

Entwicklungsmechanische Studien.

I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermen-
entwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und
Doppelbildungen.

II. Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der
thierischen Formbildung.

Von

Dr. Hans Driesch.

Mit Tafel VII und 2 Figuren im Text.

Einleitung.

Der Name »Entwicklungsmechanische Studien« ist für die mit den vorliegenden zwei Beiträgen begonnene Serie von Untersuchungen vorwiegend desswegen von mir gewählt worden, um die Verwandtschaft meiner Bestrebungen mit denjenigen WILHELM ROUX's hervorzuheben. Bei der Zersplitterung und dem meist zufälligen, ich möchte sagen, unbewussten Charakter, den »entwicklungsmechanische« Arbeiten mit fast alleiniger Ausnahme derjenigen ROUX's zu tragen pflegen, schien mir diese Betonung bewusster Solidarität am Platze. Ich hätte diese Serie auch »Beiträge zur physiologischen Morphologie« nennen können, um auf Berührungspunkte mit kürzlich publicirten Untersuchungen J. LOEB's hinzuweisen.

Dass der Name »Entwicklungsmechanisch« für Alles bisher unter diesem Namen Ausgegebene, und auch für die vorliegenden Beiträge cum grano salis zu verstehen ist, weiß ich wohl. Es sind die so zusammengefassten Erzeugnisse ja scheinbar ganz heterogene Dinge¹ und auch die einzelnen Nummern der hier begonnenen Serie werden unter einander direkt in sehr losem oder auch in keinem Zusammenhange stehen. Sie haben aber alle das Gemeinsame des Hinarbeitens auf eine exakte Auffassung der Morphologie; mag dieses

¹ Vergleiche die vorzüglichen Zusammenstellungen hierher gehöriger Arbeiten, die ROUX in den letzten Jahrgängen des Anatomischen Jahresberichtes brachte.

einst erhoffte Resultat sich auch derart gestalten, dass es über die bis jetzt gekannten physikalischen (mechanischen) Erscheinungen hinausleitet, wir erwarten, es werde sich doch wohl der mechanistischen Auffassung der Erscheinungswelt im Ganzen unterordnen lassen (unmetaphysischer Vitalismus). Desshalb heißt uns das Ziel »Entwicklungsmechanik« und Alles, was auf dasselbe zustrebt, mag ebenfalls diese Zukunftsbezeichnung tragen.

Durch Hinweis auf meine Schrift: »Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie« (4) und auf die dort angeführte Litteratur glaube ich weiterer allgemeiner Ausführungen überhoben zu sein; genannte Schrift mag gleichsam als allgemeine Einleitung für alles Folgende dienen.

I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen.

»Wenn wir die Anlage eines Theiles in einer bestimmten Periode entstehen lassen, so ist dies genauer zu präcisiren: Das Material zur Anlage ist schon in der ebenen Keimscheibe vorhanden, aber morphologisch nicht abgegliedert, und somit als solches nicht ohne Weiteres erkennbar. Auf dem Wege rückläufiger Verfolgung werden wir dahin kommen, auch in der Periode unvollkommener oder mangelnder morphologischer Gliederung den Ort jeder Anlage räumlich zu bestimmen, ja wenn wir konsequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung auch auf das eben befruchtete und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen. Das Princip, wonach die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält und umgekehrt, ein jeder Keimscheibenpunkt in einem späteren Organ sich wieder findet, nenne ich das Princip der organbildenden Keimbezirke.«

Mit diesen Worten hat His (10) das von ihm so benannte Princip dargelegt. An diesen Gedankengang anknüpfend hat dann Roux (18) den Unterschied zwischen Evolution oder der Metamorphose von Mannigfaltigkeit und Epigenesis oder der Neubildung von Mannigfaltigkeit in scharfsinniger Weise diskutiert und die sich darbietende Frage für das Froschei in seiner allbekannten Untersuchung über die »halben Embryonen« (20), von der uns hier nur der erste Theil interessirt, im Sinne der Evolution entschieden.

Eine nicht sehr allgemein bekannt gewordene Arbeit von CHABRY (3) ist die einzige weitere mir bekannt gewordene Untersuchung dieser Art. CHABRY hat mit einem zu diesem Zwecke konstruirten, ganz raffinirten Apparat einzelne Furchungszellen getödtet, unter Anderem auch

eine der beiden ersten, was uns hier angeht. Trotz mancher werthvollen »entwicklungsmechanischen« Beobachtungen, von denen z. Th. nachher die Rede sein wird, hat CHABRY doch wesentlich die Ermittlung deskriptiv-morphologischer Verhältnisse im Auge, das Experiment ist ihm vor Allem Mittel zu diesem Zweck. So erklärt es sich auch wohl, dass der französische Forscher nirgends auf das fundamentale Ergebnis seiner Versuche besonders hinweist: dass nämlich aus der nicht operirten Furchungszelle sich nicht ein halber, rechter oder linker Embryo, sondern stets ein ganzer von halber Größe entwickelte, dem allerdings gewisse Organe von minderer Bedeutung (Otolith, ein Haftorgan) fehlten.

Seine speciellen Ausführungen und Bilder machen dies sicher: das Resultat ist also demjenigen Roux's im Wesentlichen entgegengesetzt. Ich bemerke hier, dass ich die Arbeit CHABRY's erst nach Abschluss meiner Versuche kennen lernte.

Was letztere angeht, so lag es mir daran, an einem resistenten, leicht zu beschaffenden und gut beobachtbaren Material Roux's Versuche mit veränderter Methode zu wiederholen; alle drei Bedingungen erfüllen in höchstem Maße die Echiniden, die ja schon so vielen Forschungen als Grundlage dienten. Ich experimentirte mit *Echinus microtuberculatus*. Dem k. k. österreichischen Ministerium für Unterricht sowie Herrn Professor Dr. CLAUS sage ich für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes in der Zoologischen Station zu Triest, Herrn Inspektor Dr. GRAEFFE für seine lebenswürdige Förderung meiner Arbeiten daselbst meinen aufrichtigen Dank.

Die Untersuchungen wurden im März und April 1894 ausgeführt. Obwohl mich dieselben auf eine große Zahl weiterer, mit dem Behandelten in engstem Connex stehenden Probleme geführt haben, deren Lösung das zunächst entschiedene einst wesentlich vertiefen wird, lege ich doch schon jetzt meine Ergebnisse den Fachgenossen vor, da sie das, was zunächst Kardinalpunkt ist, den Werth der zwei ersten Furchungszellen, für mein Objekt mit Sicherheit entschieden haben; in so fern sind sie etwas Abgeschlossenes, gleichsam ein erster Haltepunkt.

Material und Methode.

Die erste Woche meines Aufenthaltes in Triest war in so fern verloren, als ich fast ausschließlich unbrauchbares Material erhielt. Sowohl die von den Chiosoten gebrachten als auch die vom Fischer der Station erbeuteten Seeigel zeigten die von O. HERTWIG beschriebenen und von ihm am selben Ort und zu derselben Jahreszeit beobachteten

Erscheinungen der »Überreife«: prall gefüllte Eierstöcke, einen oder zwei gegenüber liegende Hügelchen an fast allen Eiern, Eindringen mehrerer Spermatozoen, »Knospenfurchung« oder wenigstens simultaner Zerfall in vier Zellen bei weitaus den meisten. Mit diesem Material war natürlich gar nichts anzufangen; zum Glück wurde es Ende März besser und blieb so mit verschwindenden Ausnahmen. Ob die HERTWIG'sche Erklärung der »Überreife« richtig ist, wage ich nicht zu entscheiden.

Wie sich vorliegende Arbeit im Inhalte an die erwähnten Versuche von Roux anschließt, so entlehnt sie die Methode den ausgezeichneten Zellenexperimenten der Gebrüder HERTWIG (8). Genannte Forscher haben durch Schütteln von unbefruchteten Eiern Stücke abgesprengt und diese dann mit Erfolg gezüchtet, BOVERI (2) hat sich, wie bekannt, derselben Methode zur Hervorbringung seiner »geschlechtlich erzeugten Organismen ohne mütterliche Eigenschaften« bedient, wenn er auch äußerer Umstände halber von einer ganz exakten Durchführung des Verfahrens Abstand nehmen musste.

Zeigten diese Versuche — die beiläufig bemerkt die His'sche Anschauung zunächst für das unbefruchtete Ei widerlegen¹ — dass das Echinidenei jedenfalls von einer nicht unerheblichen Resistenz ist, dass, worauf es zunächst nur ankam, Zertrümmerung nicht nothwendig den Tod nach sich zieht, so lag es nahe zur Entscheidung der Roux'schen Frage an unseren Thieren ebenfalls die mechanische Methode des Schüttelns zu benutzen, um eventuell das schon freiwillig getrennte, wenn auch von gemeinsamer Hülle umschlossene Ei (die zwei ersten Furchungszellen) völlig zu isoliren.

Ich ging also mit der Absicht nach Triest, durch Schütteln auf dem Zweizellenstadium eine der beiden ersten Furchungszellen der Echiniden getrennt zu erhalten, um zu sehen, was aus ihr — ihre Lebensfähigkeit vorausgesetzt — werden würde.

Bei einer Temperatur von im Mittel etwa 15° C. trat die Zweitheilung der Echinuseier 1½ bis 2 Stunden nach der künstlichen Befruchtung ein. Gutes Material, und nur solches wurde verwendet, bot nur ganz vereinzelt eine simultane Vierteilung dar, nach FOL und HERTWIG die jedesmalige Folge von Bispermie.

Wenn genannte Entdeckung von FOL und HERTWIG richtig ist, und

¹ Wenn ich im Folgenden auf Grund meiner Versuchsergebnisse gewissen speciellen Ansichten von His und Roux entgegengetreten muss, so wird das Allgemeine, was ich in meiner oben citirten Arbeit über die Ansichten dieser Forscher gesagt habe, dadurch natürlich nicht im mindesten berührt. Dies um Missverständnissen vorzubeugen.

daran zu zweifeln liegt kein Grund vor, so ist sie für unseren Zweck in so fern von Bedeutung, als sodann normale Zweitheilung auf das Eindringen nur eines Spermatozoon mit Sicherheit schließen lassen würde. Indem ich also Zweizellenstadien verwandte, habe ich zugleich monosperm befruchtetes Material verwandt; für spätere Betrachtungen wird dies wichtig sein.

Was das Schütteln selbst nun anlangt, so wurde es in Gläschen von 4 cm Länge und ca. 0,6 cm Durchmesser vorgenommen. 50—100 Eier wurden in wenig Wasser gesetzt. Man muss, um Erfolg zu haben, sehr stark schütteln, etwa fünf oder mehr Minuten lang mit aller Kraft; auch dann erhält man günstigsten Falls etwa zehn isolirte Furchungszellen, etwa eben so viel Eier, deren Membran zwar noch intakt, deren beide Zellen aber innerhalb der Membran mehr oder weniger weit von einander getrennt sind.

Nimmt man das Schütteln vor, sobald die Zweitheilung eben vollendet scheint, so wird diese wiederum so zu sagen rückgängig gemacht, die Furche verschwindet und man hat einen wurstförmigen Körper, dessen beide Kerne wiederum Verbindungen zeigen. Alles Cytologische habe ich dieses Mal absichtlich außer Acht gelassen, diese Verhältnisse lohnten aber wohl der Untersuchung; ich erinnere an ähnliche Befunde der Gebrüder HERTWIG bei Einwirkung von Giften.

An solchen wieder zusammengefloßenen Eiern tritt übrigens die Furche nach kurzer Zeit wieder auf; sie entwickeln sich normal.

Schüttelt man umgekehrt zu spät, so tritt häufig die Viertheilung verfrüht, während des Schüttelns, ein; es gilt also den richtigen Moment abzapfen. Bezüglich der Resistenz herrscht große individuelle Schwankung. Die Eier mancher Weibchen zerfallen nach dem ersten starken Schütteln, andere verlangen drei- ja fünfmalige Behandlung.

Besser sind die ersteren; dies führt uns auf die durch das Schütteln hervorgerufene Schädigung. Etwa die Hälfte der Furchungszellen sind eben nicht nur isolirt, sondern auch todt, immerhin habe ich etwa 50 entwicklungsfähige erhalten. Es wird dies noch günstig erscheinen, wenn man die Stärke der mechanischen Einwirkung bedenkt, sowie ferner in Betracht zieht, dass isolirte Furchungszellen natürlich mindestens auf einer Seite mit dem Wasser direkt in Berührung sind, eine ganz anormale Bedingung. Die Isolirung ist ja durch Platzen der Membran erst möglich geworden.

Über die Behandlung der isolirten Zellen noch Folgendes. Den Inhalt des Schüttelglases muss man möglichst schnell in frisches Seewasser gießen, da sich das Wasser natürlich stark erwärmt und verdunstet. Mit Hilfe einer Lupe und einer feinen Pipette wurden dann

aus dem geschüttelten Material isolirte Zellen oder stark gezerzte Zweistadien herausgenommen und zu je zwei bis drei in die bekannten quadratischen Glassalzfläschchen gethan; darauf ein Deckel und an ihm ein hängender Süßwassertropfen, um zu starker Konzentration durch Verdunstung vorzubeugen. Nachdem eingerichtet, wurde jeder Behälter sorgfältigst mit Lupe und Mikroskop durchsucht, um zu sehen, ob nicht etwa die Pipette auch noch andere Stücke als die gewünschten hineingebracht; dann erhielt jedes Gläschen sein Protokoll.

Während der Furchung wurden die Präparate so oft als möglich mikroskopisch betrachtet, während der späteren Entwicklung meist Morgens und Abends je einmal.

Es stand zu erwarten, dass das kleine Quantum Wasser, sowie die durch den Zerfall der während des Versuchs absterbenden Stücke herbeigebrachten Bakterien, deren es namentlich am Schluss meines Aufenthalts nicht wenige gab, nicht gerade besonders förderlich wirken würden. Immerhin habe ich mehr Glück gehabt als ich dachte; die gleichzeitig ausgeführten Lichtversuche (Theil II), bei denen ich Tausende von Larven aller Stadien zu Gesicht bekam, zeigten mir ferner, dass etwaige Abnormitäten (namentlich Verzögerungen) nicht auf Rechnung des Schüttelns, sondern wohl auf Rechnung der geringen Wassermenge etc. zu setzen seien.

Jedenfalls bietet meine Methode Gewähr dafür, dass man auch wirklich Tag für Tag dieselben Stücke untersucht, BOVERI ist dies bei seinen so wichtigen Versuchen leider nicht gelungen.

Doch hiermit habe ich einige meiner Resultate schon vorweggenommen. Ich wende mich nunmehr zur systematischen Darstellung meiner Ergebnisse und beginne mit der

Furchung.

Ein Paar Worte über das normale Verhalten, wie es durch die vortrefflichen Untersuchungen SELENKA's (21) bekannt geworden ist.

Auf zwei meridionale Furchen folgt eine äquatoriale, der Keim besteht nun aus acht Zellen gleicher Größe. Vier derselben schnüren dann nach einem Pol zu vier kleinere Zellen ab, während dessen zerfallen die anderen annähernd meridional (Fig. 1), der Keim besteht aus 16 Zellen und zeigt eine ausgesprochene Polarität, den einen Pol nehmen eben die vier kleinen leicht kenntlichen Zellen ein. Weitere Theilungen führen zu Stadien mit 28, 32, 60, 108 Zellen (SELENKA), vier kleine Zellen, von denen des 16-Stadiums abgeschnürt, markiren noch lange den animalen Pol deutlich. An der Blastula habe ich keine Unterschiede der Zellen mit Sicherheit zu konstatiren vermocht. Auf einem

späten Entwicklungsstadium, ehe die epitheliale Abplattung (durch engen Anschluss der Zellen) zur eigentlichen Blastula geführt hat, besteht also der Echinidenkeim, namentlich in der Hälfte des kleinzelligen Poles, aus konzentrischen Zellringen.

Wie furchen sich nun, ihre Lebensfähigkeit vorausgesetzt, durch Schütteln isolirte Furchungszellen des ersten Theilstadiums?

Ich schildere zunächst das in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle beobachtete Verhalten. Eine völlige, kugelige Abrundung der isolirten Zelle, wie CHABRY sie für Ascidien nach Anstechen der anderen Hälfte angibt, habe ich nie beobachtet. Wohl rundet sich die normalerweise ebene Fläche derselben ab, aber ihr Krümmungsradius bleibt stets erheblich größer als der der ursprünglich freien Halbkugelfläche. Die Zelle zerfällt nun in zwei und dann, senkrecht dazu, in vier Theile (Fig. 2). Normale Kontrollexemplare gleicher Befruchtung zeigen zu dieser Zeit die genannten acht gleichen Zellen, jede von gleicher Größe wie die vier unseres Objektes.

CHABRY giebt an, dass bei der Viertheilung seiner Furchungszelle die vier Theile an einander vorbeigleiten, bis das Ganze die Form seiner Fig. 125 hat, also eine Kugel bildet. Dieses Verhalten, welches beim normalen Vierstadium der Ascidien, ferner z. B. nach O. HERTWIG bei *Sagitta* und sonst häufig vorkommt, wie ein Blick in die ontogenetische Litteratur (d. h. auf die Figuren, erwähnt wird es meist nicht) zeigt, fehlt der Viertheilung der Echinidenfurchungszelle, wie auch dem normalen Vierstadium dieser Thiere.

Dagegen ergiebt genaues Zusehen leicht die Existenz eines kleinen, die Achse des Ganzen durchziehenden, auch von SELENKA gezeichneten Kanals, der es verhindert, dass vier Flächen in einer Kante zusammenreffen. — Das so oft schematisch gezeichnete Vierzellenstadium mit zwei sich in zwei Punkten schneidenden Meridianen kann man wohl getrost aus der Reihe des Existirenden streichen; vgl. hierzu die genauen Furchungsstudien von CHABRY und RAUBER (17). Das Princip der kleinsten Flächen, dessen nothwendiger Ausdruck (PLATEAU, LAMARLE) es ist, dass stets drei Flächen in einer Kante, vier Kanten in einem Punkt zusammenstoßen, scheint gerade in der Ontogenie der Thiere besonders deutlich zu Tage zu treten, wie ich schon anderen Orts betonte (4). Auch CHABRY weist auf die Ähnlichkeit der äußeren Furchungserscheinungen mit Seifenschaumgeweben hin. Hier wirkt ja eben in der Oberflächenspannung genanntes Princip. Ob diese oder was sonst zur Erklärung genannter Erscheinungen der Furchung heranzuziehen ist, darüber will ich mich hier nicht verbreiten, zumal ich bald Gelegen-

heit haben werde, an anderem Ort auf diese etwas heikle Frage näher einzugehen.

Bei den Echiniden findet also normalerweise ein »Gleiten« der Zellen weder auf dem Vierzellenstadium noch auf dem Halbachtstadium, dem Vierstadium meiner Furchungszellen, statt.

Das ist wichtig, in so fern es die Deutung des Folgenden wesentlich erleichtert.

Etwa $5\frac{1}{2}$ Stunde nach Vornahme der Befruchtung sind die unversehrten Keime in der oben beschriebenen Weise in 16, die isolirten Furchungszellen aber in acht Theile zerfallen.

Hier beginnt das eigentliche Interesse des Versuchs, indem nämlich im Sinne absoluter Selbstdifferenzirung letzterwähnte Theilung eine typische Hälfte des 16-Stadiums, wie es oben (Fig. 1) dargestellt ist, in Erscheinung treten lässt (Fig. 3 und 4); eine richtige Hälfte der SELENKA'schen Abbildung.

Ich schildere nun den Verlauf des normalen Verhaltens meiner Furchungszellen gleich weiter, auf Abweichungen ($\frac{1}{4}$ der Fälle) komme ich nachher zu sprechen.

Genau verfolgt habe ich noch die Bildung eines Halbkeimes von 16 Zellen, also eines typischen Halb-32-Stadiums; jeder der normalen konzentrischen Zellenringe ist vorhanden, aber jeder besteht aus der halben Zellenanzahl. Das Ganze besitzt jetzt schon das Aussehen einer offenen Halbkugel mit polar-differenzirter Öffnung.

Weiter die einzelnen Theilungen zu verfolgen, war mir bei der Unzulässigkeit stärkerer Vergrößerungen als ZEISS Apochr. 16 mm Oc. 12 (ich wollte es nicht riskiren, die doch nicht eben im Übermaß zu erhaltenden Versuchsobjekte herauszupipettiren) nicht möglich, ist auch für den zunächst wesentlichen Zweck ohne Bedeutung.

An der Mehrzahl der hier als normal geschilderten Fälle bot der Halbkeim am Abend des Befruchtungstages das Bild einer vielzelligen typischen offenen Halbkugel dar, wenn auch oft schon die Mündung etwas verengt erschien (Fig. 5). Als besonders charakteristisch erwähne ich hier einen Fall, der mir das ROUX-CHABRY'sche Experiment in die Hände spielte: beim Schütteln war zwar nicht eine Furchungszelle isolirt, dafür aber eine getödtet. Die lebende nun, die sich in der typischen beschriebenen Weise zu einer Halbbildung entwickelt hatte, saß am Nachmittag als richtige Halbkugel der todtten Hälfte an (Fig. 6), Abends waren ihre Ränder deutlich nach einwärts gebogen.

Die Furchung isolirter Furchungszellen des Zweizellenstadiums von *Echinus microtuberculatus* ist also

eine Halbbildung, wie sie von Roux für operirte Froscheier beschrieben worden ist.

Wie erwähnt, ist dies das bei Weitem häufigste Verhalten. Bei der Schädigung, die naturgemäß der starke mechanische Insult des Schüttelns den Objekten zufügt, wird man nicht verwundert sein, nun auch Modifikationen dieses Verhaltens anzutreffen. Ein paar Worte über diese:

In einigen Fällen bot der Keim bereits am späten Nachmittag, etwa aus 32 Zellen (halb 64) bestehend, das Bild einer Kugel dar; von Anfang an fand hier die Entwicklung gleichsam gedrungener, wenn auch nach dem typischen Schema, statt. Es wird dies vielleicht durch festeren Anschluss der Zellen an einander bedingt und eine mit dem »Gleiten« CHABRY's verwandte Erscheinung sein. Normalerweise berühren sich eben bis kurz vor der Bildung der Blastula die Furchungszellen des Echinus nur in kleinen Bezirken.

In anderen Fällen — es sind im Ganzen neun beobachtet — war von vorn herein d. h. von der Acht- (halb 16-)theilung an, von dem typischen Schema außer der Zellenzahl wenig zu sehen und namentlich war der Halbkeim von Anfang an kuglig, das Gleiten war hier noch ausgeprägter. Hervorheben will ich den Fall, wo die acht (halb 16) Zellen an Größe nahezu gleich waren: sollte hier der Werth der ersten Furchungsebene ein anderer gewesen sein, und ich durch das Schütteln nicht Rechts und Links, um mich kurz so auszudrücken, sondern animalen und vegetativen Pol getrennt haben? Nach Analogie mit den Untersuchungen RAUBER's, HALLEZ's (7) u. A. ist das nicht unwahrscheinlich.

Doch begnüge ich mich bezüglich der atypischen Halbentwicklung mit diesen wenigen Worten, zumal ich in Bälde die Variationen der Echinidenfurchung überhaupt eingehend zu studiren beabsichtige.

Mit Spannung erwartete ich, als mir zum ersten Mal die Beobachtung des eben Geschilderten geglückt war, was für ein Bild sich mir am nächsten Tage in meinen Gefäßchen darbieten würde. Ich muss gestehen, die Vorstellung einer frei schwimmenden Halbkugel oder gar einer Halbgastrula mit der Länge nach offenem Darm kam mir etwas absonderlich vor; ich dachte die Gebilde würden wohl absterben. Anstatt dessen aber fand ich in den betreffenden Gefäßen am nächsten Morgen typische, munter schwimmende Blastulae von halber Größe.

Die Blastula¹.

Ich habe bereits geschildert, wie sich gegen Abend des Befruchtungstages die (noch nicht epitheliale) Halbkugel an ihrer Mündung

¹ Das bisher Geschilderte stimmt völlig mit den Resultaten überein, die

etwas verengte; ich habe gleichzeitig betont, dass mir ein Verfolgen der einzelnen Zellen, also auch derjenigen Stelle der Öffnung, welche dem animalen Halbpole entsprechen würde, nicht möglich war. Ich habe zwar bisweilen zwei kleinere Zellen irgendwo am Rande gesehen, lege aber kein Gewicht darauf. Die Frage nach der speciellen Art und Weise des Schlusses der Blastula muss also zunächst offen bleiben. Mit ein paar Worten aber sei es mir gestattet, auf ihre Bedeutung hinzuweisen.

Denken wir uns eine polar differenzierte, aus bestimmten Elementen bestehende offene Halbkugel, d. h. eine solche, deren Elementaranordnung nur durch eine senkrecht zur Öffnungsfläche gelegte Ebene symmetrisch geteilt werden kann, so ist klar, dass ein Schluss dieses Gebildes zu einer vollen Kugel — Verschiebbarkeit der Elemente unter einander und irgend einen Druck als wirkendes Agens vorausgesetzt — auf zwei principiell verschiedene Weisen geschehen kann; es können, kurz gesagt, der Äquator und die Pole erhalten bleiben oder nicht. Im ersten Fall (vgl. den Holzschnitt) kommt Element *A* auf *A*, der nächst *B* befindliche kleine Halbkreis schließt sich zu einem vollen kleinen Kreis etc., im anderen Fall dagegen kommt *B* auf *C*, keiner der ursprünglichen konzentrischen Kreise der Elemente bleibt erhalten. Man wird die Wichtigkeit der Frage sofort überschauen, wenn man an die Verschiedenheit denkt, welche die betreffenden konzentrischen Kreise (bei den Versuchszellen zunächst Halbkreise) wenigstens im ersten Verlauf der Furchung bei den Echiniden darbieten. Neben allgemeinen Gründen spricht der merkwürdige Zwilling, der weiter unten zur Beschreibung gelangen wird, für das Erhaltenbleiben der Koncentricität.

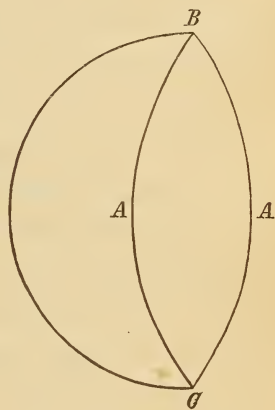


Fig. 1.

FIEDLER unabhängig von mir zu gleicher Zeit in Neapel erhielt. Er beobachtete stets die Halfurchung und erhielt zweimal richtige Halbkugeln mit verengter Öffnung. Woran es gelegen haben mag, dass ihm die Aufzucht seiner Objekte nie weiter geglückt ist, vermag ich nicht zu sagen (Mangel des hängenden Tropfens?). Die von ihm selbst als sehr problematisch bezeichnete, angeblich zweimal beobachtete Halbgastrula ist nach meinen unzweideutigen entgegengesetzten Befunden wohl mit Sicherheit als Täuschung zu betrachten, wie Herr Dr. FIEDLER mir auch selbst zugab. — K. FIEDLER, Entwicklungsmechanische Studien an Echinodermen-eiern. Festschrift für KÖLLIKER und NÄGELI. Zürich 1894.

Nun noch gleich eine andere allgemeine Frage, deren Lösung ich demnächst in Angriff zu nehmen gedenke: wie weit geht die Omnipotenz der Furchungszellen, d. h. die Furchungszelle welches Stadiums vermag noch einen ganzen, kleineren Organismus — ich will diese Gebilde in Zukunft Theilbildungen nennen im Gegensatz zu den Halbbildungen Roux's — zu erzeugen? Der polare Verlauf der Furchung nebst der angeführten Hypothese über den Schluss der Blastula legen es uns nahe, zu vermuthen, es müßten vielleicht Elemente aller concentrischen Ringe zum mindesten vorhanden sein; das würde aber heißen, das Vierzellenstadium sei das letzte, auf dem die Zellen, isolirt, Theilbildungen erzeugen könnten, denn die äquatoriale (dritte) Furche scheidet das Material in das der nord- und der südpolaren Ringe, wenn ich so sagen soll. Wie gesagt, ist dies zunächst nur eine Frage; die Omnipotenz der Zellen des Vierstadiums ist mir wegen der später kurz zu erwähnenden ($\frac{3}{4} + \frac{1}{4}$)-Blastulae wahrscheinlich. — Sollte sich andererseits die oben geäußerte Vermuthung von der verschiedenen Werthigkeit der ersten Furche bewahrheiten, so fiel damit natürlich die zuletzt ventilirte Hypothese, dass Material aller Ringe zur Theilbildung nöthig sei, hin.

Doch verlassen wir die Vermuthungen und wenden wir uns wieder den Thatsachen zu.

30mal ist es mir gelungen, kleine freischwimmende Blastulae aus der oben beschriebenen Furchung isolirter Furchungszellen hervorgehen zu sehen; die übrigen ca. 20 Versuchsobjekte starben im Verlauf der Furchung oder wurden der Besichtigung mit stärkeren Vergrößerungen geopfert. Fast alle waren auf diesem Stadium noch glashell und durchaus wie normale gestaltet, nur eben von halber Größe. In der Größe der Zellen konnte ich (nach Taxirung) keinen Unterschied von denen normaler Blastulae entdecken, es beträgt also wohl die Anzahl der Zellen die Hälfte der normalen, wie es ja die Furchung vermuthen lässt.

Im Verlauf des zweiten Tages tritt an den Theilblastulae wie an normalen die auch von SELENKA beschriebene vorübergehende Verdickung des voranschwimmenden Endes, das wir jetzt animalen Pol nennen wollen (ohne, wie gesagt, über seine Herkunft ganz im Klaren zu sein), auf. Am Ende desselben Tages pflegt sie verschwunden zu sein, an ihrer Stelle ist der vegetative Pol verdickt und es sind bereits zahlreiche Mesenchymelemente in die Furchungshöhle gewandert. Bekanntlich beginnt bei den Echiniden die Mesenchymbildung vor der Gastrulation (SELENKA, KORSCHOLT etc.).

Am Ende des zweiten Tages pflegte das Schicksal der Versuchs-

objekte besiegelt zu sein; die Folgen des starken mechanischen Insultes sowie der geringen Wassermenge zeigten sich. Waren zu dieser Zeit die Keime noch glashell, so konnte man ziemlich sicher darauf rechnen, sie noch gut weiter zu bringen; leider war dies nur bei 45, also der Hälfte, der Fall. Die anderen wurden trübe, die Furchungshöhle füllte sich dicht mit Körnchen unbestimmter Natur (Zerfallsprodukte totdter Zellen?, Degenerationsprodukte aller Zellen?) und die Gebilde lebten zwar noch drei oder vier Tage, kamen aber über die Blastula nicht hinaus. Dass dieses nicht Folge ihrer Theilnatur ist, zeigen erstens analoge Beobachtungen der Gebrüder HERTWIG an Ganzbildungen nach Einwirkung von Giften, und zeigen zweitens meine in gleichen Gefäßen gehaltenen, gleichfalls, aber eben ohne Erfolg geschüttelten Kontrollkeime, von denen auch mindestens die Hälfte im Blastula- oder Gastrulastadium körnig wurde und auf diesem tagelang verharrete bis zum Tod; ferner habe ich gelegentlich der Versuche II diese Erscheinung in jedem Gefäß beobachtet.

Die Gastrula und der Pluteus.

Meist schon am Ende des zweiten Tages begann bei den gesunden Exemplaren am vegetativen Pol die Invagination; am Morgen des dritten Tages schwammen muntere kleine Gastrulae in den Gefäßen herum; wie schon erwähnt, glückte mir die Beobachtung derselben 45mal.

Einer der nächsten Tage zeigt die Versuchsobjekte, wie unter gleichen Bedingungen gehaltene Kontrollthiere in bilateraler Form: der Urdarm hat sich umgebogen und einer Stelle des Ektoderms genähert, gleichzeitig beginnt eine Seite der Umgebung des Blastoporus sich in die Länge zu ziehen. Es führt dieser Process zu einer Form, die einem dreiseitigen Prisma vergleichbar ist; rechte und linke Seite des Thieres wären die Basen des Prismas, die Dorsalgegend, sowie das künftige Mund- und Afterfeld seine drei Seitenflächen (vgl. jede Hälfte der Fig. 44).

Dieses Stadium der prismatischen Gastrula gelangte, oft schon mit deutlicher Andeutung des Mundfeldes und der späteren Pluteusspitze, im Ganzen neunmal zur Beobachtung.

In dieser Zeit bilden sich ektodermal Mund und After, nachdem vorher die Anfangs einheitliche, dann getrennte Anlage des Cöloms + Wassergefäßes entstanden ist. Konnte auch bei der Kleinheit der fortwährend rasch schwimmenden Larven die Entstehungsweise dieser Gebilde nicht verfolgt werden, so sah ich doch in fünf Fällen ihr Resultat: die typische Dreigliederung des Darmkanals und rechts und

links vom Mitteldarm ein Gebilde, das ich als Cölomsack ansprechen muss.

Drei der Gebilde endlich wurden zu richtigen Plutei, von normalen Formen nur durch die Größe unterschieden.

Es ist also durch diese Versuche dargethan, dass unter Umständen jede der beiden ersten Furchungszellen des *Echinus microtuberculatus* eine normal gebildete der Form nach ganze Larve aus sich hervorgehen lassen kann, eine Theilbildung, keine Halbbildung.

Der Lehre von den organbildenden Keimbezirken widerspricht diese Thatsache in fundamentaler Weise, wie folgende einfache Betrachtung näher zeigt.

Wir denken uns eine normale Blastula der Medianebene¹ des späteren Pluteus nach gespalten: betrachten wir uns nun eine der so erhaltenen Halbkugeln, etwa die linke (siehe

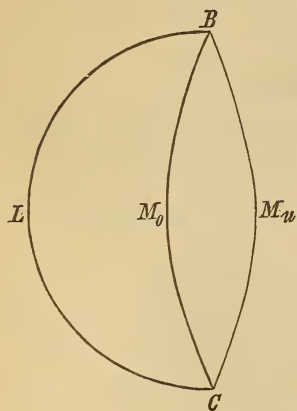


Fig. II.

Holzschnitt). Das Material bei M_o M_u würde normalerweise Substanz der Mediangegegend liefern, das bei L solche der linken Flanke. Was aber, wenn wir uns die Halbkugel, wie oben diskutirt, mit Erhaltung der Pole B C zur Kugel geschlossen denken? M_o kommt dann auf M_u , also vielleicht auf die rechte Flanke des zukünftigen Theilwesens. Oder mag der Schluss der ursprünglichen Mediangegenden auch für das Theilwesen Material der Mediane liefern, so ist das doch nur entweder für oben oder für unten denkbar; wenn für die Oberseite, so würde die Substanz der

unteren Mediangegegend aus einer Gegend herkommen, die sonst die linke Flanke gebildet hätte. Wie man die Sache auch dreht, man kommt über die ganz fundamentale Verschiedenheit der Rolle, welche dasselbe Keimmateriale, je nachdem eine Ganz- oder zwei Theilbildungen aus ihm entstehen — und eben dies kann man künstlich bewirken — zu spielen berufen ist, nicht heraus. Il n'est pas dès lors permis de croire que chaque . . sphère de segmentation doit occuper une place et jouer un rôle, qui lui sont assignés à l'avance (HALLEZ) [7]; wenigstens nicht bei *Echinus*.

Dass dieses Resultat besonders erfreulich wäre, wird man kaum

¹ Diese Betrachtung soll ganz abstrakt sein, thatsächlich kann man an der Blastula über diese Ebene natürlich nichts aussagen.

behaupten: es nimmt sich fast aus wie ein Rückschritt auf einer schon für fundirt gehaltenen Bahn.

Mit den Roux'schen Resultaten verglichen, zeigen meine Ergebnisse also einen Unterschied zwischen dem Verhalten von Seeigel und Frosch. Sollte derselbe doch nicht so principiell sein? Sollten etwa Furchungszellen des Frosches wirklich isolirt und der — bei Roux doch wohl nicht todten — anderen Hälfte beraubt, sich verhalten wie meine Echinidenzellen? Der Zusammenhalt der Furchungszellen, der sich im Princip der kleinsten Flächen äußert, ist ja beim Frosch ein weit engerer als bei meinem Objekt.

Ich habe mich vergeblich bemüht Amphibienfurchungszellen zu isoliren; mögen Geschicktere ihr Heil dabei versuchen¹.

Es wird dem Leser nicht entgangen sein, dass die geschilderten Resultate wenigstens nach einer Seite hin geeignet sind einiges Licht auf die Theorie der

Doppelbildungen

zu werfen; ich bin in der Lage das Mitgetheilte nach dieser Richtung hin noch etwas zu vervollständigen.

Wenn aus einer isolirten Zelle des Zweizellenstadiums eine vollkommene Larve von halber Größe (Theilbildung, im Gegensatz zur Furchung, die eine Halbbildung ist, wie die Froschembryonen Roux's) hervorgeht, so folgt ohne Weiteres, dass aus beiden Zellen dieses Stadiums, wenn sie isolirt und dabei intakt sind, zwei vollkommene Larven, also Zwillinge, hervorgehen.

Die Analogie mit Zwillingsbildungen, wie sie von den Wirbelthieren bekannt sind, wird nun aber noch deutlicher in solchen Fällen, wo die Eihaut zwar durch das Schütteln nicht gesprengt und die Furchungszellen nicht von einander völlig getrennt sind, wo vielmehr die erstere nur stark gedehnt und der sonst im Zweistadium ziemlich enge Kontakt der Furchungszellen gelockert ist.

Ich habe im Ganzen 44 Fälle solcher stark gezerzten Furchungen vor mir gehabt; möge man entscheiden, ob das Mitzutheilende zufälliges Zusammentreffen oder nicht ist. Angesichts der Thatsache, dass ich unter der sehr großen Zahl von Larven, an denen ich den Lichteinfluss studirte, nie eine Theilung wahrnahm, glaube ich Ersteres durchaus abweisen zu müssen.

¹ Auch bei Planorbis gelang Wiederholung meiner Versuche nicht. Schüttelt man einen ganzen Laich stark, so bleiben entweder die zwei Zellen zusammen (und sterben doch bald), oder die Kapsel wird zerdrückt und der zarte Keim sofort zerstört. In Wasser oder Kochsalzlösung entwickeln sich herauspräparirte Keime leider nicht länger als noch etwa 1—2 Stunden.

17mal beobachtete ich am Ende des ersten Tages, dass der Zellhaufen der besprochenen Objekte keine geschlossene Kugel bildete, sondern deutlich in zwei Hälften, bisweilen auch in eine Hälfte und zwei Viertel gesondert war und zwar gab sich dies durch Einsenkungen von der Peripherie her zu erkennen; ich erwartete nun, dass das, was das Experiment hier nur zum Theil geleistet, — die Isolirung der Hälften — vielleicht von der Natur vollendet würde; Folgendes war das Resultat.

In zehn Fällen trat keine Theilung in zwei Individuen ein, am nächsten Morgen fand sich zwar eine etwas eingeschnürte Blastula von seltsamer Gestalt, aber die Einschnürung drang nicht weiter (Fig. 7). Die verzogene Form blieb bei der Gastrulabildung, ja bis zum Pluteus unbeschadet der Lebensfähigkeit erhalten.

Sechsmal jedoch ging die Einschnürung am Morgen des zweiten Tages bereits fast ganz durch (Fig. 8), um Mittag schwammen kleine, sich noch etwas berührende Blastulapaare herum, gegen Abend waren sie getrennt und von Größe und Aussehen der oben besprochenen aus isolirten Zellen gezüchteten Formen. Ich habe einige dieser Theilformen bis zum typischen kleinen Pluteus gebracht.

Es bleibt mir endlich noch ein Fall zu erledigen, der in mehrfacher Hinsicht besonders interessant ist, wesshalb ich das Protokoll über ihn eingehend mittheile.

5. IV. 11^h a. m. Ein stark gezerztes Zweistadium eingesetzt.
6^h p. m. Abgefurcht, aber wohl nicht ganz normal.
Deutung unmöglich.

6. IV. 9^h a. m. Noch ruhende Blastula normalen Aussehens.
2^h p. m. Frei.

7. IV. 9^h a. m. Recht matt.
3^h p. m. In Theilung (Fig. 9).

(NB. Man beachte die lange Zeit — zwei Tage — während welcher die Form Blastula blieb und sich noch keine Spur der Theilung gezeigt hatte.)

8. IV. 9^h a. m. Sehr merkwürdige Form, zu dunkel und zu schnell zur Deutung.
5^h p. m. Sehr lang gestreckt.

9. IV. 9^{1/2}^h a. m. Typische Doppelgastrula (Fig. 10).
5^h p. m. Doppelte Prismengastrula (Fig. 11).

10. IV. 9^h a. m. Doppelter Pluteus. Konservirt. (Fig. 12.)

Dieses Gebilde allein ist also eine echte Doppelbildung mit bleibender Verbindung beider Individuen.

Ich gehe jetzt gleich zu einigen allgemeineren Bemerkungen über

Doppelbildungen über, da sich diese eng an das soeben Geschilderte anlehnen.

Ausgehend von der Lehre des Evolutionscharakters der Ontogenese hat Roux (49) den Satz aufgestellt: Doppelbildungen müssten vor der Vollendung der ersten Furche angelegt sein. Die erste Furche soll im Fall der Doppelbildung einen anderen Werth haben als sonst. Dass sie formell gleich gebildet wird, wies BORN (4) nach.

Nach meinen Resultaten ist diese Ansicht wenigstens für die Echiniden aufzugeben. Um das ganz klar zu stellen, gehen wir von dem letztgeschilderten Fall aus.

Er allein würde natürlich gegen die Prädestination der Doppelbildungen eben so wenig aussagen, wie der bekannte GERLACH'sche Versuch für die Erzeugung von Doppelbildungen bei Hühnern durch Überfirnissen des Eies spricht. Es kommt dazu, dass gerade bei diesem echten Verwachsungszwilling die Theilung erst spät eintrat; die Blastula, wie gesagt, war ganz normal; hier könnte ja thatsächlich von vorn herein die erste Furche eine andere Bedeutung gehabt haben.

Anders liegt aber schon die Sache bei den übrigen Zwillingen, die doch für eine sonst nie, weder von Gebr. HERTWIG noch mir an Tausenden von Larven beobachtete Zufallsbildung etwas zu zahlreich sind. Hier wird es schon höchstwahrscheinlich, dass die durch das Schütteln bewirkte Trennung der Furchungszellen die direkte Veranlassung der Doppelbildung gewesen sei, dass ohne Schütteln eine Ganzbildung resultirt wäre.

Sicher aber wird dies durch die Theilbildungen, welche zeigen, dass eine isolirte Furchungszelle sich, wenn sie überhaupt lebt, stets zu einem Gebilde entwickelte, das sich nur durch seine Größe von normalen unterscheidet.

Die Roux'sche Theorie der Doppelbildungen zusammen mit dem schon oben diskutirten Princip der organbildenden Keimbezirke ist also wenigstens in ihrer Allgemeinheit aufzugeben. Schon oben bemerkte ich, dass dies zunächst für unsere theoretischen Vorstellungen eher einen Rückschritt als einen Fortschritt bezeichnen könnte, wenn nicht sichere Thatsachen immer ein Fortschritt wären.

Ob mechanische Isolirung oder Entfernung der zwei ersten Furchungszellen die einzige Möglichkeit ist, Doppelbildungen zu erzeugen, mag dahin stehen.

Es mögen ja »ungünstige Bedingungen«, um dies vieldeutige Wort zu gebrauchen, dasselbe leisten können. Gebrüder HERTWIG haben allerdings doch wohl nicht unter so ganz »günstigen« Bedingungen ihre Larven gezogen (Gifteinwirkungen etc.) und haben nur »einige Larven

mit doppelter Gastrula-Einstülpung und einige wenige Plutei mit doppelter Spitze aufgefunden«; von ersteren »höchstens ungefähr zehn« auf »Tausende von einfachen Gastrulae«. Das zeigt, dass die »ungünstigen Bedingungen« doch wohl besonderer Natur sein müssen; überlassen wir ihre Ermittlung späteren Forschungen.

Wie ich schon oben sagte, sah ich das abgefurchte gezernte Ei bisweilen in eine Hälfte und zwei Viertel zerfallen. Diese Viertel resultiren doch wohl nicht so direkt von meinem Schütteln, denn ich that dies ja auf dem Zweistadium.

Ich habe ferner dreimal eine wirkliche Theilung der Blastula in ein Dreiviertel- und ein Einviertel-Stück gesehen (Fig. 43) (an wie sonst geschütteltem Material), letzteres sogar einmal zur Gastrula gebracht, erstere ohne Schaden zu etwas verzerrten Plutei. — Als Gegenstück dazu waren einmal drei Viertel eines gezernten Zweistadiums todt, das letzte Viertel ward eine richtige Blastula.

Diese Dinge, auf welche spätere Nummern dieser Studien näher eingehen werden, führe ich hier nur an, um einerseits einen weiteren Ausblick zu geben, der namentlich Botanikern vielleicht interessant ist (Vorhandensein des »Idioplasma« in jeder Zelle etc.), andererseits nochmals darauf hinzuweisen, dass mechanische Trennung vielleicht nicht das einzige Mittel ist, künstlich Mehrfachbildungen zu erzeugen.

Eine Erörterung der zahlreichen zum Verständnis der Wirbelthierdoppelbildungen aufgestellten Hypothesen (DARESTE, RAUBER etc.) kann ich, abgesehen von ihrem problematischen Charakter, um so mehr unterlassen, als RAUBER (46) und vor Kurzem KLAUSSNER (44) eine übersichtliche Darstellung derselben gegeben haben.

Nicht von der Entstehung, sondern von der Betrachtung vollendeter Doppelbildungen ausgehend, fehlt ihnen allen der thatsächliche Boden.

Das Fisch- und das Vögel sind ferner zur Entscheidung dieser Fragen nicht gerade die günstigsten Objekte.

Aber auch, was bei Wirbellosen über Zwillingsbildungen und Verwandtes bekannt ist, ist zur Entscheidung über äußere Veranlassungen derselben sämmtlich unbrauchbar.

Bei *Lumbricus trapezioides* scheint Theilung der Blastula der normale Vorgang zu sein (KLEINENBERG [42]). Über die Ursache der Theilung der in ihrer Furchung so merkwürdigen *Oceania armata* vermag METSCHNIKOFF nichts anzugeben. Dasselbe gilt von der Gastrula-Theilung der *Aurelia aurita*, die HAECKEL beschrieb, und in noch höherem Grade von der Doppelbildung von *Limax* (GEGENBAUR). Der

HAECKEL'sche Fall würde zur ungeschlechtlichen Vermehrung ausgewachsener Organismen durch Theilung allmählich überleiten.

Alle diese Fälle wie überhaupt jede nicht experimentelle Beobachtung entscheiden über die Kardinalfrage, die Prädestination oder Nichtprädestination der Doppelbildungen und damit über den rein evolutiven oder nicht rein evolutiven Charakter der Formbildung gar nichts; die erste Furche könnte hier ja eine andere Bedeutung gehabt haben. —

Es ist ein alter Streit, ob Doppelbildungen durch »Verwachsung« oder durch »Spaltung« entstehen; wie gesagt waren Vögel und Fische zur Entscheidung dieser in der üblichen Fassung übrigens durchaus nicht principiellen, sondern descriptiven Frage ziemlich ungünstig. Die mitgetheilten Beobachtungen anderer Forscher und meine Experimente machen die »Spaltung« d. h. Theilung sicher, und zwar kann ich auf Grund der letzteren hinzufügen: ohne Postgeneration (KLAUSSNER [14]).

Warum sollen aber nicht auch zwei durch Zufall in eine Eihülle eingeschlossene Eier verwachsen können (z. B. bei Schnecken); nach LACAZE-DUTHIERS (Philine) scheint dies vorzukommen; Verwachsung von Blastulen beschreibt ferner METSCHNIKOFF von *Mitrocoma Annae*. Letzteres Vorkommnis dürfte vielleicht einem experimentellen Studium zugänglich sein und damit über das Princip der Zellenprädestination von anderer Seite her entscheiden können.

Dass Theilungs- und Verwachsungsdoppelbildung zwei ganz verschiedene Dinge wären, die Doppelbildungen also dann zweierlei Natur sein könnten, ist natürlich klar.

Es ist bekanntlich von FOL die Hypothese aufgestellt worden, das Eindringen zweier Spermatozoen sei die Veranlassung einer Doppelbildung. Wie schon in anderem Zusammenhange erwähnt, haben die Gebrüder HERTWIG trotz überreichen Untersuchungsmaterials hier keinen — so kann man wohl sagen — Zusammenhang erweisen können.

Sicher ist wohl, dass erwähnte Doppelbefruchtung die Furchung jedenfalls derart modificirt, dass spontane Viertheilung eintritt; eben dies war, wie wir oben sahen, für uns eine Stütze.

Sollte sich nun auch in einigen Fällen etwa unter besonderen unbekannten Umständen ein Zusammenhang zwischen Überfruchtung und Mehrfachbildungen herausstellen, so wären diese nach Fol's Darstellung seiner mehrschläuchigen Gastrulae doch wesentlich anderer Natur als die von mir gezüchteten.

Bei FOL ist es ein Individuum, welches ein Organ mehrfach hat,

die Schläuche ragen alle in eine Höhle. Bei mir sind es zwei bis auf einen Fall völlig getrennte Individuen; jeder Schlauch hat seine eigene Höhle.

Welcher Art die HERTWIG'sche Doppelbildung war, ob zwei verbundene Gastrulae nach Art meiner Doppellarve, oder ob eine Gastrula mit zwei Darmschläuchen, das ist aus ihrer Abhandlung leider nicht zu ersehen¹; ich vermute Letzteres, denn Ersteres, als nicht bekannt, hätten sie wohl eingehender beschrieben.

Welche Kräfte kommen beim Schluss der Blastula ins Spiel? Ist etwa Einiges an diesem Vorgang physikalisch verständlich? Die Zellenmasse nimmt die Kugelform an, also eine Fläche minimae areae. Wie kommt es ferner, dass starke Zerrung des Zweizellenstadiums ohne Zerspaltung schließlich doch zur Trennung in zwei Individuen führt? Alle diese und noch viele andere Fragen drängen sich uns hier auf; es wäre müßig, ohne thatsächliche Anhaltspunkte darüber zu phantasiren.

Zusammenfassung.

Isolirt man eine der beiden ersten Furchungszellen des *Echinus microtuberculatus*, so furcht sie sich als Halbbildung, erzeugt aber ein ganzes Individuum halber Größe, eine Theilbildung.

Damit ist für die untersuchte Species das Princip der organbildenden Keimbezirke widerlegt und zugleich die Möglichkeit künstlicher Erzeugung von Zwillingen bewiesen.

II. Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der thierischen Formbildung.

Die Entwicklungsgeschichte der Metazoen lässt sich ziemlich ungewungen in zwei gesonderte Etappen zerlegen; die erste umfasst die Furchung und die ihr folgende durch Faltungen etc. vermittelte Ausbildung der reinen Form und ermangelt mehr oder weniger der histologischen Differenzirung, die zweite zeigt gerade letzteren Process als Hauptcharakteristikum und ist wohl ferner durch den Beginn des Wachstums unter Wahrung der Ähnlichkeit gekennzeichnet, d. h. die wesentlichen Theile des Körpers sind vorhanden und vergrößern sich unter geringer oder keiner Veränderung ihrer äußeren Gestaltung. Eine scharfe Grenze beider Etappen existirt nicht, beide

¹ Wortlaut: »Larve mit doppelter Gastrulaeinstülpung«.

greifen in einander ein; gleichwohl dürfte ihre Unterscheidung berechtigt sein. Man kann die erste als die Periode der organbildenden Entwicklung¹ oder als die den Typus darstellende Etappe², die zweite als die Periode der funktionellen Entwicklung oder als die Etappe der Differenzirung des Materials bezeichnen.

Für die letzte dieser beiden Etappen ist von einer Reihe von Forschern, namentlich aber von YUNG³ ein Einfluss des Lichtes unzweideutig nachgewiesen worden:

Dunkelheit verzögert das Wachsthum gegenüber weißem Licht um ein Geringes, eben so rothes Licht, grünes Licht hemmt das Wachsthum sehr stark. Blaues, und namentlich violettes Licht beschleunigen es gegenüber dem weißen.

Ich will mich hier nicht bei dem Interesse aufhalten, das diese Wirkungskurve, welche die Abscissenachse schneidet und sich also von der heliotropischen und der Pflanzenassimilationskurve gleichermaßen unterscheidet, darbietet; um so weniger, als ich später auf diese Dinge zurückzukommen gedenke.

YUNG sagt: bereits »bien avant la fin du premier mois« hätten sich Größendifferenzen in seinen Versuchsgläsern gezeigt. Also früher nicht, wenigstens ist ihm nichts aufgefallen; die erste Etappe der Entwicklung ist also vielleicht vom Licht unabhängig.

Ich habe die Beziehung des Lichts zu genannter Entwicklungs-etappe möglichst genau zu ermitteln gesucht, als Objekte dienten *Echinus microtuberculatus* (Triest) sowie *Planorbis carinatus* (?) und *Rana esculenta* (Zürich), also Repräsentanten dreier großen Gruppen.

Die befruchteten Eier eines und desselben *Echinus*-Weibchens wurden zu etwa gleichen Theilen den sämtlichen zur Verwendung gekommenen Lichtsorten ausgesetzt, eben so von *Rana* die Eier eines Laiches. Bei *Planorbis* kann bei der Kleinheit der Laiche ein solcher in nicht mehr als zwei Theile getheilt werden, es wurde daher auf jede denkbare Weise kombinirt: weiß-schwarz, weiß-grün, schwarz-grün, weiß-violett, grün-violett etc. etc.

Abgesehen von weißem Tageslicht und von Dunkelheit (mehrfacher Verschluss des betreffenden Behälters in dicke schwarze Pappe)

¹ ROUX, Litteraturverz. Nr. 19. p. 3.

² DRIESCH, Litteraturverz. Nr. 4. p. 52, 53.

³ YUNG, Archives des sciences phys. et nat. Genève 1879; Arch. de Zool. exp. Tom. VII; Mitth. a. d. Zool. Station Neapel. Bd. II. Propos scientifiques. III. Paris et Genève 1890. Hier weitere Litteratur.

habe ich folgende Flüssigkeiten zur Herstellung der gewünschten Lichtsorten benutzt:

Kaliumbichromat und Kupferoxydammoniak zur Halbierung des Spectrums in einen minder (roth bis gelbgrün) und einen stärker (blaugrün bis violett) brechbaren Theil.

Fuchsin in Alkohol für reines Roth. Concentrirte Nickelnitratlösung für den gesammten grünen Bezirk im weitesten Sinne.

Eine Mischung von Methylenblau und Methylviolett für ziemlich reines, leider sehr dunkles Violett mit etwas Blau.

Letztgenannte drei Gemische theilen das sichtbare Spectrum ungefähr gerade in drei Theile.

Meines Wissens sind besser monochromatische Substanzen nicht bekannt, auch YUNG fand keine solchen.

Die Versuchseier wurden natürlich bei jeder Serie in Gefäße gleicher Größe und Form in ein gleiches Quantum Wasser gethan; meist in mittelgroße, ziemlich flache Glasgefäße, deren Seitenwand mit dicker schwarzer Pappe beklebt ward; darauf wurden, am Rand noch etwas überstehend, die bekannten Kognakflaschen (aus möglichst reinem Glase) gelegt, mit den betreffenden Flüssigkeiten angefüllt. — Das kleine Handspektroskop von ZEISS diente zur Kontrolle letzterer. — Die Gefäße einer Serie wurden stets nahe bei einander an einen hellen aber sonnenfreien Ort gestellt; eine Temperaturdifferenz war demnach wohl ausgeschlossen.

Da die 44 mit sämmtlichen sieben Lichtern an einer jedes Mal großen Zahl von Eiern durchgeführten Serien von Echinus, ferner die drei eben so vollständigen Serien von Rana und endlich die 40 Kombinationsversuche mit Planorbis dasselbe Resultat ergaben, so kann ich mich in der Darstellung kurz fassen.

Weder auf die Furchung noch auf die Processe der Organanlage hat das Licht einen wahrnehmbaren Einfluss; diese Vorgänge gehen in der Dunkelheit, im weißen, grünen, violetten etc. Licht unter sonst gleichen Verhältnissen mit gleicher Geschwindigkeit vor sich.

Ich theile von jedem der drei Versuchsobjekte je eine Serie mit.

Echinus 4. IV. 10 a. m. Eingesetzt.

12 a. m. Alles zweigetheilt.

2¹/₂ p. m. In 8 Zellen.

4 p. m. 46 Zellen.

5³/₄ p. m. Etwa 60 Zellen.

9 p. m. Vollendete Blastula, eingeschlossen und noch nicht rotirend.

2. IV. 9 a. m. Freie Blastulae mit beginnender Mesenchymbildung.
 3¹/₂ p. m. Beginnende Einstülpung.
 5 p. m. c. ¹/₃ Gastrula.
3. IV. 10 a. m. Prismengastrula (s. Theil I), schon mit Andeutung des Mundfeldes.
 5¹/₂ p. m. Pluteusgestalt.
4. IV. 10 a. m. Vollendete Plutei in allen Gefäßen.
 Planorbis (Kombination Grün — Weiß).
11. V. 8¹/₄ a. In Zweitheilung begriffen, eingesetzt.
 10 a. 2 Zellen, geschlossen.
 11³/₄ a. 4 Zellen.
 1³/₄ p. 8 Zellen.
12. V. 9³/₄ a. Etwa Gastrula.
13. V. 7¹/₂ a. Etwa RABL¹ Taf. XXXIII, Fig. 20.
14. V. 8 a. Fig. 22, Schalendrüse deutlich, rotirend.
15. V. 9¹/₂ a. Fig. 24, gemessen und gleich lang befunden.
16. V. 6³/₄ a. Fig. 26.
21. V. Noch ohne Unterschied; gemessen in beiden Gefäßen.

Rana (vollständige Serie).

4. VI. 10 a. Noch ungefurcht, eingesetzt.
 11 a. Alle in 2 Zellen.
 1¹/₂ p. 16 bis 32 Zellen.
 4 p. Alle sehr kleinzellig.
5. VI. 9¹/₂ a. Blastoporus; Dotterpfropf.
 4 p. Medullarwülste, noch ungeschlossen.
6. VI. 9¹/₂ a. Körperform eben ausgebildet, vorn Segmentirung.
7. VI. 8 a. Körper in allen deutlich abgehoben; gleich groß.

Die Übereinstimmung geht noch weiter, doch genügt dies.

Die Echinusfurchung wurde ferner mit gleichem Resultat einige Male mit Heranziehung des ENGELMANN'schen Spektralobjektivs studirt; alles Oberlicht dabei natürlich ausgeschlossen; in jedem Theil des projicirten Spektrums geschah die Furchung mit gleicher Geschwindigkeit.

Die Unabhängigkeit der typenbildenden Etappe der Entwicklung vom Licht gegenüber der Wirkung des letzteren auf die Etappe der

¹ RABL, Morphol. Jahrb. Bd. V.

histologischen Differenzirung (wohl vermittelt Beeinflussung des Stoffwechsels-YUNG) ist ein weiterer Grund dafür, beide aus einander zu halten.

Dass andererseits die ersten Entwicklungsphasen äußeren Einflüssen zugänglich sein können, zeigen erstens die gelegentlichen Äußerungen der Autoren über Temperatureinwirkung — eine Sache, die des exakten Versuchs wohl werth wäre — ferner die Verzögerungen aus unbestimmbaren Gründen, von denen im Theil I die Rede war, die Erfahrungen O. HERTWIG's¹ über Einfluss von Methylenblau und manches Andere².

An HERTWIG's Versuch anschließend habe ich eine Versuchsserie an Echinus mit Fuchsin durchgeführt, über die ich noch ein paar Worte anhangsweise sagen möchte.

Es wurde Fuchsin in Meerwasser gelöst (viel löste sich nicht); eine Portion der Lösung wurde mit gleichem, eine zweite mit etwa drei Theilen reinen Meerwassers vermengt. In diese beiden Flüssigkeiten, sowie in reines Seewasser (als Kontrolle) Eier desselben Weibchens nach künstlicher Befruchtung hineingethan. Wie bekannt, nehmen die Zellen den Farbstoff auf; die Gebilde erscheinen bald viel röther als die Flüssigkeit.

Über den Entwicklungsverlauf Folgendes :

2. IV. 10 a. m. eingesetzt

	Starke Lösung	Schwache Lösung	Kontrolle
4 p. m. 9 ³ / ₄ p. m.	8 Zellen, theils weniger. Sehr verzögert: theils noch 4 oder 8 Zellen; meist ca. 32, einige etwa 60.	46 Zellen. Furchung wohl vollendet, doch noch nicht epithelial.	
3. IV. 9 a. m.	Vieles todt; bei manchen Furchung vollendet.	Blastula noch ruhend.	Schwimmende Blastula mit Mesenchymbildung.
5 p. m.	Einige Blastulae, noch ruhend.	Blastula mit Mesenchym matt.	Viel Mesenchymzellen.
4. IV. Mittags	Das meiste todt und sehr stark gefärbt; wenige träge Blastulae mit Mesenchym, weit heller.	Zum Theil noch wie gestern, zum Theil beginnende Einstülpung.	Prismengastrula.
5. IV. Mittags	Ganz wenige Blastulae mit Mesenchym; diese weit heller als die abgestorbenen.	Meist Gastrula, theils beginnende Einstülpung. Wenige noch Blastula mit Mesenchym.	Pluteus.

Diese Tabelle zeigt den Einfluss aufs deutlichste; ich weise

¹ O. HERTWIG, Litteraturverz. Nr. 9.

² Vgl. hierzu HALLEZ, Litteraturverz. Nr. 7.

darauf hin, dass abgestorbene Keime sich rasch weit stärker als die lebenden färben.

Zürich, den 18. Juni 1894.

Nachtrag zu I.

Anlässlich der Korrektur theile ich vorläufig kurz mit, dass es mir soeben auch bei *Sphaerechinus* gelungen ist, am Zweizellenstadium die eine Zelle durch Schütteln abzutöden und aus der anderen nach vorausgegangener Halbfurchung einen kleinen *Pluteus* zu züchten.

Neapel, Oktober 1894.

Litteratur.

1. BORN, Die Furchung des Eies bei Doppelmisbildungen. Breslauer ärztl. Zeitschrift. 1887. Nr. 15.
2. BOVERI, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1889.
3. CHABRY, Contribution à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1887.
4. DRIESCH, Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie. Jena, Fischer 1894.
5. FOL, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogenie. Mémoires de la soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève. XXVI.
6. GEGENBAUR, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landpulmonaten. Diese Zeitschr. Bd. III.
7. HALLEZ, Recherches sur l'embryologie des Nématodes. Paris 1885.
8. O. u. R. HERTWIG, Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies etc. Jena 1887.
9. O. HERTWIG, Experimentelle Studien am thierischen Ei etc. I. Jena 1890.
10. HIS, Unsere Körperform. Leipzig 1874.
11. KLAUSSNER, Mehrfachbildungen bei Wirbelthieren. München 1890.
12. KLEINENBERG, The development of the Earth-Worm. Quarterly Journal. 1879.
13. KORSCHULT, Zur Bildung des mittleren Keimblattes der Echinodermen. Zool. Jahrb. Bd. IV.
14. METSCHNIKOFF, Über die Bildung der Wanderzellen bei Asteriden und Echiniden. Diese Zeitschr. Bd. XLII.
15. PLATEAU, Statique des liquides etc. 1873.
16. RAUBER, Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Leipzig 1880. Auch Morph. Jahrb. Bd. VI.
17. ———, Neue Grundlagen zur Kenntnis der Zelle. Morph. Jahrb. VIII.

18. 19. 20. ROUX, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. I. Zeitschr. f. Biol. Bd. XXI. III. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1885. V. VIRCHOW's Arch. Bd. CXIV.
21. SELENKA, Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Wiesbaden 1883.

Siehe ferner Litteratur über Doppelbildungen (GEGENBAUR, DARESTE, LACAZE-DUTHIERS etc.) bei RAUBER, KLAUSSNER, in ZIEGLER's Lehrbuch der allgemeinen Pathologie etc.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII.

- Fig. 1. Stadium von 16 Zellen, Kopie nach SELENKA. Vergr. etwa 400.
- Fig. 2. Halbbildung aus vier Zellen bestehend (halbes Achtstadium). Apochrom. 16 mm. Oc. 8.
- Fig. 3 u. 4. Halbbildung aus acht Zellen bestehend (halbes 16-Stadium). Vgl. hierzu Fig. 1. Apochrom. 16 mm. Oc. 12.
- Fig. 5. Halbbildung; Furchung abgelaufen; Halbkugel im Schluss. Apochrom. 16 mm. Oc. 8.
- Fig. 6. Halbbildung; eine Hälfte des Eies todt; vorgeschrittenes Furchungsstadium. Vergr. wie Fig. 3 und 4. (Die Figur soll nur den Totaleindruck wiedergeben, es sind nur die Umrisse der obersten Zellschichten gezeichnet.)
- Fig. 7. Blastula, aus einem stark gezerzten Zweistadium hervorgegangen. Scheinbar in Theilung, ließ sie doch nicht zwei Theilbildungen, sondern eine verzerrte Ganzbildung aus sich hervorgehen.
- Fig. 8. Blastula in Theilung, aus einem stark gezerzten Ei. Das Resultat waren zwei Theilbildungen.
- Fig. 9. Blastula in Theilung; führte zum Verwachsungszwilling.
- Fig. 10. Dieselbe Bildung als ältere Zwillingsgastrula; seitlich.
- Fig. 11. Dieselbe Bildung als Zwillingsprismengastrula; seitlich.
- Fig. 11a. Von oben.
- Fig. 12. Dieselbe Bildung als Zwillingspluteus; die Mundfelder einander zugekehrt, etwas gequetscht, daher nicht genau seitlich. Apochrom. 16 mm. Oc. 8. (Nach Kanadabalsampräparat, etwas geschrumpft; man konnte die Dreigliederung des Darmes erkennen.)
- Fig. 13. Blastula aus stark gezerztem Zweistadium getheilt in $\frac{3}{4}$ und $\frac{1}{4}$.
- Fig. 13a. Das $\frac{1}{4}$ -Stück abgeschnürt.
- Die Fig. 7—13a sind (mit Ausnahme von Fig. 12) ohne Zeichenapparat, gleichwohl mit möglichster Genauigkeit dessen, was sie bieten, entworfen; einige (Fig. 7, 8, 13, 13a) bei schwacher, andere bei stärkerer Vergrößerung.

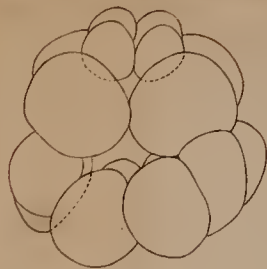


Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5

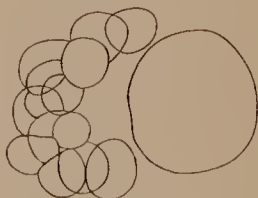


Fig. 6

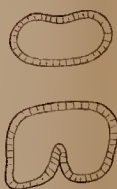


Fig. 7

Fig. 8

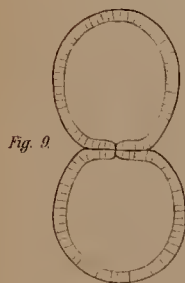


Fig. 9



Fig. 10



Fig. 11



Fig. 11 a.



Fig. 12



Fig. 13



Fig. 13 a

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1891-1892

Band/Volume: [53](#)

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

Artikel/Article: [Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. II. Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der thierischen Formbildung. 160-184](#)