actinometra* dürfte sich kaum innerhalb eines anderen Thierstammes wieder finden. Dazu kommt, daß die Pelmatozoen in Folge ihrer einfachen Organisation — sie entbehren formgebender Bewegungs- und Sinnesorgane — physiologisch leicht zu beurtheilen und dadurch in ihrer Morphogenie verhältnismäßig gut zu verstehen sind. Von höchster Bedeutung ist schließlich noch der Umstand, daß auch die Weichtheile der Pelmatozoen fast sämmtlich in sehr inniger Beziehung zu dem Skelet stehen, so daß wir an fossilen Skeleten selbst noch so interne Bildungsvorgänge wie die erste Anlage der Cölomblasen verfolgen können.

Ich hoffe in 1 bis 2 Jahren in einer ausführlichen Arbeit über die Stammesgeschichte der Pelmatozoen die Belege hierfür zu erbringen.

Herr Prof. SIMROTH (Leipzig):

**Über den Einfluß des Lichtes auf die Färbung pelagischer Schnecken.**

Die Untersuchung der Planktonschnecken hat eine sehr einfache und klare Beziehung zwischen Beleuchtung und Färbung ergeben.

Die eupelagischen Larven beschränken sich etwa auf die Warmwassergebiete, d. h. auf die Temperaturen, wie sie die riffbauenden Corallen verlangen. Mancherlei Gründe, die sich aus der Morphologie der Thiere, aus dem Bau und Umfang der Schalen und aus der gleichmäßigen Verbreitung im Ocean herleiten, wie sie durch die Planktonexpedition festgestellt ist, machen es im hohen Grade wahrscheinlich, daß die Zeit der pelagischen Wanderung sehr lange dauert, vielleicht selbst mehrere Jahre, während welcher ein Wachstum der Schnecke nur in sehr mäßigem Grade oder gar nicht statt hat. Zoogeographische Thatsachen legen die Vermuthung nahe, daß manche Arten regelrechte Wanderungen von Ostindien nach Westindien, um Afrikas Südspitze herum ausführen und daß sie erst nach dem Anlanden im litoralen Gebiet eine Metamorphose durchmachen und zur definitiven Schnecke auswachsen. Durch MOERCH wissen wir, daß eine Reihe großer Gastropoden, namentlich aus den Gattungen *Dolium* und *Triton*, Ost- und Westindien gemeinsam ist, ohne an der Westküste Amerikas vorzukommen. Von *Triton*-Species gehört eine größere Anzahl hierher, von *Dolium* nur *D. perdix*. Es ist ebenso bekannt oder doch aus dem neuen Materiale bestimmt zu folgern, daß das als *Macgillivrayia* beschriebene pelagische Gastropod die Jugendform von *Dolium* darstellt. Wir sehen die hornfarbige Larvenschale in aller Deutlichkeit als Apex am ausgewachsenen Gehäuse, und man kann derartige Spitzen genau so gut an den ostasiatischen Arten erkennen, wie denn auch Macgillivrayien aus dem chinesischen Meere etc. bekannt sind. Am wenigsten ausgebildet scheint die pelagische Jugendschale bei *Dolium galea*, und schon hieraus folgt, daß die auffällige geographische Verbreitung nicht durch eine frühere Verbindung des Mittelmeers mit dem Indic erklärt werden kann. Zur Beantwortung der Frage aber auf Grund wirklicher ontogenetischer Beobachtungen, welche eine fortlaufende Kette von Larven zwischen den beiden entfernten Heimatsorten von *D. perdix* ergeben müßten, wird man sich in absehbarer Zeit kaum im Stande sehen, so wenig wie für die Erörterung anderer Eventualitäten, etwa früherer Verbindungen quer durch Afrika nördlich von Capland positive Anhaltspunkte sich finden. Da kam auf einmal Hilfe, sobald sich Vortragender auf die Untersuchung der Färbung einließ.

Das Experiment, welches die Einwirkung des vollen Sonnenlichtes auf den Thierkörper erweisen soll, wird um so besser gelingen, je einfacher die Bedingungen gewählt werden. Wenn also das Licht eine Function der Wärme ist, dann sind auf unserer Erde keine Thiere gleichmäßigerer Insolation ausgesetzt als die, welche im

Warmwassergebiet des Oceans lange Zeit, wohl Jahre lang pelagisch an der Oberfläche treiben, ohne an den verticalen Wanderungen sich zu betheiligen, d. h. also unsere Gastropodenlarven. Einen Fingerzeig für sie giebt die allgemeine Farbe der Plankthiere, welche, wenn sie nicht hyalin sind, vorwiegend gelb, gelbbraun und blau, blaviolett erscheinen (HENSEN, BRANDT), — so Kruster, Turbellarien u. a. Die übrigen Farben des Spectrums, besonders grün und roth, sind einmal weit seltener, außerdem dürften sie solchen Thieren zukommen, welche an den täglichen periodischen Wanderungen in tiefere Wasserschichten sich betheiligen und dadurch sich der vollen Exposition entziehen. Sie haben für die pelagischen Gastropodenlarven keine Bedeutung (entgegen den Pteropoden u. a.) und sollen daher hier nicht weiter in Betracht kommen. Jener Farbenumschlag von Gelb in Purpurblau ist nun merkwürdiger Weise derselbe, welchen das Secret der Farbdrüse bei den Purpuriden und Muriciden nach seiner Abscheidung erleidet (LACAZE-DUTHIERS). Anfangs blaßgelb, wird es am Lichte bald purpurn, wobei es schnell durch Grün hindurchgeht. Dieselben Schnecken haben aber Larven, welche sich, unter dem Collectivnamen *Sinusigera* verborgen, an der pelagischen Wanderung betheiligen. Jene Drüse, die nicht zu einem einheitlichen Organ geschlossen ist, sondern aus einem Streifen drüsigen Epithels an der Kiemenbasis besteht (Hypobranchialdrüse), dürften ein Secret liefern, welches für das Thier keinen nachweisbaren Nutzen hat, sondern ein mit der Athmung zusammenhängendes Abspaltungsproduct des Blutes darstellt. Eine Serie von erwachsenen *Dolium*-Arten, deren Larven oder Macgillivrayien gelbliche, hornfarbene Gehäuse haben, selten mit einem Anflug von Violett, zeigt nun auf den ersten Blick, daß von sämmtlichen Gehäusen allein das von *Dolium perdix* einen violetten Hauch hat, namentlich in den oberen Windungen, welche sich unmittelbar an den *Macgillivrayia*-Apex anschließen. Dadurch documentirt sich diese Species sogleich als diejenige, welche am längsten der vollen Belichtung ausgesetzt gewesen ist, welche in der That regelmäßig als Larve die Reise von Ost- nach Westindien ausführt. Andererseits erscheint der violette Ton erst dann, wenn die Schnecke unter dem Einfluß des litoralen Lebens weiter wächst und die betreffende Färbung für sie ohne allen Nutzen ist. Der weitere Verfolg dieser verschiedenen Andeutungen hat zu einer Anschauung geführt, welche sich etwa folgendermaßen ausdrücken läßt:

Die höchste andauernde Belichtung, welche auf der Erde möglich ist, erzeugt bei langer Dauer in den dem Lichte am meisten exponierten Theilen (bei Schnecken im Mantel und im Zu-

sammenhänge damit im Blute) die Stimmung zur Abscheidung von Farben, welche den kürzesten Wellen des Spectrums entsprechen, aber ausgehen von dem dazu complementären Gelb.

Bei Gastropoden treten die Farbstoffe erst hervor, wenn das Wachsthum fortschreitet und damit der Stoffwechsel erhöht wird. Sie können somit bei planktonischen Larven bereits vorhanden sein, falls diese während der Wanderung wachsen, kommen aber zumeist erst nach derselben bei der definitiven Ausbildung zum Vorschein.

Unter diesem Gesichtspunkt wird das Violet, so weit es in diffuser Anordnung nicht in einzelnen Flecken etc., über die sich Vortragender noch kein Urtheil erlaubt, vorkommt, geradezu zu einem willkommenen Criterium dafür, daß die Schnecke eine eupelagische Larvenexistenz durchgemacht hat. In der That gehören die Tritonen, deren Apex am stärksten violett ist, zu den Ost- und Westindien gemeinsamen Formen, ja in vielen Fällen gab die Färbung da, wo morphologische Gründe einen eupelagischen Larvenzustand wahrscheinlich machten, Bestätigung und Sicherheit, so eben erst noch bei einer *Ricinula*, die sich im Straßburger Museum fand. Der Vortragende fordert dazu auf, die verschiedenen Sammlungen darauf zu prüfen, welche Arten das Violet an der Schalenspitze oder an der Mündung, außen oder innen haben. Sie alle stehen im Verdacht jugendlicher Oceanreisen. Bis jetzt wenigstens scheint es sich zu bestätigen, daß alle solche Vorderkiemer auf die tropischen und subtropischen Gebiete beschränkt sind und — bei guter Erhaltung — einen abweichenden Apex zeigen, der zu irgend einer planktonischen Larvenform paßt. Je reiner violett, um so tropischer die Form, z. B. *Purpura violacea*, subtropisch oft mehr rothe, z. B. *P. haemastoma*.

Wenn es sich in allen diesen Dingen wahrscheinlich um eine directe Beziehung zwischen der Länge der Lichtwelle und der Größe der Plasmamoleküle handelt, ohne jede Rücksicht auf praktische Verwerthbarkeit, so kann sich selbstverständlich die Natur die Thatsache unter Umständen auch zu Nutze machen. Die Ianthinen, die im Ocean treibend auswachsen, werden so blauviolett wie der tropische Ocean, namentlich an der beleuchteten Seite; ihre Vorstufe, die Recluzien, haben es allerdings erst bis zu Gelbbraun gebracht. Die Flöße, als Hautabscheidungen, schwanken zwischen farblos, gelb und lila. Wie aber bei *Purpura* die Hypobranchialdrüse den Einfluß des Lichtes in ihrem Secret am schärfsten zum Ausdruck brachte, so wird dasselbe bei *Ianthina* nicht gelb, sondern gleich im tiefsten Indigo abgeschieden, der ungleich intensiveren Insolation entsprechend, höchstens ein lebhaftes Grün tritt noch am Rande der pigmentierten Stelle hervor.

Herr Prof. EIMER (Tübingen):

### Über die Artbildung und Verwandtschaft bei den schwalbenschwanzartigen Schmetterlingen.

Vortragender legt die Tafeln zu dem demnächst erscheinenden zweiten Theil seines Werkes über die »Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen«<sup>1</sup> vor, welcher die Schwalbenschwänze behandelt. Er unterscheidet dabei drei Gruppen: die *turnus*-, die *machaon*- und die *asterias*-Gruppe. Alle drei leben, wie die Gruppen der Segelfalter, in zusammenhängenden Verbreitungsgebieten und hängen verwandtschaftlich unmittelbar mit einander zusammen, so zwar daß *eurymedon*, bezw. eine ihm ähnliche Stammform der *turnus*-Gruppe den Ausgangspunkt für alle bildet und sie zugleich an die Segelfalter anschließt.

Fast noch ununterbrochener als bei den Segelfaltern können wir auf den Flügeln der Schwalbenschwänze aus der Zeichnung, wie aus Buchstabenschrift, den Übergang einer Form in die andere ablesen, und eben damit stimmt die geographische Verbreitung von bestimmten Mittelpunkten nach der Peripherie. Überall sind es wiederum wenige ganz bestimmte Entwicklungsrichtungen, welche zur Entstehung zuerst von individuellen Abänderungen an Einzelthieren einer Art (Abartungen, Aberrationes), dann von Abarten (Varietates) und endlich von Arten führen: alle drei, Abartung, Abart und Art, werden auf Grund derselben Gesetzmäßigkeit gebildet — die Abart ist nur eine häufiger gewordene Abartung, und die Arten werden aus Abarten, indem sie sich von der Stammform, besonders geschlechtlich, absondern. Für alle drei müssen somit selbstverständlich dieselben Bildungsursachen gelten.

Die Verhältnisse der Aderung sind bei der Feststellung der Verwandtschaft nicht außer Acht gelassen, aber sie sind für die in Frage stehenden Falter durchaus unwesentlich, sie ändern sich selbst bei nahe verwandten Formen, sogar bei Wärmeabarten, in gewissen Theilen sehr, zugleich mit der Form der Flügel, welche schon eben bei den Wärmeformen eine andere werden kann (z. B. *machaon*). Die Entwicklungsrichtungen der Zeichnung aber zeigen in ihrer Gesetzmäßigkeit merkwürdiger Weise im Einzelnen Verhältnisse, welche auch bei mit den Schmetterlingen gar nicht verwandten Thieren, wie z. B. bei Wirbelthieren, besonders Säugern, Vögeln, Reptilien (Eidechsen), Mollusken u. a. maßgebend sind. So gilt auch für sie das von E. aufgestellte allgemeine Zeichnungsgesetz:

<sup>1</sup> Jena, G. Fischer 1895.

die Umbildung der Zeichnung aus Längsstreifung durch Fleckung in Querstreifung und Einfarbigkeit, ferner die postero-anteriore Entwicklung, die Umbildung der Zeichnung und der Verlust derselben in der Richtung von hinten nach vorn u. a.

Hervorragend wichtig sind die Fälle von sprungweiser Entwicklung und unabhängiger Entwicklungsgleichheit, welche uns die Schwalbenschwänze bieten, zugleich die Erscheinung weiblicher Präponderanz, während sonst die männliche Präponderanz gewöhnlich maßgebend ist. Bei *machaon*, wo aus Längsstreifung entstandene Fleckung mit durch Schwarzfärbung der Adern der Flügel bedingter Querstreifung erscheint, macht sich auch schon der Anfang von Einfarbigkeit geltend, indem sich von den Flügelwurzeln aus gleichmäßige schwarze Farbe in der Richtung nach außen über die Flügel zu verbreiten anfängt. Dieselbe Umbildung ist bei *bairdii* ♀ und bei *turnus* ♀ var. *glaucus* plötzlich so weit vorgeschritten, daß sich die Schwarzfärbung über die ganzen Flügel mit Auslassung weniger Flecke erstreckt. Was sich hier sprungweise mit einem Male und nur beim Weibe ausgebildet hat, geschah nun in der *asterias*-Gruppe bei beiden Geschlechtern allmählich: die Schwarzfärbung verbreitet sich von Art zu Art hier immer weiter von den Flügelwurzeln aus nach außen und läßt zumeist nur Fleckenreihen der Grundfarbe übrig. Endlich sind, augenscheinlich in Folge solch allmählicher Umbildung, Arten entstanden, welche, wie *P. troilus*, dem *turnus* ♀ var. *glaucus* ganz ähnlich sind. So arbeitet eine bestimmte Entwicklungsrichtung dort plötzlich, hier allmählich nach demselben Ziele, und es entstehen Arten, welche, obschon nicht unmittelbar verwandt, sich in Folge unabhängiger Entwicklungsgleichheit doch fast vollkommen ähnlich sind — ein Beispiel dafür, wie scheinbar nachgeahmte und nachahmende Arten entstehen, welche man gewöhnlich ohne Weiteres im Rahmen der Mimicry unterbringt, ohne daß ihre Ausgestaltung mit dem Nutzen als Ursache thatsächlich irgend etwas zu thun hat.

Überhaupt bieten auch die Schwalbenschwänze, ganz wie die Segelfalter, das augenfälligste Beispiel einer Entstehung der Arten, welche mit dem Darwinismus, mit der natürlichen Zuchtwahl, rein gar nicht in Berührung kommt: weder allgemeine, noch geschlechtliche Zuchtwahl kommen dabei als maßgebend in Betracht. Es ist ausschließlich die Orthogenesis, die Entwicklung nach wenigen bestimmten Richtungen, welche offenbar auf Grund physiologischer Ursachen, durch organisches Wachsen, eine zusammenhängende Kette der Formen erzeugt, und es ist wesentlich Genepistase, das Stehenbleiben auf bestimmten Stufen der Entwicklung,

welche die Trennung dieser Kette in Arten, also in Wahrheit die Entstehung der Arten bedingt.

Die Orthogenesis gilt aber nicht nur für die Schmetterlinge, sie ist ein allgemeines Gesetz: sie gilt ebenso für die Zeichnungs- wie für die sämtlichen morphologischen Eigenschaften nicht nur der Thiere, sondern auch der Pflanzen, wie Redner nach eigenen Untersuchungen auch bei letzteren versichern kann, wo schon NÄGELI dieselbe ja, wenn auch nur theoretisch und ohne Namhaftmachung maßgebender, die stufenweise Umbildung darlegender Thatsachen angenommen hat. Die Orthogenesis widerlegt aber unbedingt eine nothwendige Voraussetzung, welche der Darwinismus, wie schon ASKENASY hervorhob, machen muß, die nämlich, daß die Organismen nach den verschiedensten, nach zahllosen Richtungen abändern. Denn nur dann, wenn dies geschähe, fände die Zuchtwahl stets den nöthigen Stoff zur Auslese. Herrscht aber die Orthogenesis, so gestaltet sie und nicht die Auslese die Pflanzen und Thiere, und es bleibt der Zuchtwahl nur die Macht, das was unbedingt schädlich ist, zu vernichten und die Verbreitung des Nützlichen zu fördern, wohl auch durch fortwährende Auslese bestimmte Entwicklungsrichtungen zu stärken. Es kann überhaupt nicht genug immer wieder hervorgehoben werden, daß die Zuchtwahl unbedingt nicht im Stande ist, etwas Neues zu schaffen, daß sie vielmehr nur mit schon Vorhandenem arbeiten kann. Die Untersuchung, wie und durch welche Ursachen Neues entstanden ist, ist jetzt vornehmste Aufgabe der Wissenschaft. DARWIN hat weder dies noch die Ursachen der Trennung der Organismenkette in Arten, er hat somit die Entstehung der Arten nicht gezeigt, denn dieselbe beruht nicht auf der Zuchtwahl. Redner bezeichnet die Annahme, daß der Nutzen, die Zuchtwahl, die Entstehung der Arten bedingt haben könne, trotz aller Verehrung für DARWIN, als einen ungeheueren Denkfehler und als merkwürdigste Erscheinung die Thatsache, daß derselbe nicht längst als solcher erkannt worden sei, trotz des Druckes der herrschenden darwinistischen und hyperdarwinistischen Strömung. Er weist darauf hin, wie wenig seine Untersuchungen bisher von den Vertretern der Entwicklungslehre gewürdigt worden sind, obschon sie Thatsachen vorführen, die Jedermann leicht zu bestätigen im Stande sein wird. Die Gegner verschweigen diese Thatsachen, welche ihre Ansichten widerlegen, und schreiben weiter, als ob dieselben gar nicht vorhanden wären. Es ist aber selbstverständliche, unbedingte Aufgabe der Wissenschaft, sich mit den Thatsachen zu beschäftigen und ihnen ins Auge zu sehen, wenn sie Naturforschung sein will.

Die Zeit wird folgen, da diese Wahrheit wieder allein gilt, und dann wird auch die mühevollere, aber für die Erkenntnis der Ursachen der Entstehung der Arten vor allen maßgebende wissenschaftliche Beschäftigung mit den Arten zu Ehren kommen.

Im Übrigen verweist Redner auf den Inhalt seiner Arbeit über die Schwalbenschwänze selbst, welche insbesondere die Ursachen der Trennung der Organismenwelt in Arten auch durch andere Mittel als die Genepistase und die sprungweise Entwicklung behandelt<sup>1</sup> und welche überhaupt zahlreiche thatsächliche Beweise für seine Entwicklungstheorie bieten wird, deren Vorführung heute nicht möglich war.

#### Discussion:

Herr Dr. SPULER möchte nicht auf die allgemeinen Ausführungen des Vorredners eingehen. Wenn bei den Papilioniden eine sympathische Zeichnung und Färbung sich im Allgemeinen nicht findet, so darf man doch da nicht generalisieren. Daß sympathische Färbungen und Zeichnungen auch bei Rhopaloceren sich finden, legt er an *Limenitis populi* ♀ dar. Als Beispiel einer Anpassung, die nicht im Sammlungskasten, sondern nur bei Beobachtung des lebenden Thieres erkennbar ist, führt er *Cidaria albicillata* an.

In Bezug auf das Vorkommen der dunkeln Form von *Pap. turnus* ♀ sei darauf hinzuweisen, daß einmal auch bei *machaon* schwarze Aberrationen vorkommen, andererseits auch bei den verwandten Pieriden sich Analoges, wenn auch ganz selten findet.

SPULER theilt mit, daß er im Sommer 1892 bei Berlin auffallend viel Exemplare von *Psilura monacha* fand, die Übergänge zur dunkeln Abart *eremita* darstellten und zwar in Nähe der Stadt zahlreicher als in größerer Entfernung von derselben. In Süddeutschland konnte er seither ein so zahlreiches Auftreten dunkler Formen nicht feststellen. Jedenfalls scheint die Art in eine Umbildungsperiode eingetreten, und Redner bittet, das Thier in den verschiedenen Gegenden zu beobachten.

An die Züchtungsergebnisse von STANDFUSS und FISCHER anknüpfend, bittet er, solche anzustellen, namentlich an *Parnassius apollo*; ihm selbst fehle leider gegenwärtig die Zeit, selbst diesen Problemen praktisch nachzugehen.

Herr Prof. F. E. SCHULZE spricht die Ansicht aus, daß die sämtlichen Eigenschaften der Lebewesen und deren phylogenetische Wandelungen sich nicht aus einer einzigen Ursache ableiten

<sup>1</sup> Vorzüglich kommt hier die von mir schon vor Jahren (seit 1874), später von ROMANES (1886) hervorgehobene Befruchtungsverhinderung oder Kyesamechanie (physiological selection ROMANES) in Betracht (von *χρήσις* Befruchtung und *ἀμεγανία* Unmöglichkeit).



lassen, vielmehr durch viele bestimmt werden, von welchen die Selection, oder wenn man lieber will, die Ausmerzung des Nichtpassenden, nur eine, wengleich wahrscheinlich eine recht wirksame sei.

Außerdem kämen aber auch die mathematischen Verhältnisse, die chemischen und physikalischen Eigenthümlichkeiten der im Körper und seiner Nahrung vorhandenen Substanzen, ferner die complicirte Wirkung der Correlation, der localen Absonderung (Migration) und noch manche andere Momente in Betracht, welche alle zu ermitteln und in ihrer Bedeutung richtig zu würdigen unsere Aufgabe sei.

Herr Prof. H. E. ZIEGLER: Wenn man annimmt, daß durch den Kampf ums Dasein eine Ausmerzung der nicht angepassten Individuen stattfindet, so muß man auch zugeben, daß es eine Selection des besser angepaßten giebt; diese beiden Vorgänge sind principiell dasselbe, nur manchmal graduell verschieden gedacht; wenn man z. B. von sieben jungen Hunden die drei häßlichsten umbringt oder aber die drei schönsten zum Aufziehen erwählt, so ist das Resultat nicht viel verschieden. — Das Selectionsprincip von DARWIN soll vor Allem die Anpassungen und das Entstehen der nützlichen Einrichtungen der Organismen erklären; wo keine Anpassung angenommen wird, bedarf man dieses Principis nicht, und wenn Jemand z. B. die Zeichnung der Oberseite der Flügel eines Tagschmetterlings für biologisch bedeutungslos hält, braucht er die Entstehung dieser Zeichnung nicht aus der Selection zu erklären. Wenn man auch nicht jedes Merkmal auf die Selection zurückführt, kann man doch der Ansicht sein, daß die natürliche Zuchtwahl in der Entstehungsgeschichte der Organismen eine große Rolle gespielt hat<sup>1</sup>.

Herr Prof. EIMER weist darauf hin, daß er in seinen bezüglichen Arbeiten, besonders in seiner »Entstehung der Arten« allen von Herrn SCHULZE hervorgehobenen Ursachen der Umbildung der Arten, vorzüglich auch der Correlation und der stofflichen Zusammensetzung des Körpers (Constitution) eine große Bedeutung stets zuerkannt habe. Ebenso schreibe er der Auslese eine Bedeutung für jene Umbildung in so fern zu, als dieselbe wohl im Stande sein

<sup>1</sup> Da jede Auslese die Möglichkeit der Auswahl zur Voraussetzung hat, so beruht die Selectionslehre auf der Lehre von den individuellen Variationen und deren Vererbung. Dies tritt in der Darstellung von DARWIN überall hervor und ist von keinem neueren Forscher in Abrede gestellt worden; doch ist es vielleicht nicht nutzlos, dafür eine Formel einzuführen, etwa den Satz: *Nihil est in selectione quod non fuerit in variatione* (gebildet nach Analogie der These des Philosophen LOCKE: *Nihil est in intellectu quod non fuerit in sensu*); oder einfacher: *Nisi variatio, selectio nulla*.

könne, bestehende Entwicklungsrichtungen zu begünstigen, zu verstärken. Aber diese auf äußeren und inneren (physiologischen) Ursachen beruhenden wenigen gesetzmäßigen Richtungen der Entwicklung (Orthogenesis) seien — das organische Wachsen sei die Hauptursache der Umbildung der Formen, nicht die Auslese — im vorliegenden Falle, bei der Artbildung der Schmetterlinge, bleibe letztere z. B. augenscheinlich ganz außer Betracht.

DARWIN aber hat, was bisher nie Jemand bestritt, die Entstehung der Arten durch Zuchtwahl erklären wollen, nicht »vor Allem die Entstehung nützlicher Eigenschaften« und hyperdarwinistische Ansicht spricht von der Allmacht der Naturzüchtung. — Daß es auch bei Schmetterlingen Anpassungen und daß es gewöhnlichen Melanismus giebt, ist ja wohl auch unbestritten.

An der Discussion beteiligten sich außerdem die Herren EHLERS, JÄKEL und SPENGLER.

Vortrag des Herrn Dr. SAMASSA (Heidelberg):

### Über die Bildung der primären Keimblätter bei Wirbelthieren<sup>1</sup>.

Im Nachstehenden möchte ich einen vorläufigen Bericht über Untersuchungen erstatten, die ich in der Absicht unternommen habe, den Einfluß der Dottermenge auf die Keimblätterbildung und Gastrulation innerhalb eines Typus im Zusammenhange zu untersuchen, wobei mir die Wirbelthiere zu diesem Zwecke besonders geeignet erschienen. Meine Studien sind zwar noch nicht so weit gediehen, daß ich ein vollständiges Bild des Gegenstandes entwerfen könnte; einige bereits gefundene Thatsachen dürften aber immerhin nicht ohne Interesse sein, und wenn ich von diesen aus heute schon einen Blick auf das Ganze zu werfen suche, so behalte ich mir jedenfalls vor, durch besondere Untersuchungen die geäußerten Ansichten noch zu befestigen oder zu berichtigen.

Die Lösung der Frage scheint nicht sehr einfach zu sein, wenn man bedenkt, wie vielfache Controversen über die Gastrulation bei Wirbelthieren schweben und wie verschiedene Processe dafür in Anspruch genommen werden. Wenn ich auch die Schwierigkeit des Themas nicht unterschätzen will, so glaube ich doch, daß auch die unklaren Vorstellungen, die mit dem Begriffe »Gastrula, Gastrulation, Urmund« vielfach verbunden werden, an der Verwirrung viel Schuld tragen. Es scheint mir daher eine Nothwendigkeit, zunächst in dieser Beziehung einen klaren Standpunkt zu gewinnen und zu diesem Zwecke auf den Gastrulationsbegriff zurückzugehen, wie er

<sup>1</sup> Vgl. oben S. 31.

zuerst von HAECKEL aufgestellt wurde<sup>1</sup>. Wir werden demnach in der Gastrulation die der phylogenetischen Reihe, die zur Gastraea führt, entsprechende ontogenetische Reihe erblicken und in der Gastrula die Recapitulation der Gastraea. In jedem einzelnen Falle wird zu prüfen sein, ob dieses Criterium zutrifft, wobei wir natürlich bezüglich der phylogenetischen Reihe von einer hypothetischen Construction ausgehen müssen; daß dann auch die Deutung immer nur einen hypothetischen Charakter trägt, versteht sich; das ist aber bei jeder Deutung eines ontogenetischen Processes im Sinne der Phylogenie der Fall. Das, was ich hauptsächlich betonen möchte, ist, daß man in jedem Falle, in dem man einen Vorgang derart deutet, auf die vorausgesetzte phylogenetische Reihe zurückgeht und sich nicht damit begnügt, ihn mit einem Vorgang in der Ontogenie eines anderen, wenn auch ursprünglicheren Organismus, der eine bestimmte phylogenetische Deutung erfahren hat, zu homologisieren und dann dem ersteren Proceß dieselbe Deutung angedeihen zu lassen. Dies ist gerade bei der Gastrulation der Wirbelthiere vielfach geschehen: der Gedankengang war dabei meist folgender: irgend ein ontogenetischer Vorgang beim Vogel führt zur Bildung von Organen, die beim Amphioxus durch einen Proceß erzeugt werden, der palingenetisch gedeutet und als Gastrulation bezeichnet wird; folglich ist auch der genannte Vorgang beim Vogel als Gastrulation anzusehen; dadurch wird es ganz unmöglich, palingenetische und cänogenetische Bewirkung in der Ontogenie aus einander zu halten, und da die Menge des Dotters ein sehr wesentlicher cänogenetischer Factor ist, so war für mich die Nothwendigkeit einer möglichst scharfen Trennung ganz besonders vorhanden, da ich mir ja gerade das Studium der Wirkungen dieses Factors zur Aufgabe gemacht hatte<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Genaueres mit Litteraturangaben über diesen Punkt s. in meiner Arbeit: Studien über den Einfluß des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. I. Selachier. in: Arch. f. Entwicklungsmechanik. V. 2. 1895.

<sup>2</sup> So meine Aufgabe auch in das Bereich entwicklungsmechanischer Bestrebungen fällt, so dürfte eine Bemerkung über die methodische Seite, von der aus ich sie in Angriff genommen habe, nicht überflüssig sein. Wir sehen einen Organismus als das Product einer bestimmten chemisch-physikalischen Beschaffenheit des Eies, aus dem er hervorgegangen, und der äußeren Umstände, die während der Entwicklung eingewirkt haben, an; wenn wir nun ein Stadium als palingenetisch bezeichnen, so heißt das, daß wir, gleiche äußere Umstände vorausgesetzt, annehmen, daß dieser Vorgang durch dieselben chemisch-physikalischen Factoren im Ei bedingt ist wie die vorausgesetzte stammesgeschichtliche Form. Wir schließen demnach aus gleichen Folgen auf gleiche Ursachen, die im Übrigen in beiden Fällen unbekannt sind. Würde es nun auch gelingen, die Ursache — also den physi-

Eine wichtige Frage ist die, das Verhältniß der Gastrulation zur Keimblätterbildung festzustellen. Bekanntlich tritt bei vielen Thieren

kalisch-chemischen Bau des Eies (ich meine natürlich immer des entwicklungs-fähigen, also meistens befruchteten) — in dem uns vorliegenden Falle zu erkennen, so ist diese Ursache doch selbst wieder Product einer Entwicklung, die sich im Laufe der Stammesgeschichte abgespielt hat. Da wir nun die Ursachen nicht kennen, aus ihren Wirkungen aber einen causalen Zusammenhang derselben anzunehmen gezwungen sind, so setzen wir vor der Hand die Wirkungen für die Ursachen, womit wir ganz dasselbe thun wie der Physiker, der Temperaturen an der Ausdehnung des Quecksilbers mißt; es handelt sich um ein streng wissenschaftliches Verfahren. So selbstverständlich diese Bemerkungen scheinen mögen, so kann man sie gegenwärtig, wo wieder der Versuch gemacht wird, in die Morphologie Metaphysik einzuschmuggeln, doch nicht oft genug wiederholen.

Nun aber zu unserer speciellen Frage! Da der Organismus außer durch die chemisch-physikalische Eistruetur auch noch durch die äußeren Einwirkungen während seiner Entwicklung bedingt ist, so kann er durch Veränderungen derselben verändert werden; diese Aufgabe hat die experimentelle Entwicklungsmechanik, die uns dadurch werthvolle Thatsachen für die Beurtheilung der zweiten Bedingung der Eistruetur schafft. Die zweite Möglichkeit einer Veränderung des Organismus liegt in einer Veränderung des zweiten Factors, der vererbten chemisch-physikalischen Eistruetur; auf ihr beruht die ganze organische Entwicklung. Wie nun diese Veränderung in der Veränderung des ausgebildeten Organismus zum Ausdruck kommen kann, so kann sie es auch in jeder Phase der Entwicklung. Dabei ist es aber durchaus nicht nothwendig, daß jede Veränderung einer Entwicklungsphase im Endstadium auch noch zum Ausdruck kommt, wie GOETTE will (A. GOETTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. 1884). Denn weder das Ei noch der Organismus, noch irgend ein Zwischenstadium zwischen beiden ist eine Einheit (höchstens im logischen Sinn), sondern immer ein System; eine Veränderung, die demnach einen Theil dieses Systems in einem bestimmten Stadium betrifft, kann durch eine Veränderung eines anderen Theils des Systems in einem späteren Stadium völlig compensiert werden, sei es nun, daß die zweite Veränderung bereits durch eine entsprechende Verschiedenheit im Ei bedingt ist oder dass sie von der ersten Veränderung durch Correlation erst bewirkt wird. Kommen wir nun auf den speciellen Fall des Dotters, so müssen wir zunächst das, was bisher vom ganzen Ei gesagt wurde, auf den protoplasmatischen Theil desselben mit Kern beschränken; diesem tritt nun der vom mütterlichen Organismus gelieferte Dotter wie ein äußerer Entwicklungsfactor gegenüber und kann in derselben Art die Entwicklung direct beeinflussen; er wird aber zweitens unter den Variationen der Entwicklung gerade diejenigen fixieren, die am geeignetsten sind den Dotter zu verwerthen. Diese zweite Art cänogenetischer Prozesse, die über die erste Art weit aus überwiegt, ist somit in der veränderten Eistruetur bedingt. Die Veränderungen der ersten Art könnte man durch experimentelle Eingriffe erforschen, die der zweiten nicht. Wenn es also gelingen würde, ein holoblastisches Ei durch künstliche Zuführung von Dotter zu einem meroblastischen zu machen, so wäre damit noch keineswegs gesagt, daß die daraus resultierende Entwicklung auch wirklich der entspricht, die sich im Verlauf der Stammesgeschichte unter dem Einfluß der allmählichen Dotterzunahme herausgebildet hat. Hier kann nur das Studium der Entwicklung der Formen mit verschiedenem Dottergehalt, die in derselben phylo-

schon während der Furchung eine Trennung der primären Keimblätter, meist im achtzelligen Stadium ein. Es fragt sich zunächst, ob wir diesen Vorgang als palingenetisch ansehen sollen oder nicht? Man kann diese Frage noch weiter fassen, nämlich ob überhaupt die Differenzierung der Zellen im Sinne ihrer künftigen morphologischen Leistungen generell als palingenetisch anzusehen ist? Diese Frage kann man nun ohne Weiteres verneinen; es wird wohl kaum Jemandem einfallen anzunehmen, daß die Ascidien von zweizelligen Thieren abstammen, die durch bilaterale Ausgestaltung sich allmählich zu Ascidien umgebildet hätten; eben so wenig, daß etwa eine *Nereis* durch besondere Differenzierungen einzelner Zellen einer Blastaea entstanden sei. Ist diese Annahme aber generell auch nicht haltbar, so kann sie doch in unserem speciellen Falle zutreffen; die Möglichkeit ist hier keinesfalls von vorn herein abzuweisen, und in der That hat auch BÜTSCHLI dieselbe in einer Hypothese über die zur Gastraea führende phylogenetische Reihe verworther. Ich will die Wahrscheinlichkeit derselben im Verhältnis zu anderen, dasselbe bezweckenden Hypothesen hier nicht erörtern; aus praktischen Rücksichten wird es sich empfehlen, von einem Punkte auszugehen, in dem die verschiedenen Hypothesen zusammenreffen, und das ist die Gastraea. Mit Bezug auf diese werden wir dann bei einer rein palingenetischen Gastrula die die Urdarmhöhle auskleidende Zellschicht als Entoderm, die äußere Zellschicht als Ectoderm bezeichnen.

Bei *Amphioxus* finden wir nun diesen Fall verwirklicht; die Gastrulation ist zwar nicht mehr rein palingenetisch, in so fern als sie zur Bildung einer bilateralen Gastrula führt; das hat aber auf den Urdarm keinen Einfluß, und es läßt sich demnach feststellen, daß Darm, Chorda und Mesoderm entodermalen Ursprungs sind. Dies mindert aber in keiner Weise das Interesse an der Differenzierung der Keimblätter, die wir in der vollendeten Gastrula vorfinden, um so mehr als bei cänogenetisch beeinflusster Gastrulation die Verhältnisse sich nicht mehr so übersichtlich gestalten wie beim *Amphioxus* und es daher wünschenswerth ist, möglichst viele Beziehungen der Keimblätter kennen zu lernen. Bekanntlich wird von HATSCHKE, WILSON u. A. angenommen, daß die Keimblätter im achtzelligen Stadium bereits geschieden sind und daß die vier vegetativen Zellen dem Entoderm, die vier animalen dem Ectoderm entsprechen.

---

genetischen Reihe liegen, Aufklärung bringen; die experimentelle Untersuchung kann diese Forschung ergänzen, aber nicht vertreten. Dies schließt aber nicht aus, daß die entwicklungsmechanische Betrachtungsweise in der phylogenetischen voll zur Geltung kommt.

In jüngster Zeit hat LWOFF dem widersprochen und behauptet, daß wenigstens ein Theil der dorsalen Urdarmwand von den animalen Zellen gebildet wird; einen exacten Nachweis hat er freilich meines Erachtens nicht geführt. Bei Ascidien konnte ich mich selbst überzeugen, daß Chorda und Mesoderm von den vegetativen Furchungszellen herkommen, und wenn man selbst bezüglich des Mesoderms Zweifel zulassen wollte, so steht doch der Ursprung der Chorda außer Frage; somit wäre es wenigstens für ein Object festgestellt, daß die Chorda aus den vegetativen Zellen des achtzelligen Stadiums entsteht<sup>1</sup>.

Von dieser Thatsache ausgehend, versuchte ich festzustellen, ob sich wenigstens bei den Eiern mit totaler Furchung allgemeinere derartige Beziehungen finden lassen. Bei Amphibien gehen die Ansichten in dieser Beziehung bekanntlich sehr aus einander: während einige Autoren die animalen Zellen als Ectoderm, die vegetativen als Entoderm ansprechen, bestritt GOETTE, daß sich die vegetativen Zellen überhaupt am Aufbau der Embryos betheiligen, während O. HERTWIG wenigstens die Bildung der dorsalen Urdarmwand und eines Theils des Mesoderms auf die animalen Zellen zurückführte. Ich versuchte nun durch experimentelle Eingriffe die Frage mit Sicherheit zu lösen; das war freilich nur unter einer Voraussetzung möglich, daß nämlich vegetative und animale Zellen sich gegenseitig nicht ersetzen können. Diese Voraussetzung trifft thatsächlich zu: tödtet man bei *Rana temporaria* mittels Inductionsschlägen<sup>2</sup> die vegetativen

<sup>1</sup> Ich habe kürzlich gerade mit Rücksicht auf diesen Punkt die Furchung der Ascidien untersucht (Zur Kenntniss der Furchung bei den Ascidien. in: Arch. mikr. Anat. V. 44. 1894) und bin zu dem Resultate gekommen, daß der ganze Urdarm aus den vegetativen Furchungszellen entsteht; die Entstehung von Chorda und Mesoderm aus demselben habe ich nicht mehr genauer verfolgt, da ich glaubte, mich hierin an die älteren Untersuchungen von VAN BENEDEN u. JULIN, SEELIGER etc. anschließen zu können, um so mehr als mir Schnitte durch ältere Stadien deren Angaben bezüglich der Entstehung von Chorda und Mesoderm aus dem Urdarm bestätigten. Kurz nach Erscheinen meiner Arbeit erschien aber eine das gleiche Thema behandelnde Arbeit von CASTLE (W. E. CASTLE, On the cell lineage of the Ascidian egg. in: Proc. Am. Acad. V. 30. 1894), in der behauptet wird, daß zwei animale Zellen zu Mesoderm werden und die Muskulatur des Schwanzes liefern. Eine neuerliche Durchsicht meiner Serien konnte mich davon nicht überzeugen; am Lebenden das Schicksal dieser Zellen in dem Stadium, auf das es dabei ankommt, zu verfolgen, scheint mir unmöglich; doch will ich die ausführliche Publication CASTLE'S abwarten, bevor ich auf diesen Gegenstand näher eingehe. Die Frage nach dem Ursprung der Chorda bleibt von dieser Controverse ganz unberührt; ihre Herkunft von den vegetativen Zellen steht außer Frage. Zur Lösung der principiellen Frage, die im Text erörtert wird, genügt aber das eine Organ vollkommen.

<sup>2</sup> Die Methode ist kurz die: an einen DUBOIS'schen Schlitten-Inductionsapparat wird in den primären Strom ein Unterbrecher eingeschaltet, der eine Pol

Zellen im achtzelligen Stadium, so entwickeln sich, wenn der Strom eine bestimmte Stärke hatte, die animalen Zellen zwar weiter, nach einigen Tagen sterben aber die Eier ab. Dasselbe geschieht, wenn man die animalen Zellen tödtet; es ist hierbei allerdings etwas schwerer, Resultate zu erlangen, da die animalen Zellen gegen den Strom viel resistenter sind und häufig entweder die Zellen nicht ganz getödtet werden oder die vegetativen Zellen es auch sind. Untersucht man nun Eier, an denen die vegetativen Zellen getödtet wurden, nach einiger Zeit, so findet man an Stelle der vegetativen Zellen eine amorphe Dottermasse; an der Oberfläche liegen die animalen Zellen, die das Ei umwachsen haben; hierbei ist die Umwachsungslücke freilich größer als normaler Weise. An der Stelle, wo bei ungestörter Entwicklung der Urmund liegen würde, sieht man aber immer unter der äußeren Schicht der animalen Zellen eine zweite dicke Lage, die in die obere umbiegt, und vollkommen der dorsalen Urdarmwand entspricht; ein Vergleich mit normal entwickelten Eiern läßt daran keinen Zweifel. Ohne hier auf Einzelheiten einzugehen, möchte ich nur das Eine hervorheben, daß beim Frosch bestimmt die Chorda aus den animalen, bei Ascidien aus den vegetativen Furchungszellen entsteht, daß also die Furchung uns für die Bestimmung der Keimblätter keinerlei Anhaltspunkte gewährt.

Wir sind somit wieder auf die Gastrulation zurückgewiesen unterziehen wir dieselbe bei Amphibien einer genaueren Betrachtung, so kann man zunächst feststellen, daß die Einstülpung nur auf der dorsalen Seite sich palingenetisch vollzieht<sup>1</sup>, auf der ventralen Seite aber in so fern cänogenetisch beeinflusst ist, als die Einstülpung hier nicht ganz vollzogen wird und ein Theil der vegetativen Zellen an der Oberfläche bleibt; daher zeigt sich die cänogenetische Beeinflussung zuerst an der ventralen Urmundlippe, die der ventralen Urmundlippe des Amphioxus nicht mehr ganz entspricht. Das kann man aber nicht etwa dadurch verbessern, daß man nun als ventrale Urmundlippe den Umwachsungsrand der Mikromeren bezeichnet, der

---

des secundären Stromes mit der Erde leitend verbunden, der andere zu einer Kupferplatte geleitet; auf diese wird eine größere Laichmasse gelegt und die Zelle, die man tödten will, mit einer bis zur Spitze isolirten Nadel, die mit der Hand leitend gefaßt wird, berührt; hierauf wird der primäre Strom ein paar Mal geöffnet und geschlossen. Für viele Rathschläge bin ich Herrn Geh. Rath KÜHNE und Herrn Collegen KAISER zu großem Dank verpflichtet. Die ausführliche Darstellung meiner Resultate, die nicht nur in dem im Texte gegebenen Zusammenhange Interesse haben, hoffe ich bald geben zu können. (Inzwischen veröffentlicht in: Arch. f. Entwicklungsmech. V. 2. 1895. Anm. währ. d. Corr.)

<sup>1</sup> Sie ist auch hier in gewisser Richtung modificirt. Anm. währ. d. Corr.

ja den Kriterien eines Urmundrandes erst recht nicht entspricht<sup>1</sup>. Eine zweite cänogenetische Modification der Amphibien-Gastrula liegt in dem Verhältnis der Mesodermbildung zum Urmund, worauf ich hier jedoch nicht näher eingehen kann.

Ich gehe nun zu den meroblastischen Eiern über und werde so noch im Zusammenhange auf die eben geschilderten Verhältnisse der Amphibien zurückkommen. Ich bespreche zunächst die Selachier, die ich zum Gegenstand eigener Untersuchungen gemacht habe<sup>2</sup>. Bezüglich der Bildung der Keimblätter stehen sich zwei Ansichten gegenüber: nach der einen, die von BALFOUR begründet wurde, sollte die oberflächliche Zellschicht im Morulastadium zum Ectoderm werden, der ganze Rest aber zum Entoderm; nach der anderen, von den meisten Forschern vertretenen Ansicht entsteht der Entodermtheil, der in den Embryo übergeht, das gastrale Entoderm, durch Einfaltung der oberen epithelialen Zellschicht, während das Dotterentoderm sich an Ort und Stelle bilden soll. In verschiedenem Maße wird hierbei die Beteiligung der Dotterkerne in Anspruch genommen. Meine Untersuchungen lassen irgend eine Beteiligung der Dotterkerne am Aufbau des Embryos gänzlich ausschließen; bezüglich des Ursprungs derselben kann ich zwar den Beobachtungen RÜCKERT's nichts wesentlich Neues hinzufügen, da mir das nöthige Material fehlte, doch halte ich nach Allem, was ich gesehen habe, die Herkunft der Dotterkerne aus überschüssigen Samenfäden für höchst wahrscheinlich. Was die Keimblätterbildung anlangt, so muß ich die Annahme irgend einer Einstülpung oder Einfaltung entschieden zurückweisen; BALFOUR hatte zwar in so fern Unrecht, als er bloß die oberste Zellschicht zu Ectoderm werden ließ, was ja augenfällig unwahrscheinlich war, in seinen Argumenten gegen die Einfaltungstheorie hatte er aber vollkommen Recht, und dieselben sind niemals widerlegt worden. Nach meinen Beobachtungen geht die Entwicklung der Keimblätter so vor sich, daß in dem soliden Zellenhaufen, der das Resultat der Furchung ist, die obere Hälfte sich vom embryonalen Rande aus fortschreitend allmählich zu einem Epithel, dem Ectoderm, zusammenfügt; der Rest der Zellen, der nunmehr das Entoderm vorstellt, folgt nach, aber viel langsamer; im Bereich der Embryonalanlage ist das Epithel cylindrisch

<sup>1</sup> Die theoretischen Betrachtungen HERTWIG's in seiner Arbeit: »Urmund und Spina bifida« sind ganz auf dieser unzulässigen Deutung aufgebaut; das Merkwürdige ist aber, daß in seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte (2. Aufl. p. 105) sich eine Darstellung der Amphibiengastrulation findet, an der nicht das Geringste auszusetzen ist.

<sup>2</sup> Vgl. die Anm. 1 p. 131 citirte Arbeit.



— gastrales Entoderm, außerhalb derselben plattenförmig — Dotterentodern. Aus dem gastralen Entoderm entsteht dann Chorda, Mesoderm<sup>1</sup> und das secundäre Entoderm. Da von einer Einstülpung nirgends die Rede sein kann, so müssen wir annehmen, daß die Gastrulation fehlt und durch die Dottermenge unterdrückt wurde. Und ebenso würde jeder Versuch, ein Stadium der Selachier mit der Gastrula des Amphioxus zu vergleichen, immer daran scheitern, daß die ventrale Urdarmwand des Amphioxus fehlt und daß der ventrale Darmverschluß bei Selachiern viel später auf offenbar cäno-genetische Weise erfolgt, zu einer Zeit, wo von Urdarm gar nicht mehr die Rede sein kann.

Gehen wir nunmehr zu den Teleosteen über, so muß zunächst festgestellt werden, daß das Verhältnis des Dotters zur Embryonalanlage ein von den Selachiern durchaus verschiedenes ist. Sie stimmen zwar darin überein, daß die Dotterkerne keinen Antheil am Aufbau der embryonalen Gewebe haben; hingegen ist ihr Ursprung ein völlig verschiedener. Ich konnte mich durch Untersuchungen an verschiedenen Arten des Genus *Salmo* leicht davon überzeugen, daß, wie dies von AGASSIZ u. WHITMAN u. A. dargestellt wird, etwa zu Ende des zweiten Entwicklungstages am Rande der Keimscheibe einzelne Zellen sich abplatteln und mit der Zwischenschicht verschmelzen; während bei Selachiern, selbst wenn man der RÜCKERT'schen Annahme nicht beistimmen sollte, die Dotterkerne mindestens aus der Theilung des ersten Furchungskernes hergeleitet werden müssen. Ein zweites, zwar bekanntes, aber doch viel zu wenig betontes Moment ist, daß der Dotter bei Teleosteen nie die geringsten Beziehungen zum Darm aufweist, vom Entoderm nicht umwachsen wird und schließlich außer jedem Zusammenhang mit dem Darm vom splanchnischen Blatte des Mesoderms umgeben in der primären Leibeshöhle liegt. Dieser Sachverhalt läßt meines Erachtens nur die eine Deutung zu, daß der partielle Furchungstypus der Teleosteer in einer besonderen phylogenetischen Reihe unabhängig von den Selachiern erworben wurde<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Ob das Ectoderm auch an der Bildung des Mesoderms beteiligt ist oder nicht, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden; es bedürfte dies einer sehr eingehenden Untersuchung, die besonders auf die Kerntheilungsfiguren achten müßte. Nach Allem, was ich gesehen habe, könnte der Antheil des Ectoderms jedenfalls nicht groß sein; zu beachten ist immer, daß die Ursprungsstätte auch des peripheren Mesoderms nicht am Keimscheibenrande, sondern rein ventral liegt.

<sup>2</sup> Daran läßt ja auch die aus der vergleichenden Anatomie sich ergebende Stammesgeschichte der Teleosteer keinen Zweifel. Merkwürdig ist aber, daß die Dotterzellen in Bezug auf ihr Verhältnis zum Darm bei den Knorpelganoiden sich ähnlich wie der Dotter bei Selachiern verhalten, während die Knochen-

Dem entsprechend zeigt auch die Keimblätterbildung wesentliche Verschiedenheiten; das, was das Bild am meisten ändert, ist der Umstand, daß das Entoderm nicht eine Zellenplatte in gleicher Ausdehnung wie das Ectoderm bildet. Von einer Einstülpung am Rande der Keimscheibe, wie sie von HAECKEL u. A. behauptet und im Sinne einer Gastrulation gedeutet wurde, ist keine Rede; — dagegen spricht schon, daß die Deckschicht nie eingestülpt gefunden wird und der Rand der Keimscheibe meist eine keilförmige Form hat. Hingegen ist eine Zellenverschiebung in dem Sinne, wie sie GOETTE<sup>1</sup> bereits 1869 behauptet hatte, wohl zuzugeben, aber nur für den Bereich des Mesoderm bildenden Randes; hingegen läßt sich im Bereich der künftigen Embryonalanlage, im sogenannten Achsenstreif, also gerade in dem Bezirk, auf den es vor Allem ankommt, nachweisen, wenn man das richtige Stadium trifft, daß sich hier das primäre Entoderm durch Abspaltung bildet. Man findet auf Sagittalschnitten seitlich zwar zwei am Rande zusammenhängende Zellschichten — Ectoderm und Mesoderm, im Bereich des Achsenstranges aber eine solide Zellenmasse, die zuerst nur in der central gelegenen Partie auf eine kurze Strecke hin eine Scheidung in zwei Blätter erkennen läßt; diese Scheidung schreitet vom Centrum gegen die Peripherie hin vor; Chorda und secundäres Entoderm bilden sich demnach durch Abspaltung. Die Bildung des Mesoderms ist aber von der bei Selachiern nicht wesentlich verschieden; es wird nur bei dem Mangel einer zusammenhängenden Entodermschicht die Function derselben gewissermaßen auf den Keimscheibenrand übertragen. Es findet sich somit auch bei Teleosteen kein Einstülpungsvorgang, der als Gastrulation gedeutet werden könnte; mit den Selachiern stimmt das Verhalten der Teleosteer in so fern überein, als die Chorda aus der unteren Schicht der Keimscheibe entsteht und auch die Entstehung des Mesoderms sich in diesem Sinne deuten läßt; ich betone diese Thatsache wegen des abweichenden Verhaltens der Sauropsiden, auf die ich nunmehr zu sprechen komme.

Eigene, gerade auf meinen Zweck gerichtete Untersuchungen stehen mir hier nicht zur Verfügung und ich muß mich daher mehr an das Allgemeine halten. Die Hauptzüge der Entwicklung, auf die es hier ankommt, sind die Bildung zweier Zellschichten als Ab-

---

ganoiden sich an die Teleosteer anschließen, obwohl hier noch ein Dottergang vorhanden sein soll. Hier werden wohl erst erneute Untersuchungen das Material zur Beurtheilung der muthmaßlichen Übergänge bringen.

<sup>1</sup> Vgl. GOETTE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Der Keim des Forelleneies. in: Arch. mikr. Anat. V. 9. 1873.

schluß der Furchung<sup>1</sup>, von denen die untere das Entoderm des Darmes und des Dottersackes liefert, während aus der oberen, sei es durch Wucherung (Vögel) oder durch Einstülpung (Reptilien) Chorda und Mesoderm entstehen, während der Rest der oberen Zellschicht die Organe des Ectoderms bildet. Dies ist der tatsächliche Boden, auf dem zahlreiche widersprechende Hypothesen entstanden; am einfachsten liegen die Dinge für diejenigen Embryologen, welche die »niedereren« Wirbelthiere von den »höheren« Wirbeltieren durch eine große Kluft getrennt halten; sie erklären die obere Zellschicht für Ectoderm, die untere für Entoderm, und Chorda und Mesoderm entstehen demnach aus dem Ectoderm; daß dieselben bei den »niedereren« Wirbeltieren aus dem Entoderm entstehen, kann nicht verwundern, da dieselben anderen Bildungsgesetzen folgen. Dieser Standpunkt ist natürlich nicht für Jedermann annehmbar, und so entstand die Deutung, daß in dem zweischichtigen Keim eine Differenzierung der Keimblätter noch nicht stattgefunden hat, dieselbe erst durch die Gastrulation erfolgt, als welche die Einstülpung bez. Einwucherung anzusehen sei; dann blieb freilich das ganze Darmentoderm bei dieser Deutung aus dem Spiele, und man hätte consequenter Weise den Darm der Sauropsiden als eine Neubildung ansehen müssen; daher wurde von DUVAL u. A. nur die Bildung des Darmentoderms als Gastrulation gedeutet und behauptet, dieselbe gehe durch Einfaltung vor sich; dann suchte man beide Hypothesen zu vereinigen und sprach von der Gastrulation »in zwei Phasen«. Urmund war bald der Primitivstreif, bald der Keimscheibenrand, bald beide zusammen; schließlich entstand auch noch der Streit darüber, ob es der »Zweck« der Gastrulation sei, das Entoderm oder das Mesoderm zu liefern etc. Hier kann, wie ich glaube, der Vergleich mit den Verhältnissen der Amphibien Aufklärung bringen; die obere Schicht des zweischichtigen Vogel- und Reptilienkeimes liefert offenbar dieselben Organe wie die animalen Zellen des Frosches, und die Scheidung der beiden Schichten entspricht der Scheidung der animalen und vegetativen Zellen, nicht aber der von Ectoderm und Entoderm, wenn die Scheidung auch erst bei einer viel größeren Zahl von Zellen stattfindet. Demnach ist wohl einzuräumen, daß die Einstülpung oder Einwucherung der oberen Zellschicht aus der zur Bildung der dorsalen Urdarmwand führenden Einstülpung der Amphibien entspricht, daß somit wenigstens ein Theil des palingenetischen Gastrulationsprocesses hier erhalten ist.

<sup>1</sup> Vgl. H. KIONKA, Die Furchung des Hühnereies. in: Anat. Hefte. V. 3. 1893.

Ihn aber deßhalb als Gastrulation ohne jede Einschränkung zu bezeichnen, halte ich doch für verfehlt, da es sich eben nur um einen Theil der Gastrulationsvorgänge handelt, die überdies besonders bei Vögeln cänogenetisch stark verändert sind. Dieser Übelstand zeigt sich sehr deutlich gerade dort, wo der Gastrulationsproceß scheinbar am besten erhalten ist, z. B. bei der Schildkröte<sup>1</sup>; hier bildet sich ein wirkliches Säckchen, dessen ventrale Wand später gegen den Dotter zu durchbricht und schwindet; diese ventrale Wand hat aber mit der ventralen Urdarmwand nicht das geringste zu thun und ist eine rein cänogenetische Bildung, wie ein Vergleich mit der ventralen Urdarmwand des Amphioxus leicht ergibt. Man kann mir nun zwar Inconsequenz vorwerfen, der ich doch bei Amphibien noch von Gastrulation sprach, wo die Gastrula auch bereits cänogenetisch verändert ist. Scharfe Grenzen im Reiche des organischen Geschehens aufzustellen ist überhaupt nicht möglich; und es wäre gegen die Bezeichnung Gastrulation auch bei Reptilien und Vögeln nichts einzuwenden, wenn man sich immer dessen bewußt wäre, wie weit der Antheil derselben geht; die Gefahr liegt aber allzu nahe, zu meinen, man hätte mit dem Worte allein schon etwas erklärt, wodurch dann die Aufmerksamkeit von dem wichtigen Problem der Scheidung cänogenetischer und palingenetischer Processe abgelenkt wird.

Das Verhalten der Säugethiere bedarf nur einer kurzen Besprechung; hier findet entsprechend der totalen Furchung sehr früh eine Scheidung statt, die der Scheidung in animale und vegetative Zellen bei Amphibien entspricht; nun umwachsen entweder die animalen Zellen die vegetativen oder umgekehrt (invertierte Keimblattbildung)<sup>2</sup>. Auf jeden Fall liefern die animalen Zellen Chorda

<sup>1</sup> Vgl. bezüglich der Litteratur das Referat von WILL in: Zool. Centralbl. V. 1. 1894.

<sup>2</sup> Nach eigenen Untersuchungen an Meerschweinchen habe ich bezüglich der Erklärung, die SELENKA für die Umkehrung der Keimblätter giebt (Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. H. 3. 1884), einige Bedenken. So konnte ich mich von der Existenz einer Deckschicht nicht überzeugen; wenn ferner, wie aus der Darstellung Graf SPEE's hervorgeht (F. Graf SPEE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der früheren Stadien des Meerschweinchens bis zur Vollendung der Keimblase. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1883), die Anheftung der Keimblase an dem dem Keimhügel entgegengesetzten Pol erfolgt (vgl. Fig. 6) so kann das nach SELENKA die Blätterumkehr bewirkende Moment hier unmöglich in Thätigkeit treten. Bereits fixierte Embryonen vom 7. Tage schließen sich nach meinen Beobachtungen an den Embryo von 6 Tagen und einer Stunde Graf SPEE's sehr gut an; man muß nach denselben annehmen, daß die Keimblasenwand am SPEE'schen Embryo aus Entoderm (bez. im Sinne meiner Ausführungen im Text vegetative Zellen, die ja bereits dem Entoderm zugerechnet werden können) be-

und Mesoderm, wobei sich aber von palingenetischen Geschehen oft gar keine Andeutung findet.

Es erübrigt nur noch, die Sauropsidenentwicklung mit der der Selachier und Teleosteer zu vergleichen; sie stimmt zunächst darin überein, daß sich nach beendigter Furchung durch einfache Abspaltung zwei Zellschichten bilden. Während aber bei Selachiern und Teleosteern die untere Schicht bereits dem Entoderm entspricht und somit die Bildung der primären Keimblätter vollzogen ist, ist dies bei den Sauropsiden, wie wir gesehen haben, nicht der Fall. Diese Zellschichten bei Selachiern und Teleosteern einerseits, bei den Sauropsiden andererseits sind einander nicht homolog; man kann hingegen erstere zurückführen auf eine Scheidung von vegetativen und animalen Zellen, wie sie bei Ascidien und vielleicht beim Amphioxus stattfindet, letztere auf die bei Amphibien. Damit will ich aber durchaus nicht behaupten, daß etwa von den gemeinsamen Vorfahren des Amphioxus und der Ascidien sich eine Reihe entwickelt habe, in der die animalen Zellen ihren rein ectodermalen Charakter bewahrt hätten und die in den Selachiern und Teleosteern ihren Endpunkt erreicht, während bei einer anderen Reihe sich gewisse morphologische Functionen von den vegetativen auf die animalen Zellen verschoben hätten; letztere Reihe würde zu Amphibien, Sauropsiden und Säugethieren führen. Für die letztere Reihe könnte es wohl annähernd stimmen; für die erstere muß ich aber vollkommen die Möglichkeit offen lassen, daß in der betreffenden phylogenetischen Reihe eine Verschiebung im Sinne der zweiten Reihe stattgefunden hat, in Folge besonderer Verhältnisse aber wieder rückgängig wurde. Welcher Art dieselben sein mögen, lasse ich zunächst dahingestellt; daß z. B. die Reduction des Dotters hierfür nicht genügt, zeigen am besten die Säugethiere; es könnte aber sein, daß gerade die große Menge des Dotters diesen Effect hervorbringt, indem in einem bestimmten phylogenetischen Stadium sich das Bildungsplasma ganz vom Dotter zurückzieht und so der Keim dem Dotter gegenüber in eine mehr unabhängige Stellung gelangt; gerade Selachier und Teleosteer bilden in Bezug auf das Verhalten des Keims gegen den Dotter einen sehr bemerkenswerthen Gegensatz zu den Sauropsiden. Daß übrigens in dem einen Falle diese, in dem anderen andere Verhältnisse sich herausbilden, bietet nichts Auffallendes, da bei Selachiern, Teleosteern und Sauropsiden die

steht und nicht aus Zellen der Deckschicht. Die Blätterumkehr wäre demnach beim Meerschweinchen dadurch bedingt, daß die vegetativen Zellen um die animalen herum wachsen und die Keimblase bilden, während z. B. beim Kaninchen das Umgekehrte der Fall ist.

partielle Furchung in gesonderten phylogenetischen Reihen erworben wurde.

Um meinen Standpunkt schließlich kurz zusammenzufassen, betone ich, daß die Schichtenbildung im Keim meroblastischer Wirbelthiereier und die Sonderung in animale und vegetative Zellen während der Furchung holoblastischer Eier principiell ganz übereinstimmende Vorgänge sind. Da wir aber bei letzteren gesehen haben, daß dasselbe Organ in dem einen Falle aus den animalen, in dem anderen aus den vegetativen Zellen entsteht, desgleichen bei meroblastischen Eiern bald aus der unteren, bald aus der oberen Zellenschicht, so können diese Prozesse für die Beurtheilung der Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere nicht maßgebend sein. Zu diesem Zwecke müssen wir vielmehr auf die Gastrula des Amphioxus zurückgehen; der Urdarm derselben und die daraus entstehenden Organe sind als Entoderm anzusehen. In dem Maße, als mit der zunehmenden Dottermenge die Gastrulation durch cänogetische Prozesse verdrängt wird, schließlich in manchen Gruppen ganz verschwindet<sup>1</sup>, wird dieses Criterium natürlich hinfällig, und ich bin nicht im Stande, es durch ein anderes zu ersetzen. Es giebt kein einheitliches Schema, nach dem sich die Keimblätterbildung überall beurtheilen ließe; wäre von der Entwicklung der Wirbelthiere nur die der Sauropsiden bekannt, so wäre gewiß Niemand auf den Einfall gekommen, die Entstehung von Chorda und Mesoderm aus dem Entoderm zu behaupten. Das Schema muß eben dadurch ersetzt werden, daß wir in die Continuität der Veränderungen, welche die Entwicklung im Verlaufe der Stammesgeschichte erfahren hat, einen Einblick gewinnen und dieselben auf die sie bewirkenden Factoren zurückzuführen suchen. Der wichtigste dieser Factoren ist der Dotter; nachdem ich Ihnen hier eine Skizze entworfen habe über die Veränderungen, die er in der Keimblätterbildung der Wirbelthiere hervorgebracht hat, betrachte ich es als meine nächste Aufgabe, die allmählichen Umwandlungen der Entwicklung an der Hand der Thatsachen zu erforschen.

---

<sup>1</sup> Ein Grund, warum man glaubte, daß bei allen Wirbelthieren Gastrulation vorkommen müsse, war die Existenz des neurenterischen Canals. Die Bedingungen für denselben liegen aber in der röhrenförmigen Anlage des Nervensystems und der besonderen Art des Wachstums in der caudalen Region des Embryos, nicht aber in der Gastrulation, von der er ganz unabhängig ist; wie auch am besten der Umstand beweist, daß er auch dort, wo Gastrulation vorkommt, erst nach dem Gastrulastadium auftritt und es sich dabei nicht mehr um den Urdarm, sondern bereits um den definitiven Darm handelt.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: [Dritte Sitzung 83-142](#)