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

Entwicklungsmechanische Studien[1].

III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen (Weiteres über Theilbildungen).
IV. Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung und ihre Folgen (Wirkungen von Wärmezufuhr und von Druck).
V. Von der Furchung doppeltbefruchteter Eier.
VI. Über einige allgemeine Fragen der theoretischen Morphologie.

Von

Hans Driesch
(Zürich).

Mit Tafel I—III.

Einleitende Bemerkung.

Von den vorliegenden Abtheilungen meiner entwicklungsmechanischen Studien schließen sich die beiden ersten (III und IV) eng an das in der Abtheilung I (9) behandelte an. Der Angelpunkt aller dieser Untersuchungen ist die Frage nach der »formalen Evolution oder Epigenesis« im Aufbau des Organismus, die Frage speciell, wie weit den einzelnen Furchungszellen eine besondere Bedeutung, ein besonderer Werth bezüglich des künftigen Organismus zukomme.

Während I und III dieser Frage dadurch nahe treten, dass in ihnen von künstlicher Verminderung des Furchungsmaterials oder Trennung desselben in mehrere Theile (»Theilbildungen«) gehandelt wird, werden in IV Versuche zur Darstellung gebracht, welche auf experimentellem Wege den Typus der Furchung, d. h. die bezügliche Lage der Furchungselemente zu einander, sowie theilweise deren Größe (Mikromeren) verändern. Beide Gruppen von Untersuchungen studiren außer den so erzielten Veränderungen an der Furchung selbst namentlich auch deren Folgen.

[1] Vgl. diese Zeitschr. Bd. LIII. p. 160.

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

Ich bemerke im Voraus, dass alles hier Mitzutheilende die Resultate meines Abschnittes I durchaus stützt.

Auf specielle Verhältnisse der Furchungsmechanik, auf hierbei etwa in Frage kommende physikalische und physiologische Probleme gehe ich in den vorliegenden Untersuchungen nur in so weit ein, als es für das Verständnis dessen, was die Hauptsache bilden soll, nothwendig ist. Die in Abschnitt I angekündigte Frage also, ob Spannungshäutchen oder dünne, elastische, gespannte Membranen dem Princip der kleinsten Flächen zum Ausdruck verhelfen [1], sowie manches Andere wird, obschon mir einiges Material vorliegt, auf spätere Darstellung verschoben und dieses Mal nur hier und da gestreift werden.

Die vorliegenden Versuche wurden von Ende September bis Mitte December 1891 und von Mitte Januar bis Anfang April 1892 in der Zoologischen Station zu Neapel angestellt. Der Oberschulbehörde des Hamburgischen Staates bin ich für die Überlassung des Hamburger Arbeitstisches daselbst zu großem Danke verpflichtet. Eben so sage ich Herrn Professor Dohrn, Herrn Professor Eisig, sowie den übrigen Beamten des musterhaften Neapeler Institutes meinen aufrichtigen Dank für die große Bereitwilligkeit und Freundlichkeit, mit der sie auf alle meine Wünsche eingingen; sie haben meine Arbeit dadurch wesentlich gefördert.

Die Methode der isolirten Aufzucht der Versuchsobjekte ist in Abschnitt I genugsam geschildert.

Erwähnen will ich gleich hier, dass (wenigstens vor März) in Neapel die zum Theil doch nicht unbedeutenden experimentellen Eingriffe von den Eiern weit besser ertragen wurden, als in Triest; dass

[1] Ich verwahre mich bei dieser Gelegenheit gegen den Vorwurf der Unklarheit, den Mancher gegen gewisse Stellen meiner »Mathematisch-mechanischen Betrachtung etc.« (8) erhoben haben mag. Ich habe dort wiederholt ohne nähere Definition von »Kräften« geredet. Angesichts der Schwierigkeit, die dieser Begriff den Physikern bereitet (vgl. Kirchhoff, Vorlesungen über mathem. Physik. I. Einleitung; ferner P. du Bois-Reymond, »Über die Grundlage unserer Erkenntnis in den exakten Wissenschaften«; sowie Liebmann, »Gedanken und Thatsachen«) erscheint meine nicht näher motivirte Anwendung derselben gewiss unberechtigt. Obwohl mir nun das Kirchhoff'sche Verwahren, in dem Worte Kraft nur ein Wort zu sehen für einen mathematischen Ausdruck und eine Begriffsdefinition gar nicht zu versuchen, als das Richtige erscheint, denke ich doch, wird man in Abhandlungen nicht mathematisch-physikalischen Charakters, der Bequemlichkeit halber von elastischen, elektrischen etc. Kräften reden können, wofern man sich nur der Schwierigkeit, die der Begriff birgt, immer bewusst bleibt. Übrigens wird der Kirchhoff'sche Standpunkt nicht allgemein getheilt (z. B. nicht in Violle's neuem Lehrbuch der Physik, das auf p. 65 die Kraft definirt, ferner nicht von Hirn nach Winkelmann's Handbuch der Physik. p. 20, Anm. 1).

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

(bis auf die Viertelbildungen) nur ein sehr kleiner Procentsatz vor Erreichung des Pluteusstadiums starb; es mag das an den Wasserverhältnissen liegen.

Es wurde experimentirt an den Eiern von Sphaerechinus granularis und Echinus microtuberculatus. Die Eier letztgenannten Seeigels (der übrigens vor December nicht brauchbar war) sind nicht genug für experimentelle Studien zu empfehlen. —

III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen (Weiteres über Theilbildungen).

a. Mehrfachbildungen, hervorgerufen durch erhöhte Temperatur.

Vejdovský hat im zweiten Theil seiner »Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen« (32) die Vermuthung aufgestellt, es möchten die von ihm bei Allolobophora trapezoïdes beobachteten Zwillingsbildungen eine Folge höherer Temperatur des umgebenden Mediums sein, er beobachtete nämlich dieselben besonders häufig in warmer Jahreszeit.

Dies führte mich dazu, die betreffende Frage bei Echinideneiern, deren Fähigkeit, unter gewissen Bedingungen Zwillinge zu erzeugen, ich ja studirt hatte, zu prüfen. Nach einem Verfahren, das in Nr. IVa geschildert werden wird, wurden die befruchteten Eier von Sphaerechinus von etwa Morgens 9 Uhr bis Abends 5 Uhr einer Temperatur von ca. 31° C. ausgesetzt; die Kontrolleier befanden sich meist in Wasser von 14—18° C. Nachdem sie periodisch aus dem Ofen entfernt waren, da sie theilweise gleichzeitig dem Studium der durch Wärme veränderten Furchung (IV, 1) dienten, wurden sie um die angegebene Zeit, in beschränkter Anzahl beisammen, isolirt und sorgfältig gezählt. Sie wurden dabei also aus Wasser von der angegebenen in solches von Zimmertemperatur übertragen.

Ich werde im nächsten Theil eingehender darstellen, wie die Wärme gerade die beiden ersten Furchungskugeln in eigenartiger Weise von einander trennt. Häufig ist diese Trennung von nachhaltiger Wirkung, indem noch die Zellen des 8- und des 16-Stadiums in zwei deutlich getrennten Haufen daliegen; entfernt man, wie bei den später zu schildernden Versuchen, die Eier auf letztgenanntem Stadium aus dem Ofen, so verschwindet die Trennung im Laufe der Furchung mehr und mehr. Anders wenn die Eier bis 5 Uhr Abends, also etwa bis Ablauf der Furchung, im Ofen verblieben.

Ein großer Theil der Versuchsobjekte zeigte in diesem Falle sein

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

(aus über 100 Zellen bestehendes) Zellenmaterial in deutliche Haufen geordnet, meist in zwei, sehr selten in vier, nie in mehr. Bei den Kontrolleiern zeigte sich dies Verhältnis in keinem Falle.

Fast alle Eier nun, die am Abend jene Zerfällung des Furchungsmaterials in Portionen zeigten, hatten am nächsten Morgen je zwei kleinen Blastulae den Ursprung gegeben, die zum Theil noch lose zusammenhingen und sich bald trennten, zum Theil schon getrennt waren. Einen organisch zusammenhängenden Zwilling, wie ich ihn in Theil I abbildete, habe ich nie wieder erhalten.

Nicht alle Eier, wie erwähnt, ließen der Zerfällung des Furchungsmaterials Zwillinge folgen. Einige gaben Blastulen von wurstartiger Form, theilweise mit einer Einschnürung versehen, den Ursprung. Die Weiterentwicklung zeigte, dass diese Gebilde nicht als verbundene Zwillinge, sondern als verzerrte Einfachbildungen aufzufassen sind, denn sie erhielten (und zwar, wenn eine Einschnürung vorhanden, stets von dieser aus) einen Urdarm, waren als Gastrulae noch sehr verzerrte Gebilde, doch glich sich die Verzerrung immer mehr aus, und einige waren als Plutei nur schwer von normalen zu unterscheiden.

Die Theilbildungen wurden, wofern sie nicht bald starben — die Schädigung der Konstitution der Zellen durch Wärme ist eine ziemlich große; die Eier von Echinus vertrugen die hier geschilderten Wärmeversuche überhaupt nicht — jede zu einer typischen Gastrula, Prismenform und Pluteus, nur durch ihre Größe unterschieden sie sich von normalen Larven. Etwa 30 Theilplutei habe ich immerhin erhalten.

Die wenigen Eier, welche je vier Blastulae den Ursprung gaben, waren wohl histologisch stark geschädigt; von diesen entwickelte sich keine weiter. Wir werden bald sehen, dass dies nur Folge der Schädigung, und nicht tiefer begründet war.

Ich muss am Schlusse dieses Abschnittes noch auf die große Verschiedenheit aufmerksam machen, welche sowohl die Eier verschiedener Weibchen, dem Durchschnitt nach bemessen, als auch desselben Weibchens Eier, bezüglich ihrer Beeinflussbarkeit durch Wärme zur Mehrfachbildung darbieten[1]. Kleine Schwankungen in den Verhältnissen der Hyaloplasmaschicht[2] mögen vielleicht der Grund dazu sein.

[1] Analoge Verhältnisse geben die Gebrüder Hertwig (17) an.

[2] Nach Bütschli's neuen Forschungen: »Alveolarschicht«.

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

Während bisweilen drei Viertel der Versuchseier Mehrfachbildungen oder doch wurstförmige Larven producirten und gleichwohl in der Kontrolle solche durchaus fehlten, entwickelten sich bisweilen alle dem Ofen entnommenen Eier einfach. Eine, wie gesagt, wohl in den physikalischen Verhältnissen begründete Disposition muss also bei dieser Art der Zwillingserzeugung zu dem veranlassenden Faktor, der Wärme, dazukommen.

Wenn wir uns also einem bei Loeb (19) häufig durchklingenden Gedanken auf einen Augenblick anschließen wollen, dass nämlich das Ziel der Naturwissenschaft gewissermaßen ein technisches sei, nämlich die Erscheinungen zu beherrschen, so müssen wir das Anstellen von Versuchen mit Wärmewirkung zur Erzeugung von Mehrfachbildungen als ein ziemlich schlechtes Verfahren bezeichnen. Es liegt hier eben der Erfolg des Versuches weit weniger in unserer Hand als bei meinen beiden anderen Methoden zur Erzeugung von Theilbildungen.

Immerhin ist durch die große Zahl gelungener Versuchsreihen, sowie durch das Fehlen von Zwillingen in den betreffenden Kontrollgefäßen (mit ganz seltenen Ausnahmen bei schlechtem Material) die Beziehung zwischen Wärmewirkung und Produktion von Mehrfachbildungen sichergestellt.

b. Der Werth der vier ersten Furchungszellen der Echiniden. Dreiviertel- und Vierteltheilbildungen.

Die Überschrift deutet bereits an, dass es sich in diesem Abschnitt um eine Fortsetzung meiner ersten Studie handelt.

Naturgemäß regte die Entdeckung selbständiger Entwicklungsfähigkeit der ersten beiden Furchungszellen zu normalen, lediglich durch ihre Größe charakterisirten Larven die Frage nahe, ob diese Selbständigkeit der Furchungszellen noch weiter geht, ob, kurz gesagt, die Furchungszellen überhaupt ein gleichartiges Bildungsmaterial darstellen, das durch Entnahme eines Theiles nur quantitativ geschädigt wird.

Die Aufgabe zerfällt in Rücksicht auf das vierzellige Stadium offenbar in mehrere Theile: man kann dem Gebilde ein Viertel nehmen, oder man kann ihm ein Viertel lassen. Die dritte Möglichkeit, ihm zwei Viertel also die Hälfte zu lassen, deckt sich offenbar (und zwar habe ich auch den Versuch mit zwei neben einander gelegenen Vierteln — an gegenüberliegenden dürfte er wenigstens mit meinen Methoden unausführbar sein — thatsächlich mit Erfolg durchgeführt) mit dem früher beschriebenen.

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

Die Methode des Schüttelns der Eier auf dem Vierzellenstadium erwies sich für die Versuche mit Dreiviertelstücken recht gut; es gelingt leicht hierdurch nach Platzen der Membran ein Viertel völlig zum Zerfließen zu bringen oder doch abzutödten. Sehr schwierig ist es jedoch, auf diese Weise ein Viertel lebend zu isoliren und zwar ist mir das nur mit Hilfe einer anderen Methode gelungen, die im Abschnitt IVb eingehender dargelegt werden soll: es wurden die Eier auf dem Vierzellenstadium stark gedrückt, so stark, dass die Eihaut zum Platzen gebracht wurde, es isoliren sich dann bei einem nicht geringen Theile derselben einige Furchungszellen von selbst.

Beginnen wir jetzt mit der Darlegung der Phänomene, welche die Dreiviertelstücke in ihrer Entwicklung darbieten.

Fig. 1 stellt ein gut gelungenes Versuchsobjekt dar; das eine Viertel ist bis aufs letzte durch das Schütteln fortgeschafft. Man sieht, dass die drei Zellen sich nicht etwa eng an einander legen, vielmehr behalten sie ihren Platz; der Anschluss der Zellen ist ja überhaupt, wie schon in I betont wurde, bei Echinus microtuberculatus, meinem Objekt für diese Versuche, nicht groß, schon bei Sphaerechinus ist er stärker ausgeprägt, bei anderer Thiere Eiern (Ascidien, Frosch etc.) bekanntlich noch weit auffälliger. Ich erwähne jedoch, dass bisweilen auch bei den Dreiviertelgebilden von Echinus jede Zelle jede andere berührt.

Zunächst theilt sich nun jede Zelle in zwei gleiche: das typische Achtzellenstadium, dem ein Viertel ($= {}^2/_8$) genommen; darauf schnürt von je zwei einem Viertel entstammenden Zellen die eine eine Mikromere ab, während die andere sich gleich theilt: wir erhalten die Fig. 2, wieder das Selenka'sche Bild, dem ${}^4/_{16}$ fehlen (vergleiche wie überhaupt im Folgenden, die nach Selenka [30] kopirten Bilder *A*—*C*).

Ich bin in dieser Untersuchung, wie in den folgenden, über das Studium des 16- (resp. bei doppelt befruchteten Eiern 32-) Stadiums nur hinausgegangen, wenn etwas wesentlich Neues dadurch zu eruiren war.

Hier beschließen wir unsere Betrachtung der normalen Furchung der Dreiviertelstücke mit dem 16-Stadium, in dem wir kurz zusammenfassen: in der großen Mehrzahl der Fälle furchen sich die Zellen des Dreiviertelgebildes, wie sie sich gefurcht haben würden, wäre ihre Membran intakt und das fehlende Viertel zugegen gewesen.

In der Mehrzahl der Fälle ist dies so, nicht in allen. Ich habe im Theil I die Erscheinung beschrieben, dass im Halbsechzehnstadium oft nicht das typische Halbschema Selenka's sondern acht gleiche Zellen

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

auftraten. Dasselbe gilt hier: besonders bei solchen Objekten, deren drei Zellen sich enger berühren, kommt es bisweilen vor, dass das 12-Zellenstadium (= $^3/_4$ vom 16-Stadium) lauter gleiche Zellen aufweist, oder ein Mikromere oder zwei, sowie dass Abweichungen von der typischen in Fig. 2 dargestellten Lage auftreten.

Es dürfte jedoch nicht lohnend sein auf diese Verhältnisse näher einzugehen, und zwar aus folgenden Gründen:

Im Theil I habe ich den eben geschilderten Fällen zu Liebe die Hypothese aufgestellt, es möge die erste Furche hier eine andere Bedeutung gehabt, sie möge, kurz gesagt, nicht rechts und links, sondern animalen und vegetativen Pol geschieden haben. Derselbe Glaube an die Unveränderbarkeit des Typus der Furchung ließ mich damals auch auf die Art des Schlusses der Blastula (ob die Pole erhalten blieben etc.) besonderes Gewicht legen; ich dachte unter Anderem: wenn auch nicht die einzelnen Zellen, so hätten doch wohl die einzelnen der bei der »normalen« Furchung auftretenden koncentrischen Zellenkreise eine bestimmte Beziehung zum künftigen Organismus. Kurz, dies Alles dachte ich; nachdem ich mich aber, wie weiterhin zu schildern sein wird, überzeugt habe, dass man die Furchung ohne Störung der späteren Entwicklung in jeder Hinsicht ganz gründlich modificiren kann, wird meine ganze Auseinandersetzung hinfällig und abweichende Furchungsbilder am Dreiviertelgebilde erheischen weder eine besondere Hypothese noch ein besonderes Interesse. Welches hier die die Furchung modificirenden Faktoren sind, wissen wir zwar nicht, dass aber deren vorhanden, ist Angesichts des doch immer ziemlich kräftigen Eingriffs wohl einzusehen.

Am nächsten Morgen ist aus den Dreiviertelgebilden eine muntere Blastula geworden, sie stülpt sich ein, ist am dritten Tage schon typisch dreieckig und wird bald ein typischer Pluteus, der sich nur durch etwas geringere Größe vom normalen unterscheidet.

Ich habe mir jeden dieser Plutei besonders genau angesehen auf seinen dreigliedrigen Darm und sein Skelett hin; beides war stets ganz typisch, namentlich auch das Skelett an beiden Seiten völlig symmetrisch ausgebildet, also nicht etwa eine Seite schwächer als die andere. Die einzige scheinbare Ausnahme von dieser Regel bestand darin, dass in einigen wenigen Fällen der eine der beiden langen Arme etwas kürzer war als der andere. Die gleich mitzutheilenden Zahlen werden zeigen, wie wenig solcher Fälle auf die Zahl der Plutei kommt, die auch hinsichtlich der Arme völlig symmetrisch waren. Abgesehen davon aber ist gar nicht selten auch bei normalen Larven ein Arm kürzer als der andere, oft auch eilt ein Arm dem

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

anderen im Wachsthum voraus, so dass Längenunterschiede nur zeitweilig bestehen.

Wenn ich nur die Fälle aufzähle, in denen ich Dreiviertelgebilde über die Gastrula hinaus brachte, so sind dies 24. Von diesen 24 Larven starben vier auf dem Stadium der Prismaform (Skelett beiderseits gleich angelegt, Mundfeld völlig symmetrisch), von den übrigen 20, welche sämmtlich die Pluteusform erreichten, war bei fünf der eine Langarm kürzer als der andere, während 15 in jeder Hinsicht typische Plutei lieferten. Dies Resultat, ganz wesentlich günstiger als das meiner Triester Versuche, wird lediglich durch die bessere Qualität des Wassers bedingt sein (weniger Bakterien, wenigstens vor März), andererseits benutzte ich nur filtrirtes Seewasser.

Die Entnahme einer Zelle des Vierzellenstadiums hindert also bei Echinus die Entstehung einer normalen Larve durchaus nicht.

Wenden wir uns jetzt zur Betrachtung isolirter Viertelstücke.

Wie schon erwähnt, kam hier ganz vorwiegend die Methode der Druckwirkungen (Dauer des Druckes 15—20 Sekunden) zur Anwendung.

Über die Furchung brauche ich nicht viel zu sagen, da ich schon Gesagtes wiederholen müsste: in der großen Mehrzahl der Fälle furcht sich das isolirte Viertel gerade so, als ob es im normalen Zellverband läge; die Fig. 3—6, Stadien desselben Eies darstellend, geben eine gute Vorstellung davon, Fig. 6 repräsentirt das $^1/_4$32-Stadium (vgl. Selenka). Auch hier kommen Abweichungen der Furchung bisweilen vor, Fig. 7 z. B. stellt ein Stadium von vier gleichen Zellen dar ($^1/_4$ 16-Stadium) anstatt des in Fig. 5 dargestellten Bildes, auch hier sind diese Abweichungen ohne große Bedeutung.

Recht interessant ist das in Fig. 8—10 dargestellte Phänomen; Fig. 8 bringt zwei Achtel zur Anschauung, die sich von einem auf dem Achtstadium gepressten Ei isolirten; das Folgende zeigt dass beide Achtel dem Mikromerenpol angehörten, dann in Fig. 9 haben beide Mikromeren gebildet; in Fig. 10 haben sich die Mikromeren einmal (in eine größere und eine kleinere Mikromere) getheilt, während sich jede der großen Zellen zweimal theilte: der Vergleich mit den Abbildungen Selenka's ergiebt, dass die betreffenden Zellen sich im Verband ganz eben so verhalten haben würden.

Was nun die aus den Viertelstücken hervorgehenden Larven betrifft, so liegen hier die Verhältnisse ganz wesentlich ungünstiger als in den anderen Fällen. Ich habe 40 Versuche zu verzeichnen, in denen das Objekt nicht schon von Anfang der Isolirung an todt war; von

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

diesen 40 starben während der Furchung 14, die übrigen 26 brachten es zu typischen kleinen munteren Blastulen, aber das war in der ganzen ersten Zeit meiner Versuche Alles. Auffallend war die Erscheinung, dass manche dieser Blastulae sehr lange lebten ohne sich zu verändern, so habe ich ein solches Gebilde vom 24. Januar bis zum 5. Februar gezüchtet; es bekam an einem umschriebenen Bezirk auffallend lange Wimpern, aber nichts weiter.

Endlich jedoch, als ich schon annehmen zu müssen glaubte, es sei hier etwa der selbständigen Entwicklungsfähigkeit der Furchungszellen ein Ziel gesetzt, gelang es mir doch noch, auch hier dieselbe zu konstatiren und zwar in acht von den erwähnten 26 Fällen. Eine Larve hatte den Urdarm etwa halb gebildet und starb dann, zwei wurden typische Gastrulae, eine zeigte bereits die Prismenform, als sie starb, zwei zeigten dieselbe und zugleich den Beginn der typischen Darmgliederung und zwei Larven endlich gelangten zum Beginn der Pluteusform, indem ihr Mundfeld, Skelett und Darm in typischer Weise ausgebildet waren, wenn auch ihre Arme sehr kurz blieben. Aber auch in diesen Fällen war die Entwicklung (im Gegensatz zu den Dreiviertelstücken) auffallend gegen die normale verzögert.

Es mag hier doch ein tieferer Grund für diese Erscheinung vorliegen; zumal ich die Versuche gleichzeitig mit den so glücklich verlaufenen Dreiviertelversuchen ausführte (in eben so behandeltem, also etwa eben so viel Bakterien etc. bergendem Wasser), vermag ich dieselbe äußerlich nicht zu erklären. Sollte man vielleicht in Erwägung ziehen, dass mit abnehmender Größe der Krümmungsradius der Blastula immer kleiner, also die Spannung ihres Epithels immer größer wird?

Allgemeine Erörterungen auf einen besonderen Abschnitt versparend, schließe ich diesen Theil meiner Studien mit dem Hinweis auf entsprechende Versuche Chabry's (3). Dieser Forscher beobachtete sowohl solche Dreiviertelstadien, deren vierte Zelle spontan abgestorben war, als auch solche, bei welchen er sie nach seiner sinnreichen Methode getödtet hatte.

Wenn wir von Nebensachen absehen, so erhielt Chabry in der Mehrzahl der Fälle Larven, deren ganzer Aufbau durchaus typisch genannt werden muss. Ich citire ein Beispiel (p. 308): La larve possède une queue longue et bien développée, une corde dorsale parfaitement normale et animée de mouvements. Il existe une tache pigmentaire superficielle située sur le tronc à la base de la queue, et un organe de fixation. Cet animal rejeta les enveloppes de l'oeuf, à l'exception de la membrane du teste dans laquelle il demeura enfermé, il secréta une

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

tunique de cellulose qui, au moment de la mort, etait déjà parsemée de cellules migratrices. La forme générale de la larve était satisfaisante.

Einzelne Viertel hat Chabry (wie häufig, sagt er nicht) bis zur Gastrula gebracht: le développement ne va pas au delà.

Wie ich schon seiner Zeit hervorhob, lehren also die Versuche des französischen Forschers, obschon er das nicht besonders betont, dasselbe wie die meinigen. O. Hertwig (16) stimmt mir in dieser Ansicht bei.

Wir haben also gesehen, dass ein Viertel, die Hälfte und Dreiviertel des Furchungsmaterials bei den Echiniden je eine völlig entwickelte Larve erzeugen können. Wir werden im Verlauf des Folgenden noch nebenbei Fälle kennen lernen, die dies Resultat erweitern, die erlauben, es nicht auf diese bestimmten Brüche einzuschränken; nur scheint es, als sei mit abnehmender Größe (Spannungsverhältnisse?) der Fähigkeit eines beliebigen Furchungszellenhaufens zur normalen Entwicklung eine Grenze gesetzt.

IV. Experimentelle Veränderung des Typus der Furchung und ihre Folgen (Wirkungen von Wärmezufuhr und von Druck).

a. Von der Veränderung der Furchung durch Wärmezufuhr.

Eine Bemerkung in Selenka's »Seeplanarien« (29), dass er bei abnorm hoher Temperatur geringe Abweichungen der Furchung beobachtet habe, führte mich dazu, das genauere Studium dieser Frage in mein Arbeitsprogramm aufzunehmen.

Ich beschreibe meiner obigen Ankündigung gemäß zunächst, wie ich dabei vorging. Als Objekte dienten wieder die Eier von Sphaerechinus granularis und Echinus microtuberculatus (viel geeigneter als der andere); da beide im Wesentlichen gleiche Resultate ergaben, wird es später nicht nöthig sein, sich auf einen von ihnen besonders zu beziehen.

Etwa 10 Minuten nach der Befruchtung wurden die Eier folgendermaßen untergebracht: auf einen gewöhnlichen Objektträger ward ein 1—2 mm dicker, 10 mm weiter Glasring mit etwas Süßwasser festgelegt, zwei höchstens drei gut befruchtete Eier wurden dann mit der Pipette auf ein Deckglas mittlerer Größe in einen kleinen Tropfen Wasser gebracht, das Deckglas ward umgedreht und auf den Ring gelegt; durch leichtes Stoßen gelingt es nun leicht, den im Fall zu großer Kleinheit hängenden Tropfen auch mit dem Objektträger in Berührung zu bringen. War das geschehen, so wurde der außerhalb

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

des Ringes befindliche Raum zwischen Objektträger und Deckglas mit Süßwasser ausgefüllt und das nunmehr fertige Präparat auf einem Schachteldeckel in den Paraffinofen gesetzt. Dieser war für Sphaerechinus auf 30—31° C., für Echinus auf 26° C. erhitzt. In Intervallen, die ich allmählich praktisch zu bemessen lernte, wurden die Eier für Besichtigung und Zeichnung dem Ofen entnommen und möglichst bald wieder hineingebracht.

Der Flüssigkeitstropfen, in welchem sich die Eier befinden, stellt also einen Cylinder von sehr geringer Höhe mit kapillar gekrümmter Seitenwand dar; die Verdunstung von letzterer in den kleinen Innenraum des Ringes hinein, welcher außerdem durch das umgebende Süßwasser mit Wasserdampf versorgt wird, kann nur minimal sein. Um aber ganz sicher zu konstatiren, dass die im Folgenden mitzutheilenden Erscheinungen durch die Wärme und nicht etwa durch stärkere Koncentration in Folge von Verdunstung oder durch Sauerstoffmangel hervorgerufen sind, habe ich eine Reihe Kontrollversuche in Präparaten gleicher Art aber außerhalb des Ofens vorgenommen und weder wenn ich gewöhnliches Seewasser benutzte (ein solches Kontrollpräparat ward übrigens zu jedem Versuch gemacht), noch auch mit ziemlich stark, jedenfalls viel stärker, als es im Ring möglich war, verdampftem Wasser die nun gleich zu schildernden Phänomene beobachtet.

Da die Wärme nicht nur die Furchung verändert, sondern auch die einzelnen Furchungskugeln schädigt, ist es im Interesse der Aufzucht der Larven geboten, die Präparate nicht unnöthig lange der Wärme auszusetzen; sowie daher der Moment der (anormalen) 16-Theilung zu erwarten stand, wurde das Präparat definitiv aus dem Ofen entfernt, die Theilung noch genau beobachtet und gezeichnet, und das oder die betreffenden Eier, die sich interessant erwiesen, nach vorsichtigem Rückgängigmachen aller oben geschilderten Präparatmanipulationen in Salznäpfchen mit gut filtrirtem Seewasser von Zimmertemperatur übertragen. Für Erzielung von Zwillingen durch Wärme ist es, wie gesagt, rathsamer, die Eier wesentlich länger der Wärmewirkung auszusetzen; freilich ist ein nicht geringer Bruchtheil derselben dann stark geschädigt.

Fast jedes Ei furcht sich unter Wärmewirkung etwas anders, doch lässt sich ein gemeinsames als »in Wärme normal« zu bezeichnendes Schema oder vielmehr eine Reihe von solchen Schemen auffinden. Im Gegensatz zu diesen stehen dann Furchungsbilder von typisch pathologischem Habitus (Wiederverschmelzungen von Zellen, Kern- ohne Zelltheilung etc.), auf die ich hier nur beispielsweise eingehen werde.

Gerade die Erscheinungen der Furchung in höherer Temperatur

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

werden vielleicht einst der Erforschung der eigentlichen Furchungsmechanik dienstbar sein können; ich betone aber nochmals, dass in dieser Arbeit die angeregten Fragen Nebensache, das Morphologische dagegen Hauptsache sein soll.

Die Zweitheilung der Versuchsobjekte, die, wie in einem Anhang etwas näher zu erörtern sein wird, wesentlich früher eintritt als bei niederer Temperatur, bietet meist folgendes Bild (Fig. 11 und 14).

Es gewähren, kurz gesagt, die einander zugewandten Flächen beider Furchungszellen den Eindruck, als wären sie aus einander gerissen worden; sie berühren sich nicht, lassen vielmehr einen deutlichen Zwischenraum frei, erscheinen von der Kante gesehen unregelmäßig zackig, und oft ist selbst von einer der Zellen ein Stück Protoplasma in Tropfenform abgerissen, das jedoch wieder mit ihr verschmelzen kann.

Bei der normalen Zweitheilung der Echiniden pflegt, was hier nur kurz erwähnt sei, eine Reihe wohl charakterisirter Stadien auf einander zu folgen; einem Trennungsstadium mit lockerer Berührung der Kugeln, das unmittelbar nach der Theilung erscheint, folgt ein Stadium engen Anschlusses (resting stage: Wilson bei Renilla [35]; auch sonst), während dessen der Kern sich ordnet, größere Abrundung und Trennung der einzelnen Zellen geht dann wieder der nächsten Theilung vorher.

Diese Perioden, welche jede Furchungsepoche des normalen Echinideneies kennzeichnen, fehlen ihm in höherer Temperatur in den allermeisten Fällen; die zerrissene Trennung bleibt während des ganzen Zweizellenstadiums bestehen. Wohl giebt es individuelle Unterschiede, aber diese beziehen sich doch mehr auf die Reizschwelle, wenn man so sagen soll, als solche, d. h. Eier, die genannte Erscheinung nicht darbieten, würden sie zeigen bei etwas erhöhter Temperatur; bei einer Temperatur, bei der jene vielleicht schon abstürben.

Das vierzellige Stadium kann ganz normalen Habitus besitzen, meist aber treten gewisse Verschiebungen der Zellen ein, gleichsam Versuche zur Tetraederstellung, zu der es jedoch fast nie kommt; die Abbildungen 12 und 15 ersetzen hier den Text. Die Trennung der Zellen mit zerrissenen Flächen, beim Zweistadium so typisch, kehrt nicht oder doch nur undeutlich wieder: Fig. 19 zeigt ein Objekt, bei welchem die Zweiertrennung geblieben ist, die Viererzellen unter sich aber ein typisches »resting stage« durchmachen.

Mit dem Gesagten hängt es, wie gesagt, wohl zusammen, dass Zwillinge in Wärme so häufig sind, Vierlinge sehr selten und Mehrlinge überhaupt nicht vorkommen.

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

Vom achtzelligen Stadium an beginnen die Abweichungen vom normalen weit interessanter zu werden.

Nur in einem sehr kleinen Bruchtheil der Fälle ist dasselbe bei den angewandten Temperaturen normal. Fig. 18 zeigt die geringste der vorkommenden Abweichungen: drei der Spindeln stehen einander parallel, die vierte bildet mit ihren Richtungen einen Winkel von etwa 45°. Die Folge ist eine abweichende Lage eines Zellenpaares, kurz charakterisirt dadurch, dass der eine der beiden vierzelligen Ringe (der untere, matt gezeichnete der Figur) zwar geschlossen ist, der andere aber nicht.

Gehen wir zu Fig. 24 über, so sehen wir den Winkel, den eine Spindel mit den drei anderen bildet, 90° betragen: das eine Zellenpaar hat sich senkrecht zu den anderen getheilt; in Fig. 22 und (besonders typisch) 23 ist das mit zwei Zellenpaaren der Fall, ähnlich Fig. 13, und bei den Abbildungen 16 und 21 endlich ist die anormale Theilungsweise bei allen vier Zellenpaaren aufgetreten. Die Spindeln sind einander nicht mehr im Raume parallel, sondern sie bilden Winkel mit einander, mehr oder weniger mit der Tendenz sich alle in dieselbe Ebene zu stellen. Anstatt der zwei über einander liegenden Viererkreise, die das Achtzellenstadium normalerweise darstellt, finden wir nahezu einen Achterkreis, allerdings durch geringe Verschiebungen gestört.

Wir können der Thatsache auch folgenden Ausdruck geben: die vier Zellen des einen Poles liegen typisch beisammen (z. B. die vier mittleren der Fig. 21), diejenigen aber, welche den anderen Pol bilden sollten, liegen überhaupt nicht am Pol und noch weniger zusammen, sondern zu je zweien an den Seiten des ganzen Gebildes.

Das sechzehnzellige Stadium soll normalerweise durch das Auftreten von vier Mikromeren an einem Pol gekennzeichnet sein; es hat in der That ein sehr typisches, wohl ausgeprägtes Aussehen; was wird in unserem Falle daraus?

Dass nach Achtstadien, wie die in Fig. 22, 23, 21, 16 dargestellten ein 16-Stadium mit typischer Lagerung nicht mehr herauskommen kann, wird nicht Wunder nehmen, aber die Abweichungen vom normalen gehen noch viel weiter.

Es unterbleibt in erhöhter Temperatur die Mikromerenbildung ganz oder theilweise.

Bei Echinus ist überhaupt nie, bei Sphaerechinus ganz außerordentlich selten, ein Stadium mit vier Mikromeren (ganz abgesehen von sonstiger atypischer Lage) aufgetreten.

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

Es können drei Mikromeren auftreten, die vierte Zelle aber, die eine Mikromere liefern sollte, theilt sich zu gleichen Theilen, oder es bilden sich zwei Mikromeren (Fig. 26, 27) oder nur eine (Fig. 25) oder endlich keine, vielmehr entsteht ein Zellenhaufen von 16 völlig oder nahezu gleichen Elementen (Fig. 17, 28, 30).

Auf Fig. 30 weise ich besonders hin, da sie die 16 Zellen typisch in vier Portionen geordnet zeigt, ein Bild, das wir bei doppelt befruchteten Eiern wieder antreffen werden; es ging hier ein nahezu tetraedrisch geordnetes Vierzellenstadium voraus.

Im Übrigen ist es zwecklos näher auf die Lagerungsverhältnisse einzugehen; sie sind natürlich im Großen und Ganzen eine Folge der Lagerung des Achtzellenstadiums. Unter den mehreren Hunderten von Eiern, die ich in erhöhter Temperatur untersuchte, habe ich kaum zwei völlig identisch gelagerte Stadien gefunden.

Es ist seltsam, dass einem, wie gesagt bisweilen vorkommendem, normal gelagerten Achterstadium, durchaus nicht ein typisches 16-Stadium zu folgen braucht, dass vielmehr, nachdem die Wärme bisher, wenn man so sagen soll, ihren Einfluss noch nicht geltend machte, jetzt sogar ein Stadium von lauter gleichen Zellen resultiren kann.

Über das 16-Stadium wollte ich nicht hinausgehen; ich weise nur kurz auf Fig. 29 hin, die den einen Pol eines 32-zelligen Gebildes darstellt; es sind (das zugehörige 16-zellige Stadium — Fig. 28 — zeigte 16 gleiche Elemente) sechs Mikromeren und eine (vorn links) mittelgroße Zelle vorhanden; alles Übrige ist von gleicher Größe.

Ehe wir auf ein Paar theoretische Punkte eingehen, und dann das weitere Schicksal der so abnorm gefurchten Eier verfolgen, theile ich als Beispiel ohne eingehendere Diskussion eine völlig pathologische Furchung mit: Auf normale Theilung (Fig. 31) folgte ein nicht zerrissenes, vielmehr eng geschlossenes Zweizellenstadium, die Zellgrenze verschwand (Fig. 32), zugleich mit der Viertheilung trat sie wieder auf (Fig. 33), die Viererzellen verschwanden nunmehr (Fig. 34), wir haben scheinbar zwei Zellen mit je zwei Kernen; in jeder der Scheinzellen theilen sich die Kerne (Fig. 35), darauf simultaner Zerfall in vier und drei Zellen (also noch eine zweikernige Scheinzelle) (Fig. 36); nun folgt wieder Verschmelzung zu vier Scheinzellen, deren zwei vier Kerne enthalten, während die beiden anderen sechs resp. zwei besitzen (Fig. 37); die Kernzahl repräsentirt zugleich den Werth in Sechzehnteln. Nun zerfällt Alles in gleich große Zellen bis auf die $^6/_{16}$-Scheinzelle (Fig. 38); diese folgt bald nach und es resultirt somit ein Stadium von 16 gleichen Zellen.

Ähnliches, immer etwas abweichend, habe ich, zumal bei Echinus, sehr häufig beobachtet.

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

Ich betonte schon oben die Wichtigkeit, welche diese Ermittelungen des Einflusses von Wärmezufuhr auf die Furchung für die dabei in Frage kommenden physikalisch-physiologischen Probleme besitzt. In dieser Hinsicht muss man sich bewusst sein, dass unser Gegenstand streng genommen zwei Probleme umfasst, die kurz formulirt etwa lauten würden:

erstens: der Furchungstypus ist veränderbar,

zweitens: die Wärme ist ein verändernder Faktor.

Verzichten wir für diesmal auf nähere Diskussion des zweiten Problems und beschränken wir uns auf das erste.

Die Furchung ist veränderbar in zwiefacher Hinsicht: nach Lagerung der Elemente und nach Habitus (Größenverhältnisse) der einzelnen Theile; der erste Punkt ist hier nicht so frappant, wie bei später zu schildernden Versuchen, der zweite dürfte den großen »morphologischen« Werth der »Mikromeren« zunächst wenigstens bei Echiniden doch etwas bedenklich erscheinen lassen.

Doch da wir in diesem Abschnitt nicht theoretisiren wollen, so interessirt uns zunächst die Frage: was wird denn aus den so gänzlich abweichend gefurchten Eiern?

Wofern die Wärme nicht auch histologische Schädigungen hervorrief, die ein frühzeitiges Absterben der Gebilde bedingen, entwickeln sich die abnorm gefurchten Eier zu ganz typischen Plutei, denen ihre eigenartige Entstehung auch nicht im geringsten anzusehen ist.

Meine positiven Versuche in dieser Hinsicht zählen nach vielen Dutzenden.

Wenn wir uns also möglichst vorsichtig ausdrücken wollen, können wir sagen:

Es ist durch die vorstehend mitgetheilten Versuche der Beweis geliefert, dass geringe Lageveränderungen der Furchungszellen und ein modificirter Typus der Furchung die Entstehung eines normalen Organismus in keiner Weise beeinträchtigt. Wir werden im nächsten Abschnitt erkennen, dass der hier in strenger Folgerichtigkeit angewendete vorsichtige Ausdruck durchaus unnöthig ist, dass es uns vielmehr erlaubt ist, diesem Satze die allerkrasseste Form zu ertheilen.

Mit zwei Bemerkungen will ich diesen Abschnitt schließen.

Man könnte geneigt sein, anzunehmen, dass die Produktion von Zwillingen etwa stets eine Folge des Stadiums von 16 gleichen Zellen sei und dass umgekehrt aus normalen 16-Stadien nie Zwillinge hervorgingen. Beide Vermuthungen sind unrichtig: jeder der mitgetheilten

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

sechzehnzelligen Typen (Fig. 25, 26, 30) kann einfachen Gebilden und jeder (auch die »normale« Furchung, wie ja übrigens meine früheren Versuche zeigen) kann Zwillingen den Ursprung nehmen. Eine besondere »Zwillingsfurchung« wie sie Vejdovský für Allolobophora trapezoïdes annehmen zu müssen glaubt, existirt bei Echiniden jedenfalls nicht.

Die Modifikationen der Furchung durch Wärme sind nicht etwa Druckwirkungen, derart, dass die lebende Masse stärker durch die Wärme ausgedehnt würde, als die Eimembran. Ich habe an im Ofen abgefurchten Eiern in großer Zahl Messungen des größten Membrandurchmessers und des größten Durchmessers der lebenden Masse angestellt und durchaus keinen Unterschied von den Maßverhältnissen an Eiern derselben Befruchtung, die in Zimmertemperatur sich gefurcht hatten, konstatiren können. Die Wärmeausdehnung der fraglichen Gebilde kann nur eine außerordentlich geringe sein.

Wie aber nun die Wärme wirken mag, darüber wollen wir diesmal nicht spekuliren.

Anhang zu IVa. Über die beschleunigende Wirkung der Wärme auf die Entwicklung des thierischen Eies.

Dass die thierische Entwicklung in höherer Temperatur schneller vor sich geht, als in niederer, ist zwar eine bekannte und oft nebenbei geäußerte Thatsache, trotzdem dürfte es nicht überflüssig sein, einen genau durchgeführten Versuch dieser Art mitzutheilen:

Tabelle (Sphaerechinus) $1^3/_4$ p. befruchtet.

Zeit	Zimmer ca. 19° C.	Ofen 31° C.
26./X. 3 p.	Kerntheilung im Beginn	Alle Eier in 2
3,20	in 2	Kernspindeln zur Viertheilung deutlich
4,25	in 4	in 8
4,55	meist in 8, einige noch in 4	in 16
27./X. $9^1/_4$ a.	Blastula	Gastrulation begonnen
2 p.	Gastrulation beginnt eben	Typische Gastrula
28./X. 9 a.	Prismenform, Darm noch ungegliedert	Typischer Pluteus mit langen Armen

Die Versuche sind in größeren Gefäßen angestellt, in kleinen Näpfchen oder gar in den Präparaten würden sich die Larven im Ofen nicht halten.

Es wird also sowohl die Furchung, als auch die nachfolgende Faltenentwicklung beschleunigt. Beide verhielten sich (Studie II) be-

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

kanntlich hinsichtlich der Geschwindigkeit ihres Verlaufes gegen alle Lichtsorten gleich.

Dass auch die Faltenentwicklung allein, ohne vorherige Beschleunigung der Furchung, in ihrem Verlaufe durch Wärmezufuhr gefördert wird, haben mir andere Versuche gezeigt, bei welchen Blastulae, die vorher gemeinsam aufgezogen waren, zum Theil in den Ofen gebracht, zum Theil im Zimmer gelassen wurden.

b. Von der Veränderung der Furchung durch Druckwirkungen.

Angesichts der Bedeutung, welche dieser Abschnitt für die Beurtheilung des Wesens der thierischen Entwicklung besitzt, will ich die Darstellung etwas mehr, als es bisher zu geschehen brauchte, specialisiren.

1. Methode.

Ich will zunächst mittheilen, wie ich auf diese Versuche kam. Anderer Zwecke halber, in denen ich bisher noch kein Resultat erhielt, lag mir daran, Eier Druckwirkungen auszusetzen; mir waren ferner die von Roux (27) und Pflüger (22) beobachteten Folgewirkungen von Drucken bekannt. Als ich dann an meinen Versuchsobjekten die gleich mitzutheilenden Erscheinungen auftreten sah, wurde mir die Bedeutung, welche ein näheres Studium gerade dieser für die Frage nach der Prädisposition der Furchungszellen habe, klar und ich widmete ihnen etwa die letzten sechs bis acht Wochen meines Neapler Aufenthaltes.

Die Ausführung der Versuche ist sehr einfach: ich legte ein Stück von einer mittelstarken Borste quer auf den Objektträger, dem einen Ende des letzteren genähert; brachte einen Haufen Eier mit nicht zu wenig und nicht zu viel Seewasser etwa in die Mitte desselben und legte ein rechteckiges Deckglas auf Eier und Borste. Die so hergestellten Präparate kamen dann unter eine mit Wasserdampf möglichst gesättigte Glocke, um die Verdunstung einzuschränken.

2. Orientirende Vorversuche.

Man wird sich von vorn herein vergegenwärtigen können, welch' eine Reihe von Bildern die Eier beim Längsabstreifen des Präparates mit dem Mikroskope gewähren. In der Nähe der Borste sind die Eier gar nicht beeinflusst (Fig. 39), weiter von ihr entfernt wird der Horizontaldurchmesser des Eies bereits stark vergrößert, derjenige der Membran nur mäßig: die Folge ist eine Verkleinerung des Zwischenraumes zwischen Ei und Membran (Fig. 40 und 41); bald sind diese zu enger Berührung gekommen (Fig. 42), und nun dehnen sie sich gemeinsam

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

bis zu beträchtlichem Durchmesser aus (Fig. 43, 44) bis endlich, der Borste entgegengesetzt, völlig zerflossene Eier angetroffen werden.

Diese Beschreibung gilt jedoch nur, so lange die Eihaut intakt bleibt. Das ist nun durchaus nicht immer der Fall, und zwar herrschen bezüglich der Resistenzfähigkeit derselben die allergrößten individuellen Unterschiede.

Zunächst kommen häufig partielle Berstungen der Eihaut vor; das Ei quillt aus der entstandenen Öffnung heraus, es zwängt sich hindurch (Fig. 45 und 46, der Lage nach etwa Fig. 42 entsprechend), was uns die Membran als ein relativ starres Gebilde erscheinen lässt. Oder aber — und zwar wie auch das vorige bei Eiern bestimmter Weibchen fast ganz allgemein, bei denen anderer fast gar nicht — die Membran reißt weit auf, entlässt das Ei sofort ganz und liegt wie ein Stück Wursthaut gefaltet daneben.

Für die Kenntnis der Natur der Membran sowie des Aggregatzustandes des Eies sind derartige Versuche natürlich von Interesse, ich unterlasse aber, als unserem diesmaligen Zwecke fernliegend, ein näheres Eingehen auf dieselben und will sie nur als orientirende Einleitung zum Folgenden betrachtet wissen. Die Fragen also, wie das Geschilderte, namentlich die Berührung von Ei und Membran zu Stande kommt, wo die Zwischensubstanz zwischen beiden (gleichgültig welcher Natur) bleibt u. s. w., überlassen wir späteren Studien.

Nur Eines interessirt uns noch hier: ist das Ei mit erhaltener Membran gequetscht, so wird durch Aufheben des Druckes die Deformation sofort oder allmählich (je nach Dauer der vorausgegangenen Wirkung) rückgängig gemacht; ja man kann durch abwechselndes Verstärken und Nachlassen des Druckes, etwa durch Daraufschlagen mit einer Nadel, das Ei gummiballartig seine Dimensionen verändern sehen.

Der Leser wird über diese Auseinandersetzung, die uns scheinbar ganz fern liegt, vielleicht schon ungeduldig geworden sein, er wird sich fragen, was diese Versuche mit völlig linsenförmig gequetschten, also doch wohl todten Eiern hier sollen; aber das ist gerade das Wichtige für uns:

Selbst Eier wie das in Fig. 44, ja in 45 und 46 dargestellte sind nicht todt, sondern können mehrere Stunden dem Druck ausgesetzt sein und sich unter seiner Wirkung furchen und später, von ihm befreit, weiter entwickeln. Ja dasselbe gilt von Eiern, deren Membran völlig beseitigt ist: die Membran ist also für den Mechanismus der Furchung überflüssig, was ja übrigens meine Versuche über Theilbildungen ebenfalls lehren. Gerade die Eier ohne Membran werden uns die interessantesten Resultate geben.

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

Beginnen wir, um die Abnormitäten in steigernder Progression darzustellen, mit Betrachtung der Entwicklung der

3. Eier mit erhaltener Membran.

Verfolgen wir zunächst ein Ei vom Typus etwa der Fig. 42; die Membran, nur schwer erkennbar, liegt dem Ei eng an; sein Durchmesser in horizontaler Richtung ist etwa verdoppelt; natürlich nimmt im Laufe der Zeit der Einfluss der Druckwirkung, da allmählich mehr Wasser ausgepresst wird und auch zum Theil verdunstet, zu, wie die Dimension der beiden gleich genannten Figuren, die bei derselben Vergrößerung gezeichnet sind, lehren.

Über die Zweitheilung ist wenig zu sagen; die Furche ist scharf, eine Unterscheidung verschiedener Etappen äußerlich unmöglich; das vierzellige Stadium (Fig. 47) zeigt die Querfurche sehr deutlich, den Ausdruck des Princips der kleinsten Flächen.

Das Fundamentale, das die ganzen folgenden Erscheinungen, wie die soeben geschilderten, beherrscht, tritt nun jetzt schon hervor: bei allen Eiern dieser Drucksphäre, so wie auch in Sphären schwächeren Druckes, wofern er nur überhaupt merklich ist, stehen die Kernspindeln horizontal, also die Furchen vertikal. Die Spindeln stellen sich also senkrecht zur Druckrichtung, dass ihnen noch eine unendliche Mannigfaltigkeit der Stellung offen bleibt, ist ja klar, aber eine der Variablen, welche dieselbe bestimmen, ist konstant geworden.

Man sieht also in den Drucksphären alle Furchungszellen neben einander, nicht über einander. Dass dies nicht ein Einfluss der Schwerkraft ist, ist von O. Hertwig überzeugend nachgewiesen (14) und auch von mir wiederholt bestätigt.

Die erwähnte Regel, deren Diskussion wir einstweilen aufschieben, gilt in der Drucksphäre der Fig. 42 für Eier mit Membran streng bis zum 16-Stadium, sie gilt für die Sphäre der Fig. 40 und 41 ebenfalls bis zum 4-Stadium stets und bis zum 8-Stadium meist.

Hieraus ergiebt sich das Nächste als Folge: Im Vierstadium stellen sich in den allermeisten Fällen die Spindeln tangential (Fig. 47), es resultirt ein eng gepresster Kranz von acht Zellen (Fig. 48), doch giebt es Ausnahmen, in denen eine Spindel radial steht (Fig. 50), es wird dann eine Zelle eingeschlossen.

Beim 16-zelligen Stadium gesellt sich dem einen Erfahrungsgesetze der Theilung in der jetzt betrachteten Drucksphäre (Fig. 42) noch ein Weiteres hinzu: die Unterdrückung der Mikromeren, und zwar allermeist die völlige, doch kommen auch (namentlich zwei)

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

Mikromeren bisweilen vor. Sage ich nun noch, dass sich die Spindeln für das 16-Stadium mit nicht häufigen Ausnahmen (Fig. 49) sämmtlich radiär stellen, so ist die Fig. 51 eine nothwendige Folge des Gesagten: ein äußerer und ein innerer Kranz von je acht Zellen: das ganze Gebilde eine Platte.

Ehe ich zu Sphären geringeren Druckes übergehe, sei noch einer Erscheinung kurz gedacht, die auch Chabry (4) bei Druckwirkungen an Ascidien beobachtete; ich meine seine »segmentation bornée au noyau«; das Entstehen vielkerniger Zellen. Fig. 54 zeigt ein Ei, bei dem trotz Vorbereitung zur 16-Theilung die Wandbildung ganz, Fig. 55 ein solches, bei dem sie theilweise unterdrückt ist. Also die zweite Analogie mit den Wärmeversuchen (cf. Fig. 35 etc.).

In Zonen schwächeren Druckes ist, wie gesagt, das Spindelstellungsgesetz nur bis gegen das achtzellige Stadium hin streng; die Mikromeren sind meist ganz, bisweilen theilweise unterdrückt, die Bilder (Fig. 52 und 53, bei letzterer die Membran nicht gezeichnet) haben große Ähnlichkeit mit denen der Wärmeversuche.

Ähnliche Bilder gewähren nun auch die in den Fig. 49 und 51 dargestellten Eier, wenn man die Druckwirkung aufhebt und die Objekte in einen Wassernapf spült; die Deformation wird im Laufe kurzer Zeit rückgängig gemacht (oft nicht völlig), und die Eier sind, wie gesagt, von solchen, die unter mittelstarkem Druck gelegen hatten, oft schwer unterscheidbar; meist wird man sagen können: sie stellen zwei Kreise von je acht Zellen dar.

Wir haben also als Resultat unserer Versuche — bei denen, das beachte man wohl, die Membran intakt war — 16-zellige Stadien erhalten mit oft ziemlich erheblichen Lageveränderungen der Zellen und ohne Mikromeren; immerhin Stadien von ganz wesentlich anderem Habitus als dem normalen.

Nach dem früher Gesagten wird man nun auch hier eine normale Entwicklung vermuthen, und nicht mit Unrecht: sind durch die namentlich während der häufigen Besichtigung nicht zu vermeidende Verdunstung die einzelnen Zellen nicht gar zu sehr geschädigt, so dass bald der Tod eintritt (auch das Aufheben des Druckes und die folgende Gestaltsänderung ist oft eine Todesursache), so entwickeln sich die wie beschrieben abnorm gefurchten Eier zu typischen Plutei. Isolirte Aufzucht einer sehr großen Zahl derselben stellte dies absolut sicher.

Mit der Bemerkung, dass auch, falls man Eier erst im ruhenden Vierstadium dem Drucke aussetzt, die nächsten Theilphasen, wenigstens in der starken Druckzone, von dem erwähnten Stellungsgesetz der

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

Spindeln beherrscht werden, schließe ich die Betrachtung derjenigen Eier, deren Membran während der Druckwirkung intakt blieb, und wende mich der Betrachtung derjenigen Fälle zu, in denen das Ei sich ganz oder theilweise von seiner Membran befreite.

4. Eier ohne Membran.

Das vierzellige Stadium dieser Eier gewährt, abgesehen von den Unregelmäßigkeiten seines Umfanges, in der Mehrzahl der Fälle kein besonders abweichendes Bild. Bisweilen jedoch tritt eine auffallende Erscheinung ein: die vier Zellen liegen statt im Kreise zusammen in einer Reihe (Fig. 56), oder nur drei liegen zusammen, die vierte abseits, wie es Fig. 65, auf die wir noch näher zurückkommen werden, zeigt.

Hebt man die Druckwirkung auf, so ordnen sich die einzelnen, vorher gedrückten, Furchungszellen solcher Eier zu Kugeln, der vorher enge Anschluss wird sehr locker und es resultirt ein viergliedriges rosenkranzartiges Gebilde (Fig. 57).

Wenden wir uns nunmehr gleich dem achtzelligen Stadium zu, welches dasjenige, worauf es hier ankommt, noch besser illustrirt, jedoch mit dem Vorbehalt auf Fig. 65 zurückzukommen.

Die Fig. 58 ist aus einem ziemlich normal gelagerten Viererstadium hervorgegangen; von ihrer gestreckten Form abgesehen unterscheidet sie sich im Princip der Lagerung ihrer Elemente nicht von gepressten Eiern mit Membran, etwa von Fig. 48. Während aber Eier der letzterwähnten Kategorie nach Aufheben des Druckes die abnorme Lagerung ihrer Zellen mehr oder minder rückgängig machen, tritt bei den membranlosen Gebilden gerade das Gegentheil ein; meist unter Abrundung der Elemente (Fig. 59), auf die allerdings wieder ein Ruhestadium in Form engeren Anschlusses folgen kann (Fig. 60), behalten dieselben ihre abnorme Lagerung bei, ja prägen sie wohl gar schärfer aus. So sehen wir auf beiden citirten Abbildungen zwei Reihen zu je vier Zellen neben einander liegen, eine achtzellige Platte.

Die nächste Theilung dieser vom Druck befreiten Gebilde — ihre Lebensfähigkeit vorausgesetzt — geschieht nun, wofern nicht die Kernspindel bereits unter Druck horizontal angelegt war, stets senkrecht zu der Fläche, welche die Mittelpunkte ihrer Kerne bilden: es resultirt eine zweischichtige Platte, in jeder Schicht liegen acht Zellen. In den meisten Fällen ergiebt diese Theilung gleiche Zellen, bisweilen finden sich eine oder zwei Mikromeren; so haben sich

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

zum Beispiel die in der Fig. 60 mit *x* bezeichneten Zellen in gleiche Theile über einander getheilt, während die beiden anderen dort, wo angedeutet, je eine Mikromere abschnürten.

Waren andererseits die (horizontalen) Kernspindeln auf dem 8-Stadium unter Druck schon angelegt, so geschieht auch nach Aufhören desselben die Theilung in der durch sie vorgeschriebenen Richtung, so in Fig. 64, deren Objekt aus einem der Fig. 59 ähnlichen Achterstadium hervorging, bei der Mehrzahl der Elemente (NB. es ist eine Mikromere vorhanden!). Das Resultat ist also in diesem Falle eine Vergrößerung der in derselben Ebene liegenden Zellenanzahl, man erhält Bilder, die mit später zu erörternden (Fig. 61, 63) große Ähnlichkeit besitzen und sich auch eben so verhalten.

Die Thatsache nun, dass sich Stadien, wie die in Fig. 59 und 60 dargestellten, welche sich senkrecht zu der durch sie bestimmten Ebene theilen und so eine doppelschichtige Platte von je acht Zellen in einer Schicht bilden, dass sich diese zu normalen Plutei zu entwickeln vermögen, widerlegt für die Echiniden die Lehre von der specifischen Bedeutung der einzelnen Furchungszellen, oder anders gesagt, das His'sche Princip der Keimbezirke definitiv.

Ich gehe gleich hier, die Besprechung des 16-Stadiums einstweilen verschiebend, auf eine kurze Erörterung dieser fundamentalen Thatsache ein, da die Verhältnisse bei Eiern von acht Zellen weit leichter zu überschauen sind, als bei jenem Stadium, ohne dass durch die größere Komplikation bei ihm etwas Neues gewonnen würde.

Wir nehmen Fig. 59 als Beispiel: ohne Druckwirkung würden die vier mittleren Zellen einen Kranz bilden, sagen wir den oberen; die je zwei seitlichen Zellen würden unter ihm sich zum Kranze ordnen und den unteren Pol bestimmen: es ist also zunächst klar, dass dasjenige, was unten hingehört, seitlich liegt, sowie ferner, dass das, was zusammengehört, getrennt liegt. Die nun folgende Theilung, welche die zweischichtige Platte schafft, bewirkt, dass diese fundamentale Verlagerung unter keinen Umständen rückgängig zu machen ist: Im Stadium der einschichtigen achtzelligen Platte werden beide Pole des ganzen, wenn der Ausdruck erlaubt ist, durch obere und untere Seite derselben vier Mittelzellen gebildet. Indem sich diese nun, wie ja alle Zellen, senkrecht zur Platte theilen, bestimmen an der zweischichtigen Platte vier der Theilprodukte den einen, die übrigen vier den anderen Pol. Die erwähnte Theilung aber bestimmt zugleich die Lage der Furchungshöhle, denn alle nun folgenden

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

Theilungen geschehen tangential, das Gebilde wird nie kompakt, wie ja auch in normaler Entwicklung nie; alle Zellen betheiligen sich an Bildung der Oberfläche. Somit aber bestimmt die zweischichtige Platte schon den Umfang der Blastula und die Persistenz der großen Verlagerung auch an ihr ist bewiesen.

Was einen Pol bilden sollte, bildet die beiden Seiten, und was den anderen Pol bilden sollte, das bildet beide Pole.

Auf die klare Erkenntnis dieser Verhältnisse kommt Alles an.

Was die Larvenbildung aus abnormen 8-Stadien von der angegebenen Form betrifft, so ist sehr viel Besonderes darüber nicht zu sagen. Wenn die Eier nicht schon während der Furchung (dann meist bald nach Aufheben des Druckes) sterben, kommen sie auch fast stets zum Pluteus. Die Blastula ist zuerst, der Form des 8-Stadiums entsprechend, ausgeprägt wurstförmig, doch vollzieht sich der Ausgleich zur Kugelform, mit geringen Ausnahmen, bald, noch vor Beginn der Einstülpung; wie derselbe zu Stande kommt, welche Kräfte hier wirken, vermag ich nicht zu sagen. Die Plutei werden sämmtlich sehr genau studirt und (Darm, Skelett, Arme) durchaus normal befunden.

Die nähere Betrachtung des 16-zelligen Stadiums gepresster Eier ohne Membran wird uns nunmehr dazu dienen, das Gesagte aufs Neue zu bestätigen.

Entsprechend dem von uns aufgestellten Erfahrungssatze, dass die Stellung der Kernspindeln stets senkrecht zur Druckrichtung erfolgt, stellt das 16-zellige Stadium unserer Untersuchungsobjekte eine aus 16 Zellen bestehende Platte dar; einzelne Zellen rücken bisweilen, aber selten, nach einer Seite hin aus dem Plattenverbande heraus (Fig. 63). Während der Wirkung des Druckes mehr oder minder aus einander gepresst (Fig. 61, zwei Mikromeren), runden sich die Elemente bei Nachlassen derselben kugelförmig ab, und wir erhalten Bilder, wie sie die Fig. 62 und 63 darstellen: im Großen und Ganzen Platten von 16 neben einander liegenden Gebilden.

Sofern nicht schon unter Druck die folgenden Spindeln horizontal (in Richtung der Platte) angelegt waren, gehen analog den Verhältnissen beim achtzelligen Stadium, die nächsten Theilungen senkrecht zur Richtung der Platte vor sich: es resultirt ein aus zwei Schichten bestehendes Gebilde. Von den Zellen der Fig. 62 zum Beispiel haben sich diejenigen, denen die Spindel eingezeichnet ist, ihrer Richtung entsprechend getheilt, alle mit x bezeichneten Elemente dagegen theilten sich senkrecht zur Platte.

Auch aus diesen nunmehr zweischichtigen Platten

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

gehen typische Plutei hervor; die Blastula ist zunächst der Form der Furchungsstadien entsprechend linsenförmig gestaltet, eine Deformation, die sich eben so wie die oben erwähnte wurstförmige Gestalt noch vor der Urdarmbildung ausgleicht.

Dieselben theoretischen Erörterungen, welche oben angestellt wurden, zu wiederholen, hat keinen Zweck. Ich möchte nur darauf hinweisen, dass hier die Materialverwendung nun wieder eine andere wird als bei denjenigen Eiern, die ich im Achterstadium vom Druck befreite, oder mit anderen Worten: wäre das Ei, das im 16-Stadium der Druckwirkung entzogen ward, ihr schon im Achtstadium entzogen worden, so würden seine Elemente andere Rollen zu spielen berufen sein, als sie es jetzt sind und natürlich erst recht andere, als dann, wenn man sich das ganze normal hätte entwickeln lassen. Die Zellen zum Beispiel, die bei Befreiung auf dem Achtstadium den oberen Pol gebildet hätten, indem sich bei Zustandekommen des 16-Stadiums alle Zellen senkrecht zur Ebene des ganzen[1] getheilt hätten, kommen jetzt, indem sich bei Zustandekommen des 16-Stadiums alle Zellen in der Ebene des ganzen theilen, neben den unteren, und diejenigen Zellen, die jetzt den oberen Pol bilden, wären sonst neben den unteren zu liegen gekommen, da ja alle weiteren Theilungen tangential verlaufen, und so fort, wie einfache Überlegungen zeigen.

Ich beschließe dieses Kapitel, indem ich noch auf eine nähere Erörterung der besonders instruktiven Fig. 65—68 eingehe.

Fig. 65 zeigt uns, bereits vom Druck befreit, ein Viererstadium von seltsamem Habitus; die Membran ist an einer Stelle geplatzt, im Übrigen gefaltet, und hat vermuthlich (beobachtet ist dies hier nicht) schon vor den Theilungen einem Theile des Eies den Austritt gewährt: jetzt jedenfalls sind drei zusammenliegende Viertel des Eies noch von der (wohl ziemlich lockeren) Membran umgeben, das vierte liegt für sich, allerdings mit einem der anderen in Kontakt. Da die Spindeln für die nächste Theilung noch unter Druck angelegt waren, ergiebt dieselbe als Achterstadium nahezu eine Platte (Fig. 66). Die nächste Theilung ergiebt nun ein seltsames Bild: indem im Großen und Ganzen die Theilungen senkrecht zur Ebene des Ganzen erfolgen, bilden sich im Inneren der Membran zwei Mikromeren, während alle anderen Theilungen gleiche Portionen ergeben.

Nun mache man sich wieder klar, welche fundamentalen Ab-

[1] Wenn man will: radiär, falls man nämlich die Platte als Kugel mit unendlich großem Radius auffasst.

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

weichungen dieses Bild von der entsprechenden Figur Selenka's (*C*) darbietet, und wenn ich mittheile, dass gerade auch aus diesem Gebilde zunächst zwar eine etwas verzogene Blastula (Fig. 68), dann aber ein typischer Pluteus hervorging, wird man gestehen müssen, dass schon dieser eine Fall genügen würde, die Lehre von der specifischen Bedeutung der Furchungszellen bei den Echiniden zu widerlegen.

Ich hatte erwartet, aus dem soeben beschriebenen Gebilde Zwillinge ($^1/_4 + ^3/_4$) hervorgehen zu sehen, war aber in dieser Erwartung getäuscht worden.

Es ist mir aber sonst in einer kleinen Zahl von Fällen begegnet, dass die plattenförmigen 16-Stadien mehrfachen Blastulen (zweien oder dreien) den Ursprung gaben: so war das in Fig. 64 dargestellte Ei Abends typisch in zwei Portionen geordnet, abgefurcht, und gab zwei getrennte Blastulae, die beide zu typischen kleinen Plutei wurden. In anderen Fällen fand sich im Gefäß, das ein solches 16-Stadium aufgenommen hatte, am anderen Morgen eine große und eine kleine Blastula, letztere oft höchstens ein Achtel repräsentirend; weiter entwickelt haben sich diese kleinen Stücke nie, als muntere Blastula allerdings zwei bis drei Tage gelebt. Das größere Theilstück jedoch wurde in solchen Fällen stets zum normalen Pluteus, falls es nicht starb.

Es liegt natürlich gar kein Grund vor anzunehmen, dass das kleine abgetrennte Stück nun gerade $^1/_4$ oder $^1/_8$ des Ganzen gewesen sei, es kann doch wohl eben so gut $^3/_{16}$ oder $^9/_{32}$ oder andere Brüche repräsentirt haben.

Dass Eier, denen man $^1/_4$ nimmt, sich normal entwickeln, wissen wir bereits (III); wir werden das dort Gelernte also wohl dahin erweitern können, dass wir sagen:

Man kann, ohne die Entwicklungsfähigkeit aufzuheben, dem Furchungsmaterial beliebige Bruchtheile nehmen, wenn nur der bleibende Rest eine gewisse Größe, die kleiner oder gleich $^1/_4$ ist (?), nicht unterschreitet.

Und wenn wir weiter dasjenige kurz zusammenfassen wollen, was wir über die Bedeutung der Furchung in diesen letzten Abschnitten lernten, werden wir, damit zugleich den vorsichtigen Ausdruck, den wir am Schlusse des Wärmekapitels gebrauchten, erweiternd, zu dem Schlusse kommen: dass die Furchungskugeln der Echiniden als ein gleichartiges Material anzusehen sind, welches man in beliebiger Weise, wie einen Haufen Kugeln durch einander werfen kann, ohne dass seine normale Entwick-

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

lungsfähigkeit darunter im mindesten leidet. Fälle, in denen ein vom Normalen fundamental abweichender Furchungstypus experimentell erzeugt oder auch nur nebst nachfolgender Entwicklung beobachtet worden wäre, sind bisher nicht bekannt gewesen; was sich bei Roux (26), Rauber (24), Hallez (13) und Chabry (3) über Furchungsmodifikationen findet, betrifft doch nur Verschiedenheiten im Aneinanderstoßen der Theilwände unter steter Wahrung des Princips der kleinsten Flächen. Fundamentale Lageänderungen des Materials, namentlich der Zellkerne und ihrer Umgebung, worauf es wohl, wie wir später noch erörtern werden, vor Allem ankommt, wurden dabei nicht beobachtet. Es mag daher dieser kurze Hinweis auf die genannten Arbeiten genügen. Was andererseits die von Wilson (35) beobachteten Furchungsmodifikationen bei Renilla betrifft, so ist in erster Linie das zeitweilige Unterbleiben der Wandbildung mit dann folgendem simultanen Zerfall zu nennen, und zwar in allen möglichen Variationen. Auch bildet Wilson einige Stadien ab, in denen analog meinen Wärmeversuchen die Form und Lagerung der Zellen wohl nicht ganz normal ist; doch werden gerade diese Verhältnisse mehr beiläufig behandelt, auch über etwa ermittelte Veranlassungen nichts mitgetheilt. Da zudem etwaige Materialverlagerungen, wenn vorhanden, nur sehr gering gewesen sein dürften, so können wir es auch hier bei diesen wenigen Worten bewenden lassen.

Anhangsweise Bemerkung. Von dem Einfluss der Druckwirkung auf die Stellung der Kernspindeln und von dem Princip der kleinsten Flächen.

Ich gehe hier noch mit einigen Worten auf die bereits im vorigen Hauptabschnitt berührten Stellungsverhältnisse der Kernspindeln unter Druck ein, wobei ich das Wenige, das in der Litteratur über Ähnliches existirt, kurz würdigen will. Ich setze diese Betrachtung außerhalb des Rahmens meiner diesmaligen Studien, da sie, wie ich des öftern betonte, dem jenen von mir absichtlich gegebenen Plane fern liegt, ich aber doch die Aufmerksamkeit schon jetzt gern auf diesen Punkt lenken möchte.

Die sämmtlichen im Vorstehenden beschriebenen, so überaus vom Normalen abweichenden Furchungsbilder, waren im Wesentlichen dadurch bedingt, dass sich die Kernspindeln parallel der drückenden Platte oder, anders ausgedrückt, senkrecht zur Druckrichtung stellte. Nach einem von O. Hertwig gefundenen, allgemein bestätigten Satze, ist dann die Theilungswand in ihrer Richtung ebenfalls bestimmt, indem sie auf der Spindelrichtung wenigstens annähernd senkrecht

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

steht. Während also alle Spindeln in unserem Falle einer Ebene parallel sind, sind alle Wände einer Geraden, und zwar der Resultanten der Druckwirkung parallel.

Es liegen zwei hierher gehörige Beobachtungen in der Litteratur vor, die eine von Pflüger (22), die andere von Roux (27), beide beziehen sich auf Froscheier.

Pflüger hat Froscheier zwischen vertikale Glasscheiben gepresst; es stellte sich sodann die erste Theilungswand stets senkrecht auf die drückenden Platten, also parallel der Druckrichtung; bisweilen standen die beiden zweiten Furchen der ersten parallel, wo nicht, so doch auch senkrecht auf die Platten gerichtet. Weiter gehen die Beobachtungen nicht. Pflüger schließt aus ihnen, dass die Kernspindel sich in Richtung des geringsten Widerstandes einstelle.

Roux andererseits beobachtete an Froscheiern, welche in eine enge Glasröhre aspirirt waren, zum Theil starke Verlängerung, zum Theil linsenförmige Abplattung in Richtung der Röhre (wenn wir von kegelförmig deformirten Eiern absehen). Die erste Furche stand nun bei fast allen Eiern senkrecht zur Röhre, »so dass die verlängerten Eier ihrer kleinsten und ein Theil der linsenförmigen Eier ihrer größten Durchschnittsfläche nach halbirt wurden. Bei nur wenigen Eiern stand die erste Furche in Längsrichtung der Röhre. . . . am häufigsten bei den linsenförmigen Eiern, so dass also, wie bei allen stark in Richtung der Röhre verlängerten Eiern, längs der kleinsten Dimensionen getheilt wurde«. Eine bestimmt formulirte Hypothese für diese Erscheinung giebt Roux nicht; er weist nur die Ansicht zurück, den deformirenden Druck ohne Weiteres als direkte Ursache in Anspruch zu nehmen, »da er bei den länglichen und linsenförmigen Eiern in verschiedenen rechtwinklig zu einander stehenden Richtungen wirken muss, während die Theilung beider oft parallel erfolgte«.

Ferner »könnte der kleinste Theilungswiderstand eine Prädisposition abgeben, wogegen aber spricht, dass bei der zweiten Theilung der zuerst quer getheilten linsenförmigen Eier die Theilungsebene der größten Fläche folgte«.

Meine eigenen Versuche haben in Analogie mit den Pflüger'schen so unzweideutig die Einstellung der Spindeln (und zwar der acht ersten Spindeln) senkrecht zur Druckrichtung und das Auftreten der Wände senkrecht zur drückenden Platte ergeben, dass ich doch nicht umhin kann, hier eine tiefere Beziehung zu erblicken, wennschon ich die Schwierigkeit derjenigen linsenförmigen Eier in Roux's Versuchen, deren Theilwand senkrecht zur Röhre stand, nicht verkenne; vielleicht beseitigt eine nähere Untersuchung, die unter Anderem auf die Anwesen-

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

heit von Substanzen erheblich verschiedenen specifischen Gewichts im Froschei Rücksicht nimmt, dieselben.

O. Hertwig (14) hat bekanntlich den Satz aufgestellt, die Lage der Kernachse stehe »in einem Abhängigkeitsverhältnis zur Form und Differenzirung des ihn umhüllenden protoplasmatischen Körpers«, derart, dass sie sich einstellt »in der Richtung der größten Protoplasmaansammlungen der Zelle«. Wir wollen dieses empirische Gesetz als Satz I, das oben erwähnte, welches von der Stellung der Wand zur Spindel handelt, als Satz II bezeichnen.

Ich möchte nun darauf hinweisen: dass, wenn die Spindel dem größten Protoplasmadurchmesser folgt (Satz I), die Wand ferner auf der Spindel senkrecht steht (Satz II), und endlich größter und kleinster Protoplasmadurchmesser zu einander normal sind, sich ohne Weiteres ergiebt, dass die Theilwand eine Fläche minimae areae sein muss, d. h. specialisirt: von allen Flächen die das gegebene Gebilde zu gleichen Portionen theilen können, die kleinste.

So wäre also das von Berthold (2) in die Biologie eingeführte, von mir (8, 9) und neuerdings von Dreyer (5) in seiner Wichtigkeit für die thierische Eifurchung betonte Princip der kleinsten Flächen, unter bestimmten (bei symmetrischen Gebilden realisirten) Voraussetzungen eine Folge der Hertwig'schen Sätze.

Aber wird dadurch nicht eine Schwierigkeit geschaffen? Das genannte Princip sollte doch die Äußerung physikalischer Kräfte sein, sei es nun von Oberflächenspannung bei flüssigen Gebilden wie den Furchungszellen oder von Druckwirkungen bei den elastischen Pflanzenzellmembranen (Gewebespannung); und nun weisen wir es als Folge eines Vorganges nach, der doch zunächst (siehe VI. 1) jedenfalls als physiologisch zu bezeichnen ist? Die Spindel stellt sich nach Hertwig so, dass die Fläche, weil sie auf ihr senkrecht steht (Satz II) ein Minimum wird. Schon Zimmermann hat das Bestimmtsein der Wandrichtung durch die Spindelstellung gegen den physikalischen Charakter des fraglichen Princips verwerthet, ohne freilich die Beziehung des Hertwig'schen Satzes I zu der Minimalleistung zu bemerken.

Auf folgende Weise dürften wir aus dem Dilemma herauskommen:

Der Satz der rechtwinkligen Stellung der Spindel und Wand (Satz II) bedingt die Lage der einzelnen Wand; je nach Gültigkeit des Satzes I wird diese ein Minimum oder nicht; wir können vielleicht sagen, sie wird immer ein Minimum, so weit die Bedingungen es gestatten, sofern wir nämlich Ausnahmen (Roux's linsenförmige Eier; siehe ferner Berthold [2] p. 230) nicht auf Rechnung der Ungültigkeit der Hertwig'schen Sätze, sondern auf Rechnung dessen setzen, dass

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

größter und kleinster Durchmesser der plasmatischen Masse in solchen Fällen nicht auf einander senkrecht stehen. Das wäre der physiologische Theil des Princips; er bezieht sich, wie gesagt, auf die einzelne Wand.

Der physikalische Theil dagegen bezieht sich auf die Gesammtheit der Wände. Indem wir für die Konfiguration dieser wenigstens, was die Furchung angeht, wohl Oberflächenspannung[1] verantwortlich machen, können wir sagen: unter dem Einfluss dieses Organs wird die Summe der Flächen ein Minimum, so weit es die Bedingungen des Systems gestatten, wobei wir unter den Bedingungen die erwähnte Stellung von kleinstem und größtem Durchmesser sowie eventuell die Gültigkeit der Sätze I und II verstehen. Sind letztere erfüllt, sind sie also wirklich »Gesetze«, so ist bei stetem Senkrechtstehen der betreffenden Durchmesser der zu theilenden Zelle das Minimum absolut, sonst ist es relativ. Gerade bei Pflanzenzellnetzen dürfte die Konfiguration des Protoplasmas häufig Gelegenheit zu relativen Minimis bieten; auch ist hier die sekundäre Bildung eines absoluten Minimums wegen der festen Natur der Zellwände wohl unmöglich oder doch nur in jungen Gebilden ausführbar; bei Kapillaritätswirkung dagegen ist sie nothwendig, so dass hier relative Minima nicht stabil sein können. Das durch die »Bedingungen« entstandene Relativminimum kann hier streng genommen nur unendlich kurze Zeit bestehen.

Wir glauben somit das Princip der kleinsten Flächen in zwei Komponenten verschiedener Natur aufgelöst zu haben. Sollte sich einst diejenige, welche wir der Vorsicht halber jetzt noch als physiologische bezeichneten (Satz I und II) ebenfalls physikalisch auffassen lassen, so dürften die beiden Komponenten vielleicht wieder zusammenfallen.

Auch jetzt schon aber dürfen wir in den erörterten Erscheinungen einen physikalischen Kern und jedenfalls mehr als eine bloße Regel des Erscheinens vermuthen.

V. Von der Furchung doppelt befruchteter Eier.

Der Titel dieses Abschnittes ist in so fern inkorrekt, als das Eindringen zweier Spermatozoen in die Versuchsobjekte nicht beobachtet wurde; es wurden vielmehr solche Eier zum Studium ausgewählt,

[1] Die neuen Forschungen Bütschli's, sowie die Erscheinungen des Gleitens der Zellen an einander (wie bei Seifenblasen) u. v. a. sprechen entschieden dafür. Eine eingehendere Behandlung, wie gesagt, behalten wir uns vor. An meinen Fig. 48, 49, 50, 51, 55, 58, 60 etc. kann der Leser das Zusammenstoßen von nie mehr als drei Flächen in einer Kante deutlich wahrnehmen, was nach Plateau (23) und Lamarle (18) eine mathematische Folge des Princips der Minimalflächen ist.

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

welche simultan in vier Theile zerfielen. Nach den Untersuchungen von Fol (10) und den Gebrüdern Hertwig (17) ist man berechtigt, solche Eier als doppelt befruchtet anzusprechen[1].

Die Furchungserscheinungen doppelt befruchteter Seeigeleier haben, obschon dieselben häufig gesehen sind, seltsamerweise noch nie eine eingehende Behandlung erfahren; aus diesem Grunde, und um die Frage der Beziehung der Doppelbefruchtung zur Mehrfachbildung nochmals zu prüfen, nahm ich die vorliegende Untersuchung in die Hand.

Zuerst operirte ich lediglich mit den Eiern von Sphaerechinus, einem wegen seiner relativen Dunkelheit wenig geeigneten Objekt. Sehr erschwerend ist dazu noch der Umstand, dass nicht zwei der Objekte sich völlig gleich verhalten. Man kommt mit Sphaerechinus wohl bald bis zum 16-Stadium (Doppelachtstadium) ins Reine, aber gerade der interessanteste Punkt, das Doppelsechzehnstadium, entzieht sich der genauen Beobachtung (Konstatirung der Theilungsart jeder Zelle) fast immer. So war es mir denn sehr lieb, als ich auch den Echinus für meine Zwecke verwenden konnte und hier Gelegenheit fand, die Resultate, zu denen ich beim Studium der Eier des anderen successive gekommen war, beinahe an einem Tage mit Sicherheit zu bestätigen.

Je nach der Lagerung, welche die vier aus der ersten Theilung hervorgehenden Zellen einnehmen, danach, ob sie im Kreise mit einem kleinen Kanal zwischen sich (wie normale 4-Stadien), oder ob sie mehr oder minder tetraedrisch geordnet sind, lassen sich zwei Typen der Furchung unterscheiden.

Beginnen wir mit der Behandlung desjenigen Modus, der sich dem

[1] Zwar haben die Gebrüder Hertwig (17) simultane Viertheilungen auch an solchen Eiern beobachtet, welche sie »nach Ablauf der Befruchtung« mit Chinium sulfuricum behandelten. Nach der näheren Schilderung dieses Verhaltens, welche genannte Forscher mittheilen, werden wir jedoch mit Recht solche Fälle in unserem Untersuchungsmaterial nicht vermuthen dürfen, abgesehen davon, dass man nicht einsehen könnte, woher hier eine so specifische Wirkung rühre, während »Schwächung« einzelner Eier, wie sie zur Doppelbefruchtung benöthigt ist, sich bei den großen Differenzen, welche die einem Weibchen entnommenen Eier darbieten, stets mit Wahrscheinlichkeit voraussetzen lässt. Was die speciellen Angaben über die mit Chinin behandelten Eier betrifft, so sollen dieselben »in vier unregelmäßige Stücke« zerfallen sein, was bei meinen Objekten nie der Fall war, ferner »wurde der weitere Entwicklungsgang immer mehr unregelmäßig, indem die Theilprodukte sehr ungleiche Größe erhielten«, während meine Beobachtungen ein so einfaches Gesetz erkennen lassen; die Blastulae waren »monströs«, meine zuerst stets glashell und munter; namentlich aber theilte sich bei meinen Objekten der Kern nicht »wesentlich verspätet«, sondern stets zu derselben Zeit, zu welcher die anderen Eier desselben Weibchens in zwei Stücke zerfielen etc. etc.

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

kreisförmigen 4-Stadium anschließt, und den ich aus bald ersichtlichen Gründen, obschon er bei Weitem der seltenere ist, den normalen Modus der Doppelfurchung nennen will.

Auf die meridionalen Furchen, die simultan das 4-Stadium hervorgehen ließen, folgen wiederum meridionale: das Resultat ist ein achtzelliger Kranz (Fig. 69), wie ihn etwa F. E. Schulze für Sycandra abbildet.

Durch eine äquatoriale Trennungsebene entsteht dann das 16-zellige Stadium: es stellt zwei über einander liegende Kränze von je acht gleichen Zellen dar (Fig. 70), wenn man von geringen Verschiebungen der Elemente absieht (z. B. im unteren Kranz der Figur).

Was lehrt das bisher Beschriebene? Wir werden das am besten aus folgender Übersicht ersehen.

	Normales Ei	Doppelt befruchtetes Ei
1. Phase	Eine meridionale Furche[1].	Zwei zu einander senkrechte meridionale Furchen.
2. Phase	Eine meridionale Furche senkrecht zur ersten (halbirt den von dieser bestimmten — gestreckten — Winkel).	Zwei zu einander senkrechte meridionale Furchen; halbiren die von den beiden ersten bestimmten — rechten — Winkel.
3. Phase	Eine äquatoriale Furche zerfällt jede Zelle in zwei gleiche; es resultiren acht gleiche Zellen, in zwei Kreisen zu je vier über einander liegend.	Eine äquatoriole Furche zerfällt jede Zelle in zwei gleiche; es resultiren 16 gleiche Zellen, in zwei Kreisen zu je acht über einander liegend.

Der Rhythmus der ganzen Theilung ist also in strengster Weise doppelt aufgetreten: das 16-Stadium der zweifach befruchteten Eier ist also nicht das 16-Stadium der normalen Furchung (mit vier Mikromeren), sondern es ist das Doppelte ihres 8-Stadiums.

Zur Entstehung des normalen 16-Stadiums nun theilt sich der eine Kranz (nicht genau durch einen Breitenkreis, sondern etwas schräg) in gleiche Theile, der andere schnürt nach einem Pol zu vier Mikromeren ab. Die Fig. 71 zeigt uns, dass auch hier die doppelt befruchteten Eier die von uns ausgesprochene Regel befolgen: der eine Kreis des 16-Stadiums hat sich schräg in gleiche Theile getheilt, der andere schnürt nach einem Pol zu acht Mikromeren ab.

Es ist nun eine eigenartige Erscheinung — und damit gehe ich zur Darstellung des anormalen Modus der Doppelfurchung über — dass Lageverschiebungen der vier ersten Zellen diese so über-

[1] Ich beziehe das Wort Furche hier auf das ganze Gebilde, nicht auf die einzelne Zelle.

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

sichtliche Regel stören. Fig. 72 (Echinus) und 76 (Sphaerechinus) stellt uns typisch tetraedrische Stadien dar. Durch eine radiäre Wand nun (tangentiale Spindel) theilt sich jede der Zellen in zwei: das 8-Stadium wird also von vier tetraedrischen Packeten zu je zwei Zellen gebildet (Fig. 73). Das 16-(Doppelacht-)Stadium, beim normalen Modus 16 gleiche Zellen in zwei Kränzen, setzt sich hier zwar auch aus gleichen Elementen zusammen; indem es sich aber dadurch bildet, dass jede Zelle der vier Zweierpackete durch eine Wand senkrecht zu der bereits im Packet vorhandenen halbirt wird, stellt es sich als vier tetraedrisch geordnete Haufen à vier Zellen dar, und gewährt einen wesentlich anderen höchst charakteristischen Anblick (Fig. 74, 77); je nach Ausprägung der tetraedrischen Lagerung des vierzelligen Stadiums ist auch diejenige der vier Packete mehr oder weniger (z. B. Fig. 75) deutlich.

Es wurde im Abschnitt IIIa, als ich von der Mehrfachbildung durch Wärmewirkung handelte, hervorgehoben, dass, falls das Furchungsmaterial sich unter ihrem Einfluss in Portionen sonderte, woraus dann meist die Mehrlinge hervorgingen, diese Sonderung mit seltenen Ausnahmen in zwei Abtheilungen stattfand; es waren dort selbstverständlich nur einfach befruchtete Eier verwendet worden.

Es ist nun hier eine beachtenswerthe Erscheinung, dass, falls (aus unbekannten Gründen) eine Portionensonderung statthat, dieselbe sich stets, der Tetraederordnung entsprechend, in vier Theile gliedert. Diese durch Fig. 77 gut illustrirte Erscheinung ist, zumal bei Sphaerechinus, ziemlich häufig, hat jedoch, wovon unten Weiteres, nur einmal zur Mehrfachbildung geführt. Kurz sei hier auch darauf hingewiesen, dass enger Anschluss der Zellen — vorwiegend bei Echinus — bisweilen zu völliger Wiedervereinigung der Zellen, zur Bildung mehrkerniger Scheinelemente führen kann, wie wir es gelegentlich der Wärmeversuche geschildert haben. Dieses Phänomen tritt besonders am 4-Stadium und 8-Stadium auf, in dem etwa am ersten eine große, zweikernige, und zwei normale Zellen auftreten. Näheres Eingehen auf diese Dinge dürfte jedoch zunächst wenig Interesse bieten.

Was nun die Bildung des Doppelsechzehn-Stadiums bei unseren Objekten angeht, so sollte man erwarten, dass von jedem der vier vierzelligen Packete zwei Zellen sich zu gleichen Theilen furchten, während die beiden anderen Mikromeren abschnüren würden; es wäre dann, abgesehen von der Lagerung, doch nach Zahl und Art der Zellen der Typus der normalen Doppelfurchung gewahrt.

Dies ist aber nicht der Fall; so weit meine ziemlich zahlreichen Beobachtungen reichen, bildet kein tetraedrisches Objekt

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

acht Mikromeren, sondern vier oder sechs, und zwar möchte ich den Thatbestand in folgendem Satz zusammenfassen:

Von den Zellen jedes der vier Packete sind zwei befähigt Mikromeren zu bilden; sie thun es (eine oder beide) nur dann, wenn es vermöge der Lageordnung möglich ist, dass ihre Mikromeren sich mit den von den anderen Packeten gebildeten zusammenlagern können; nie liegen Mikromeren an differenten Stellen.

Es soll dieser etwas teleologisch klingende Satz nichts weiter sein, als ein möglichst knapper Ausdruck für die sämmtlichen verschiedenen Fälle, die ich zur Beobachtung bekam.

So entstanden in Fig. 74 z. B. sechs Mikromeren, von denen die zwei des roth markirten Packetes durch geringe Verschiebung sich den anderen vier zugesellten, so dass alle sechs, in zwei Reihen geordnet, beisammen lagen; es ist hier klar: hätte das (untere) blaue Packet Mikromeren gebildet, anstatt sich in gleiche Theile zu spalten, so hätten dieselben vermöge der Anordnung des Ganzen die übrigen auch durch (doch stets nur geringe) Verschiebungen nicht zu erreichen vermocht, wären vielmehr durch andere Zellen von ihnen getrennt geblieben. In Fig. 75 entstanden nur vier Mikromeren, und zwar von jedem Packet (jeder Farbe) eine; auch hier sieht man mein Princip ohne Weiteres bestätigt.

Beobachteten wir nicht auch bei den Versuchen mit Wärme und Druck, dass, falls Mikromeren vorhanden, sie immer beisammen lagen?

Mit dem Satze: bei der Furchung doppelt befruchteter Eier tritt jede Zellenkategorie doppelt auf, sofern nicht Einflüsse der Lage störend eingreifen, beschließe ich die Darstellung dieser Furchungserscheinungen und wende mich zu einigen kurzen Bemerkungen über die weitere Entwicklung der im Vorgehenden betrachteten Gebilde, welche nach der Methode der isolirten Züchtung studirt wurde.

Zunächst die Mehrfachbildungen anlangend, so ist hier nur ein Fall zu verzeichnen: jenes in Fig. 77 dargestellte Ei, am Abend typisch in vier tetraedrische Abschnitte geordnet (Fig. 78), ließ vier Blastulae aus sich hervorgehen, welche einige Tage als solche lebten und dann körnig zerfielen.

Im Übrigen habe ich die Entwicklung von 82 doppelt befruchteten Eiern (beide Species zusammen gerechnet) beobachtet: alle waren am nächsten Morgen schöne glashelle Blastulae; am anderen Tage wurden sie trübe, es kam zu Körneransammlungen im Inneren (Stereoblastula — Hertwig). 61 Exemplare starben am zweiten oder dritten Tag als

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

solche, bei den übrigen 21 zeigte sich der Beginn einer Einstülpung, jedoch höchstens einmal über $^1/_4$ des Larvendurchmessers hinreichend. Dann starben auch sie. Zu einer auch nur einigermaßen ausgeprägten Gastrula kam es nie. Unter gleichen Umständen, wie die trotz starker Affektion doch entwicklungsfähigen Theil-, Druck- und Wärmeobjekte gezüchtet, können diese pathologischen Erscheinungen Äußerlichkeiten nicht ihren Ursprung verdanken.

Eine doppelte Gastrulaeinstülpung bildete sich bei meinen Objekten also nie; dieselben waren entwicklungsunfähig.

O. Hertwig hat nun zwar beim Frosch (16) mit Sicherheit, und will, wie ebenfalls Fol (11, 12), auch beim Seeigel (17) weiter entwickelte, allerdings pathologische, Bildungen aus mehrfach befruchteten Eiern gezogen haben. Isolirte Züchtungen hat er mit Seeigeleiern nicht angestellt, und wie leicht die Schätzung dabei täuscht, weiß ich aus eigener Erfahrung. Immerhin wäre es ja möglich, dass gerade die zwiefach befruchteten Eier nicht fähig wären zur Entwicklung, dass mehrfach befruchtete es wieder würden. An der Hand der Kernververhältnisse könnte man hier vielleicht eine Hypothese konstruiren, doch will ich das nähere Eingehen darauf auf den nächsten Abschnitt verschieben.

VI. Über einige allgemeine Fragen der theoretischen Morphologie.

Vorwiegend diejenigen positiven Ergebnisse, zu denen meine bisherigen entwicklungsmechanischen Studien geführt haben, und welche jeweils am Ende eines Abschnittes zusammengefasst und besonders hervorgehoben worden sind, sollen in diesem Theile einer etwas eingehenderen Diskussion unterzogen werden, unter Berücksichtigung entsprechender Ansichten anderer Forscher. Auf konkretem, wenngleich allgemeinem Boden sollen zunächst die gewonnenen Resultate in ihrer Bedeutung für die theoretische Morphologie gewürdigt werden; es soll aber dann auch eine kurze Untersuchung darüber folgen, in wie weit überhaupt aus derartigen Versuchen der Morphologie Nutzen erwachsen kann. Hier werden wir in abstrakter Weise vorgehen und die allgemeine Erkenntnislehre streifen müssen. Gleichsam um die Trennung des konkreten und des abstrakten Abschnittes auch äußerlich zu markiren, wird die Mittheilung einer speciellen Hypothese sich zwischen beiden einreihen.

1.

Indem ich zunächst an die großen Verlagerungen des Materials anknüpfe, welche durch Druckwirkungen hervorgerufen werden können

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

(IV, b 4), wäre vielleicht die Frage etwas zu präcisiren, was hier das eigentlich Verlagerte ist; mit Absicht habe ich mich am angegebenen Orte hierüber sehr allgemein geäußert. Es ist von den meisten Forschern der Kern der Zelle als ihr eigentliches Centrum, als dasjenige, was ihre wesentlichen Eigenschaften, zumal bei den Geschlechtszellen, bestimmt, angesehen worden. Bei der Zelltheilung zumal sollte der Kern, der sich so komplicirt theilt, im Gegensatz zum Protoplasma, das sich einfach durchschnürt, bei Weitem die wesentlichste Rolle spielen. Sollte man aber auch Ansichten, wie sie kürzlich Verworn (33) und Bergh (1) äußerten, dass man in der Wechselwirkung von Kern und Plasma das Wesentliche zu sehen habe, zuneigen und sich hierin etwa durch die Fol'sche Entdeckung der Centrosomenquadrille (12) noch bestärkt fühlen, so geht doch aus diesen Ansichten und Fakten, die die Rolle des Kernes einzuschränken suchen, nicht hervor, dass sie dieselbe aufheben wollen: der Kern muss auch nach der Verworn-Bergh'schen Ansicht da sein, wenn auch vielleicht speciell die Zone, die ihn peripher umgiebt, das Wesentliche wäre, eine Zone, die also jedenfalls durch ihn örtlich bestimmt wird.

Eben auf diese örtliche Bestimmung kommt es uns hier allein an; bezüglich unserer Versuche über Verlagerung des Keimmaterials können wir uns also dahin äußern, dass die Kerne (oder Kernplasma-Wechselwirkungen) durch dieselben an andere Punkte des ganzen (der Keimblase) befördert wurden, als sie im »normalen« Entwicklungsverlauf eingenommen hätten.

Nach dieser nothwendigen Voruntersuchung gehe ich nun dazu über, möglichst allgemein zu erörtern, was Alles die von uns gewonnenen Resultate lehren, und zwar will ich, um recht klar zu sein, die verschiedenen Punkte scharf sondern.

»Die Frage nach der Bedeutung eines biologischen Vorganges kann in zweifacher Beziehung gestellt werden. Einmal in Beziehung auf die Funktion desselben für das biologische Gebilde, an welchem er vorkommt, zweitens aber kann die kausale Bedeutung, können die Ursachen, denen es seine Entstehung und seinen Fortgang verdankt, Gegenstand unseres Interesses und unserer Forschung sein (Roux [25]). Ich will die erste Art der Beziehung die prospektive, die zweite die retrospektive nennen; die prospektive Beziehung setzt also das Betrachtete als Anfang, die retrospektive als Ende einer Wirkungsreihe.

Wir wollen zuerst von der prospektiven Beziehung der Furchung handeln, und zwar erstens von derjenigen der einzelnen

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

Furchungszelle, zweitens von derjenigen des Furchungstypus, als eines Ganzen.

Was die prospektive Beziehung der einzelnen Furchungszellen angeht, so ergiebt sich aus der Thatsache, dass trotz so mannigfach variirter Verlagerungen der Elemente (Kerne) stets der gleiche typische Organismus hervorgeht, dass durch die Theilung bei der Furchung völlig gleichwerthige, zu Allem fähige (indifferente) Stücke geschaffen werden[1]. Wir müssen daher die Ansicht Roux's abweisen, dass das Wesen der Furchung darin bestehe, »dass sie das Keimmaterial qualitativ scheide, und es zugleich in einer Weise ordne, welche die Lage der späteren differenzirten Organe des Embryo im Voraus bestimmt«, sowie dass »diese qualitative Scheidung vorzugsweise das Kernmaterial betreffe und durch die indirekte Kerntheilung vermittelt werde« (27).

Der Aufbau des Organismus kann uns keine »Mosaikarbeit« (Roux) sein, keine formale Evolution, sondern formale Epigenesis, wenn auch natürlich — nicht sichtbar — nur ganz bestimmte Möglichkeiten im Ei der Realisirung harren. O. Hertwig (16) sprach sich kürzlich in nahezu demselben Sinne aus. Die Ergebnisse der Botaniker, die Resultate Loeb's (19), ja alle Erscheinungen der Regeneration (die Postgeneration Roux's eingeschlossen) hatten bereits im Allgemeinen diese Ansicht und damit den Nägeli'schen Begriff des Idioplasma gezeitigt. Was meine Versuche Neues lehren, ist nur die Erweiterung derselben auf die normale Entwicklung der Thiere. Übrigens darf nicht vergessen werden, dass Roux seinen oben citirten Satz ausdrücklich nur auf diese von ihm »direkt« oder »primär« genannte Entwicklungsweise bezieht und die von ihm entdeckte Thatsache der Postgeneration und Verwandtes im Sinne der entgegenstehenden allgemeinen Anschauungsweise würdigt.

Was folgt nun zweitens aus unserem Ergebnis, dass aus mehreren ganz verschiedenen Furchungstypen derselbe Organismus hervorgehen kann, hinsichtlich der prospektiven Beziehung des Furchungstypus als eines ganzen? Ich will diese Frage, obschon sie eigentlich ohne Weiteres entschieden ist, desshalb etwas eingehender erörtern, da ich eine bei oberflächlichem Nachdenken vielleicht auftauchende Meinung nicht aufkommen lassen möchte.

Um es gleich voranzustellen: Der wesentliche Process der Formbildung muss im normalen und im experimentell

[1] Ob dieser Satz Angesichts der Fälle von früh differenzirten Urgenitalzellen (Moina, Sagitta etc.) oder anderen scheinbar besonders specialisirten Elementen ganz allgemein gilt, bleibt freilich noch durch Versuch zu ermitteln.

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

modificirten Fall derselbe sein, aber eben sein Wesen kennen wir nicht; die Versuche zeigen nur, dass der Furchungsmodus etwas für das Zukünftige Unwesentliches ist. Es wäre gänzlich leichtfertig geurtheilt, und würde nicht gerade tiefes Nachdenken verrathen, wollten wir aus unseren Versuchen den Schluss ziehen, es könnten mehrere dem Princip nach ganz verschiedene Wege zum Aufbau des Organismus führen.

Einem so scharfen Denker wie Roux konnte diese Einsicht nicht entgehen. Da seine bezügliche Äußerung (28) im Anschluss an die Postgenerationserscheinungen gemacht, am Schlusse noch einen zweiten wesentlichen Gedanken birgt, theile ich sie im Auszuge mit:

»Ich bin überzeugt, dass die soeben erwähnten Verschiedenheiten der Postgeneration von der Regeneration und beider von der normalen Entwicklung nicht in dem Sinne aufzufassen sind, dass bei der Post- und Regeneration wesentlich neue, bei der normalen Entwicklung nicht vorkommende Bildungsvorgänge stattfinden. Denn ich halte es für durchaus unwahrscheinlich, dass es bei demselben Individuum zwei oder drei in dem Wesen ihres Mechanismus verschiedene Arten der Erzeugung derselben Körpertheile gäbe, sondern man wird vermuthen, dass die Nachbildung und die Wiederbildung in der Art ihrer Vorgänge bloß unter minimalen ..... Abweichungen von der normalen Entwicklung sich vollziehen, während im Übrigen die Grundvorgänge dieselben seien. Ja es könnte sehr lehrreich sein, umgekehrt aus der Thatsache der Regeneration, Postgeneration in Verbindung mit diesem vermutheten Principe ihrer Vollziehung durch dieselben Grundvorgänge, wie die der normalen Ontogenese, abzuleiten, welche Arten von Grundvorgängen allein diese dreierlei Bildungsarten zu liefern vermöchten[1].«

Durch meine obigen Erörterungen ist zugleich die Vermuthung widerlegt, welche ich seiner Zeit (8), von der Bedeutung mathematischer Betrachtung für die Morphologie handelnd, über das Wesen der Furchung entwickelte. Wenn ich dort (p. 55) sagte: »sobald der geometrische Betrachtungsversuch auf die Aufeinanderfolge der Theilungsrichtungen, wie sie etwa die Kernspindeln darbieten, sein Augenmerk richtet, wird er nicht so sehr gegen die Lotze'sche Mahnung (dass nämlich mathematische Formulirung an sich, ohne Kenntnis des Wesentlichen am Objekte keinen Werth habe) verstoßen«, so ist dieser Satz jetzt zu streichen.

[1] Im Original nicht hervorgehoben durch stärkeren Druck.

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

Von der Betrachtung der Versuche über Veränderung der Lagerung des Furchungsmaterials, zu denen über Verminderung desselben (Theilbildungen) übergehend, hebe ich zunächst hervor, wie im Theil I ausführlich begründet ist, dass wir hinsichtlich der prospektiven Beziehung der Furchungszellen und des Furchungstypus principiell völlig dasselbe aus ihnen lernen wie aus ersteren. Ich komme daher hier auf die oben erläuterten Verhältnisse nicht nochmals zurück, will vielmehr auf einige Punkte specielleren Interesses eingehen. Zunächst auf die äußerliche Verschiedenheit der Resultate meiner Versuche mit denjenigen Roux's (28).

Wenn ich erwäge, welch grundlegende Folgerungen meine Resultate hinsichtlich der prospektiven Beziehung der Furchungszellen zu ziehen erlauben, so will mir eine so grundsätzliche Differenz zwischen zwei Thiergruppen Angesichts der sonst so großen Allgemeinheit der morphologischen Fundamentalprocesse doch nicht wahrscheinlich dünken.

O. Hertwig (16) hat wohl damit, dass er unsere Differenzen darauf zurückführte, dass »Roux durch seine Anstechversuche die verletzten Furchungszellen gar nicht aus dem Entwicklungsprocess vollständig ausgeschieden hat«, annähernd das Richtige getroffen. Die begründete Ansicht Roux's (die O. Hertwig zu bezweifeln scheint), dass trotzdem die angestochene Hälfte an sich nicht entwicklungsfähig und erst sekundär wieder gleichsam »belebt« worden sei, scheint mir dabei von minderer Bedeutung.

Ich möchte das, worauf es ankommt, in physikalischen Verhältnissen sehen, nämlich in der bloßen Anwesenheit einer Masse, an welche sich die unversehrte Furchungskugel in ähnlicher Weise fest anschließt, wie es sonst die Zellen des gefurchten Froscheies unter sich thun. Ich glaube daher auch, dass bei Ausführung des Hertwig'schen Vorschlages, beide Furchungszellen durch einen Isolator, etwa eine Glasplatte, zu trennen, wofern sie sich an diesen fest, in ursprünglicher Lage, anschlössen, die Roux'schen Resultate herauskommen würden, bei völliger Trennung von einander und freier Lage jedoch die meinigen. Ja, der Züchtung halber Plutei, die sich dann etwa regeneriren würden, stehen andererseits wohl nur zufällige (im Wesen der Echinidenentwicklung begründete) Schwierigkeiten entgegen[1].

[1] Das eine Ziel der Bildung eines ganzen Organismus kann also, möchten wir annehmen, von Furchungsbruchtheilen principiell stets auf zwei zunächst (vgl. Citat Roux's p. 37) ganz verschiedenen Wegen erreicht werden: einmal, indem sie direkt durch Umlagerung das Ganze aus sich bilden; zum Anderen, indem sie sich zunächst partiell entwickeln und dann das Fehlende re-(post-)generi-

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

Die relative Lage einer Blastomere im Ganzen wird wohl ganz allgemein bestimmen, was aus ihr hervorgeht; liegt sie anders, so giebt sie auch Anderem den Ursprung; oder anders gesagt: ihre prospektive Beziehung ist eine Funktion des Ortes.

Wie stellen sich nun aber, von den vielleicht nur scheinbaren Differenzen der Versuche Roux's abgesehen, zu dieser Ansicht die Resultate von Hallez (13), Whitman (37) und Anderen, sowie namentlich die Ergebnisse der ausgezeichneten Forschungen Wilson's (36)?

Wilson hat durch Beobachtung das Schicksal jeder einen Blastomere ganz außerordentlich weit verfolgt und stets das gleiche Resultat erhalten. Zunächst ist wohl zu bemerken, dass das bei Echiniden, bewegten sich ihre Larven nicht, auch wohl möglich wäre; das »normale« Furchungsschema ist, so weit bis jetzt untersucht, bei allen, selbst recht differenten Species, nahezu dasselbe und recht charakteristisch ausgeprägt. Man könnte, Ruhe der Larven vorausgesetzt, wohl sagen: von diesen Zellen geht die Urdarmbildung aus, jene liefern allemal mit derselben Sicherheit den Wimperkranz. Aber es kann eben auch anders sein, nur die ganz gleichen oder doch unter der Wirkungsschwelle verschiedenen Umstände machen dies Voraussagen möglich und täuschen uns die prospektive Beziehung der Zellen als eine Konstante vor[1]. Auch bei den Druckversuchen könnte man, hätte man das betreffende Ei bis zum Pluteus Zelle für Zelle verfolgt, nachher zurückblickend sagen: aus dieser Zelle des plattenförmigen 16-Stadiums ist dies geworden, aus jener jenes; man würde auch wohl bei durch Druck zufällig gleich deformirten Furchungsfiguren gleiche Resultate erhalten, und somit zum Voraussagen gelangen können.

»In Folge der Kontinuität der Entwicklung muss ja natürlicherweise jede ältere Zellengruppe sich auf eine vorausgegangene jüngere Gruppe, und so schließlich bestimmte Körpertheile auf bestimmte Furchungszellen zurückführen lassen« (O. Hertwig [16]). So löst sich hier wohl scheinbarer Widerspruch.

Seltsam bleibt immer das Faktum, dass die »normale« Furchung bei verschiedenen Species der Seeigel so nahezu gleich verläuft, und dass sie doch so ungeheuer leicht durch äußere Umstände modificirbar ist.

Die Erwähnung dieses Faktums leitet uns unmittelbar zu unserer

ren, aus sich hervorsprossen lassen. Vom Seeigel kennt man zur Zeit nur den ersten, vom Frosch nur den zweiten Modus. Vielleicht aber schließt auch die Natur des betreffenden Eies bisweilen oder immer den einen Modus aus.

[1] Vgl. übrigens die Anm. auf p. 36.

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

zweiten Aufgabe über, zur Betrachtung der retrospektiven (kausalen) Beziehung der Furchung. Wir specialisiren diese Aufgabe für unseren Zweck, indem wir fragen: wie entstehen unsere abnormen Furchungsbilder?

Die Thatsache der leichten Modificirbarkeit des Furchungsmodus lässt die Annahme berechtigt erscheinen, dass dieser überhaupt jedes Mal »mechanisch« zu Stande komme, das heißt, dass äußere Kräfte, mit einer gewissen vitalen Grundfunktion (Zelltheilung) operirend, sein Zustandekommen bewirken. Abgesehen davon nun, dass, wie gesagt, doch jedenfalls Theilung als solche da sein muss, soll Theilung in bestimmter Richtung sich zeigen, wird aber auch hinsichtlich des Begriffs »mechanisches Bewirken« Vorsicht geboten sein. Der Druck »bewirkt«, dass eine Zelle hier liegt, eine dort; wie »bewirkt« er es? Wir sahen, dass er die Spindel richtet; ist das so ein einfacher mechanischer Process? wenn wir von Schwierigkeiten, die selbst bei einem solchen die richtige Anwendung der Begriffe »Ursache« und »Veranlassung« bietet, absehen wollen[1]. Es ist ja möglich, dass es ein solcher ist, aber es kann hier eben so gut eine Reizerscheinung vorliegen und Reize sind uns eben noch nicht mechanisch verständlich, wenn sie es auch vielleicht einst werden sollten; giebt es doch Myxomyceten, die sich dem Flüssigkeitsstrom entgegen bewegen, warum sollte sich nicht eine Spindel gerade in Richtung des Druckes stellen können? Die Thatsache ferner, dass (bei Wärme und Druck) die Mikromerenbildung zwar oft unterbleibt, aber doch recht häufig eine oder zwei Mikromeren sich einstellen, lässt auf Tendenzen schließen, die recht konservativ sind.

Man verstehe mich nicht falsch: ich erkenne die Bedeutung der Thatsachen, dass bekannte mechanische Kräfte, dem Eie zugeführt, bestimmte, gut zu präcisirende Erscheinungen hervorrufen, vollkommen an, aber wir dürfen uns so ohne Weiteres dieselben nicht als reine Massenwirkungen denken, wie etwa die Bildung der Blattspiralen nach Schwendener; wir haben hier eben die lebenden Elementargebilde vor uns und wissen, um es nochmals zu sagen, nicht, was an den Erscheinungen Reiz oder Auslösung ist und was nicht. Dass ich namentlich auch die Resultate mit Wärme für recht vielversprechend halte in Hinsicht auf spätere wirklich kausal-physikalische Leistungen, habe ich oben schon genugsam betont.

Die Versuche mit Wärme und Druck sind eben desshalb in dieser Hinsicht vielversprechender als das Studium doppelt befruchteter Eier,

[1] Vgl. meine theoretische Arbeit (8).

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

da dort das Zugeführte an sich etwas physikalisch Bekanntes ist, während hier auch dieses vital ist.

Es sind also gewisse äußere Umstände, welche die Furchung beherrschen, in Form empirischer Gesetze ganz oder nahezu bekannt. Wir können daraus immerhin Manches lernen, so wird uns die auffallende Ähnlichkeit, welche die Furchungstypen von Polycladen (Selenka, Lang), Gastropoden (Rabl, Blochmann, Fol etc.) und Anneliden (Wilson) darbieten, nicht so sehr frappiren; wir haben ein leises Verständnis dafür gewonnen, wesshalb Furchungsbilder nicht systematisch verwerthbar sind. Das charakteristische so verbreitete Auftreten von Mikromeren, in Verbindung mit Kenntnis der Möglichkeit sie fortzuschaffen, wird uns hier vielleicht ein neues empirisches Gesetz vermuthen lassen, das zum Hertwig'schen Satze dazukommt. Es wird eine lohnende Aufgabe sein möglichst viele Furchungen »normal« und experimentell recht gründlich zu studiren und nach Allgemeinheiten zu forschen, nachzusehen, wie viel sich etwa mit den bis jetzt bekannten Empiriegesetzen wird verstehen lassen.

Wir hätten somit über prospektive und retrospektive Beziehung der Furchung und ihrer Theile gesagt, was wir auf Grund von Thatsachen zu sagen vermögen. Manches namentlich in letzterer Hinsicht behalte ich einer späteren Arbeit vor, gehe auch wiederum nicht auf nähere Erörterung der Bedeutung der »kleinsten Flächen« ein; was hierüber im Anhang zum Theil IV b gesagt ist, mag einstweilen genügen.

Einen theoretischen Fortschritt bezeichnen unsere Ergebnisse nicht; eine als fundirt angesehene Bahn muss verlassen werden; die Möglichkeit der Anwendung von Mathematik, dieses Ideal der Forschung, rückt, wenigstens in Hinsicht auf Sichtbares, ferner als je, wir werden darauf hingewiesen alles Wesentliche der Formbildung in das molekulare Geschehen zu verlegen. Die Natur einer Thierform tritt uns im ersten Geschehen (Furchung) noch nicht einmal äußerlich vor Augen; was sie bestimmt, können wir ja Idioplasma nennen, wenn wir gern ein Wort haben wollen für ein Räthsel. Das Idioplasma ist vielleicht in allen Zellen eines Organismus gleichermaßen vorhanden; jedes Theilstück der Eizelle jedenfalls »erhält durch den Kerntheilungsprocess nach Quantität und Qualität gleichviel Erbmasse« (O. Hertwig [16]). Hiermit sind wir wieder an unseren Ausgangspunkt zurückgelangt.

Von Dingen, die eine gewisse praktische Bedeutung für die zoologische Forschung besitzen, lernen wir aus den erörterten Punkten, besonders zwei: einmal wird man bei Beschreibung der »normalen« Furchung eines Thieres doch immer recht genau die äußeren Umstände

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

der Beobachtung anzugeben und etwaige Abweichungen des meist Gesehenen nicht zu ignoriren haben, kurz, das »Normale« wird stets besonders zu kennzeichnen sein. Ferner wird man sich hüten müssen, Beobachtungen von durchaus unsymmetrischen, allen sonst bei verwandten Formen bekannten, widersprechenden Furchungen als ungenau oder falsch zu verdächtigen; das gilt z. B. von den eigenartigen Zellenhaufen, die Metschnikoff (20) von Oceania armata abbildet; das »Normale« mag das ja nicht sein; wer will aber Angesichts meiner Versuche leugnen, dass Metschnikoff die gezeichneten Bilder und darauf folgende gute Entwicklung wirklich gesehen hat?

2.

Die Frage der Beziehung von Überfruchtung zur Entstehung von Mehrfachbildungen hat von O. Hertwig erst kürzlich wieder (16) eine eingehende Behandlung erfahren. Obwohl von ihm angestellte Versuche keine, von Fol durchgeführte nur theilweise positive Resultate gaben, »möchte er doch rathen, auf dem vorgezeichneten Wege die Lösung noch weiter zu suchen«.

Was ich zu diesem interessanten Problem beisteuern kann, ist eigentlich schon Alles gesagt. Von 83 Versuchsobjekten (doppelt befruchteten Eiern) starben auch 83 vor dem Gastrulastadium, d. h. alle. Ich kann somit kaum umhin, den doppelt befruchteten Seeigeleiern überhaupt die Entwicklungsfähigkeit abzusprechen, aber, wie ich schon andeutete, könnten nicht mehrfach befruchtete entwicklungsfähig sein?

Ich will nur in Kürze einen Gedanken mittheilen, der hier vielleicht weiter hilft, und dessen Prüfung ich in der Cytologie erfahrenen Forschern überlasse.

Durch die ausgezeichneten Forschungen O. Hertwig's (15) wissen wir, dass, wenigstens bei Nematoden, das reife Ei und das Spermatozoon je die Hälfte der Chromosomen enthalten, welche man in den (in dieser Hinsicht als konstant vorausgesetzten) Körperzellen der betreffenden Species antrifft[1]. Wird nun ein Ei von zwei Spermatozoen befruchtet, und jedes bringt $^1/_2$ der Chromosomennormalzahl mit, so haben wir $^2/_3$ derselben im befruchteten Ei. Da dieses nun aber

[1] Auf Strasburger (31) verweisend will ich übrigens nicht zu erwähnen unterlassen, dass diese Verhältnisse wenigstens in der mitgetheilten Form nicht allgemein gültig sind. Immerhin dürfte eine Generation der Körperzellen stets Trägerin der Chromosomennormalzahl sein und die Geschlechtsprodukte die Hälfte dieser Zahl aufweisen; jedenfalls wohl weisen sie die Hälfte der Zahl gegenüber ihren Mutterzellen und deren nächsten Vorgängern auf.

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

in vier Portionen simultan zerfällt, so kann bei gleichmäßiger Vertheilung jede Furchungszelle doch nur $^3/_4$ der normalen Chromatinmasse[1] erhalten, wo nicht bei ungleicher Vertheilung die Anormalität noch größer wird.

Ich setze die Entwicklungsfähigkeit doppelt befruchteter Seeigeleier also hypothetisch auf Rechnung ungenügenden Kernmaterials[2].

Würden dreifach befruchtete Eier auch simultan viergetheilt werden, so könnte hier das Kernmaterial der Masse nach auf die Norm kommen; wie bei Mehrfachbefruchtung das Verhältnis der Spermatozoenzahl zum Simultanzerfall ist, wissen wir nicht.

Könnte nicht etwa immer eine ungerade Zahl von Spermatozoen, die dann mit dem Eikern zusammen eine gerade Zahl von Hälften der Chromosomennormalzahl ergiebt, zur Entwicklungsfähigkeit nöthig sein?

Was nun die in Frage stehenden Mehrfachbildungen selbst betrifft, so möchte ich doch nochmals, wie auch in Theil I, darauf hinweisen, dass sie durchaus andere Gebilde als mein daselbst abgebildeter Zwilling sind. Sie sind wohl besser als Einfachbildungen mit Vervielfachung eines Organs anzusprechen.

3.

An letzter Stelle möchte ich, wie angedeutet, in diesem allgemeineren Betrachtungen gewidmeten Theile auf einige Fragen eingehen, welche, ob sie schon an konkretere Resultate anschließen, doch über das Konkrete hinaus ins Gebiet der Methodologie führen und eine gewisse Ergänzung zu dem bilden werden, was in den Schlussbetrachtungen meiner »mathematisch-mechanischen Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie« gesagt ist. Ich hoffe hierdurch gleichzeitig zu verhindern, dass aus meinen Versuchsresultaten, welche einigen speciellen Ansichten von His und Roux mit Nothwendigkeit entgegentraten, von gewissen Kreisen Kapital gegen die Grundanschauungen genannter Forscher geschlagen werde, zu denen ich mich durchaus stelle, wie bisher.

Es gereicht mir zu großer Befriedigung in den allgemeinen Erörte-

[1] Ich muss hier »Chromatinmasse« sagen; denn, sollte etwa jedes Chromosom geviertheilt werden (der Länge nach), so würde die »Chromosomenzahl« natürlich größer als normal, nämlich eben $\frac{3}{2}$ statt 1, wo 1 die Norm bedeuten soll.

[2] Erst nach Hinschreiben dieses sehe ich, dass Weismann, wenn auch in anderer Beziehung (exceptionelle Parthenogenese nach Bildung zweier Richtungszellen mit unvollständiger Embryonalentwicklung), einen verwandten Gedanken äußerte (»Amphimixis«, p. 103 ff.). Ich erblicke darin eine willkommene Bestätigung.

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

rungen, die sich der ausgezeichneten Gerüstbildungsmechanik Dreyer's (5) anschließen, Ansichten mit so großem Nachdruck betont zu finden, die den von mir seiner Zeit erörterten nahe verwandt sind. Bei der gleichsam fascinirenden Wirkung, welche die »historische« Forschungsrichtung noch immer auf weite Kreise übt, sowie überhaupt bei dem Überwiegen phantastisch-konstruktiver vor kritisch-analysirender Forschung, können diese Dinge gar nicht oft genug gesagt werden. Auch in dieser Hinsicht hat Dreyer auf p. 79 seiner Arbeit ein sehr zu beherzigendes Wort gesprochen.

Es scheint mir am Platze zu sein, und damit gehe ich zum Thema dieses Abschnittes über, gerade Angesichts des differenten Charakters der Beiträge, welche in letzter Zeit der theoretischen Morphologie zuflossen (wozu ich außer meinen eigenen hauptsächlich diejenigen Loeb's [19] und Dreyer's [5] rechne), den speciellen Werth jeder einzelnen genau festzustellen, oder anders gesagt, die möglichen Richtungen der morphologischen Forschung nach Wesen und Leistungsfähigkeit scharf zu kennzeichnen. Es könnte gerade nach den Auseinandersetzungen Dreyer's dieses Unternehmen überflüssig erscheinen, doch wird der Leser bald einsehen, dass ich in einigen Punkten von den Ansichten dieses Forschers abweichen werde, wie sich übrigens schon aus dem Studium unserer beiderseitigen Arbeiten für den denkenden Leser ergiebt, andererseits auch Einiges zu sagen habe, auf das er nicht einging.

Oberflächlich betrachtet treten uns vier Richtungen morphologischer Forschung entgegen: die descriptive, die historische, die mechanische und die experimentelle. Unterlassen wir eine nähere Beleuchtung der ersten und gehen wir die übrigen drei begrifflich durch. Es wird eine unbefangene Betrachtung derselben zunächst lehrreicher sein, als wollten wir gewisse allgemeine Principien der Beurtheilung gleich an den Anfang setzen.

Die historische Forschungsrichtung basirt auf der Annahme eines genealogischen Zusammenhanges der Lebewesen, gleichviel in welcher Weise dieser zu Stande kommt, sie basirt auf der Descendenztheorie. Da diese eben eine Theorie ist, so erhebt sich zunächst die Frage nach ihrer Berechtigung, sodann die nach ihrer Leistungsfähigkeit[1].

Dass sich eine Anzahl Gründe für den genealogischen Zusammenhang der Formen einer begrenzten Gruppe (etwa einer Familie) anführen lassen, ist oft, und zwar von Forschern der allerverschiedensten

[1] Vgl. den betr. Abschnitt in den »Schlussbetrachtungen« meiner theoretischen Arbeit (8) p. 47 ff., den ich durch das Folgende zu verbessern und zu erweitern hoffe.

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

Specialrichtung, betont und ist auch wohl zuzugeben; schon allein, weil die Annahme sonst schwerlich so allgemein (von Haeckel bis Wigand) sein würde. Die Ähnlichkeit im Allgemeinen nebst Abweichungen im Besonderen, die Thatsachen der Thiergeographie etc. hat man dafür angeführt.

Alles dies sind natürlich Wahrscheinlichkeitsbeweise, nichts weiter. Die Möglichkeit von Descendenz irgend welcher Form wäre erst bewiesen, wenn das Experiment, sei es der Natur selbst, oder des Forschers, eine Art in die andere wandelte, wobei ich mir eine Diskussion des Speciesbegriffes erspare.

Wie steht es nun damit? Um hierin Klarheit zu gewinnen, müssen wir einen kurzen, gänzlich abstrakten Exkurs über die »formbildenden Kräfte« einschalten. Der Darwinismus sah diese lediglich in äußeren Wirkungen, die mit dem Organismus alles nur denkbare Kleine machen könnten. Im Übrigen hat man von sogenannten »inneren Ursachen« gesprochen und sich diese auch wohl vorzustellen gesucht (Nägeli), endlich aber Äußeres als Veranlassungen herangezogen, das in Folge innerer Konstitution des Betroffenen eine sprungweise Formwandlung gleichsam auslöst; in so fern die Konstitution hier das Wesentliche ist, kommt dieser Begriff den etwas problematischen inneren Ursachen ohne Veranlassung nahe. Was weis man nun über diese Dinge; was man sich denkt, sahen wir ja?

Es ist bekannt, was der Botaniker unter Standortsvarietäten versteht[1], die Thierphysiologie kennt Analoges[2]. In Folge geänderter äußerer Umstände, die analysirt sein mögen oder nicht, entsteht plötzlich eine andere Form. Gut; aber was soll das hier, diese Bildungen sind ja nicht stabil; säe ich Samen der Alpenpflanze in die Ebene, so erhalte ich sofort die Ebenenform. Ganz richtig, aber es giebt zum mindesten einen Fall, in welchem das Rückgängigmachen der Form nicht in einem großen, sondern in mehreren kleinen Sprüngen vor sich ging, und da mir dieser eine sehr große Bedeutung zu besitzen scheint, ja wohl das Einzige ist, was sich einem Wissen über Möglichkeit von Descendenz wenigstens nähert, so will ich ihn kurz mittheilen.

Sadebeck (28 a) kam auf die Vermuthung, es möchten zwei »Species« von Adiantum, einem Farn, wohl keine guten Arten, sondern Standortsvarietäten sein; die eine Form lebt nur auf Serpentinboden; beide sind wesentlich verschieden gebaut. Er säte nun Sporen der Serpen-

[1] Vgl. Sachs, Pflanzenphysiologie, eben so Pfeffer, ferner Goebel, Vergl. Entwicklungsgesch.; Kerner, Pflanzenleben, II; Arbeiten von Stahl, Schenk etc. etc.

[2] Die »Heteromorphosen«; vgl. Loeb und meine Polypenarbeiten.

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

tinform auf gewöhnlichen Boden und erhielt ein ganz wenig von dieser abweichendes Gebilde; er nahm von ihm wieder Sporen und erhielt wiederum eine Abweichung, und zwar im Sinne der Hinneigung zur Normalform, aber es bedurfte fünf Generationen, bis die Normalform völlig erreicht war.

Und umgekehrt: viele Generationen hindurch säte der Hamburger Botaniker Sporen von Normalformen auf Serpentin und dann wieder Sporen der so erhaltenen Generation und so fort, ohne je Abweichungen zu erzielen.

Die Umwandlung gelang also in einer Richtung gar nicht, in der anderen allmählich. Darf man hier vielleicht daran denken, dass erst langdauernde Wirkung die Konstitution des Idioplasmas verändert, die sich dann plötzlich äußert, aber auch ein wirklich neues stabiles System geschaffen hat. Man denke an die elastische Nachwirkung als Analogon.

Dieser noch dazu problematische Fall ist fast das Einzige, was für unseren Zweck vorliegt: es finden sich noch einige aphoristische Beobachtungen von Stein (Gartenflora, 1886, referirt von Roux im anatomischen Jahresbericht, 1888), sonst nichts. Es ist aber wohl lohnend in dieser Richtung weiter zu arbeiten, sowie es schätzenswerth sein würde, wollte Jeder bezügliche sichere Erfahrungen an zugänglicher Stelle mittheilen. Zur Kenntnis der sehr versteckten Sadebeck'schen Beobachtung gelangte ich durch Herrn Professor Strasburger, dem ich hiermit bestens danke.

Wir haben also gesehen, dass nur Wahrscheinlichkeitsgründe ziemlich indifferenter Art für Descendenz vorliegen; fragen wir uns nun weiter, was leistet uns die Hypothese des genealogischen Zusammenhanges der Arten einer begrenzten Gruppe. Über diesen Punkt findet man selten Klarheit: es ist selbstredend, dass der hypothetische Nachweis historischen Zusammenhangs im speciellen Falle nicht mit kausaler Aufhellung zu verwechseln ist: eine Ahnengallerie und nichts weiter kann Formengeschichte liefern, wie ich das, mich an Liebmann anlehnend, seiner Zeit (8) entwickelte. Aber eine Leistung braucht ja nicht gleich eine endgültige zu sein: vielleicht leistet Descendenz zwar wenig für das Verständnis der Form, aber doch etwas.

Prüfen wir diesen Punkt etwas näher. Als Darwinismus glaubte die Descendenzlehre alle morphologischen Probleme auf zwei, nämlich auf die von uns gekannte, wenn auch nicht uns bekannte Vererbung und auf die Thatsache des Variirens ohne bestimmbare Richtung

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

und Veranlassung zurückgeführt zu haben[1]. Dass damit eine Vereinfachung der Probleme, also eine gewisse »Leistung« verbunden wäre, ist zweifellos. Nun ist der Darwinismus aber als eine völlig unzureichende, haltlose Theorie nachgewiesen. Leistet denn nun die Annahme von Descendenz noch etwas? Sie kann etwas leisten nur bei einer gewissen stillschweigend gemachten Annahme über die »formbildenden Kräfte«, die im Übrigen in völliges Dunkel gehüllt sind, bei der Annahme nämlich, dass alle Veränderungen, die vom Ei an erstreckt zu denken sind, immer nur eine gewisse Summe der »Eigenschaften« betrafen, nie alle, etwa derart, wie es uns die Standortsvarietäten zeigen. Nur in diesem Falle schafft Descendenz, und zwar auch nur im Princip, nicht im Einzelnen eine Vereinfachung, indem sie die Summe des nicht Veränderten auf Rechnung eines gekannten Faktors der Vererbung setzt. Der Darwinismus also wollte mit zwei gekannten Faktoren operiren, Descendenz ohne ihn operirt mit einem gekannten und mit x nicht einmal ge- noch weniger bekannten Faktoren: immerhin bedingt dieser eine Faktor eine gewisse, wenn auch höchst geringe Leistung; eine »arithmetische« Vereinfachung des Problems (Wigand).

Ich habe diesen Gedankengang niemals ausgesprochen gefunden, obschon er zweifelsohne unklar bei Vielen vorhanden war; ohne ihn

[1] Dadurch, dass Haeckel die Variabilität als »Anpassung« bezeichnete, ist einige Verwirrung bei der Sache ferner Stehenden gestiftet. So meint z. B. Liebmann, es handle sich dabei um eine »Adaptationsfähigkeit«, d. h. um die Eigenschaft allemal »zweckmäßig« auf Äußeres zu reagiren. Dass dann, wenn Zweckmäßiges vorausgesetzt ist, bei der Darwin'schen Schlussweise auch Zweckmäßiges herauskäme, wäre ja selbstredend, aber gerade Ersteres will Darwin nicht; in so fern erscheint Haeckel's Ausdruck gerade vom Standpunkt des Darwinismus als gänzlich unpassend. Es mag bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen sein, dass Roux's Theorie der zweckmäßigen Organgestaltung durch »Kampf« der Zellen, bei äußerlicher Ähnlichkeit doch etwas völlig Anderes ist als Darwin's Princip. Roux setzt trophische Wirkung der »funktionellen Reize« auf die Zelle voraus, diese ist seine Hypothese zur Erklärung der Erscheinung, eine Hypothese, die er (Kap. III) zudem als legitim nachweist, indem er zeigt, dass diese trophische Wirkung wirklich vorhanden ist. Durch einfache Nebenannahmen und Schlüsse leitet er die zweckmäßige Struktur ab. — Aber eben die Voraussetzung war ja etwas Zweckmäßiges: die Zelle besitzt wirklich eine »Adaptionsfähigkeit« in gewissem, hier in Betracht kommenden Sinne. In so fern ist das Problem nur verschoben. Um den Unterschied der Roux'schen Hypothese von Darwin'scher Schlussweise noch zu vervollständigen, kommt dazu, dass die Zellen sich durch Theilung vermehren, was die Individuen nicht thun, so dass alle der vermischenden Fortpflanzung halber geäußerten Bedenken gegen Darwin wegfallen. Es ist übrigens diese Bemerkung nur formal aufzufassen, über Richtigkeit oder Unrichtigkeit der Theorie Roux's soll damit nichts gesagt sein.

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

wäre das zähe Festhalten an Descendenz ein psychologisches Räthsel. Nur Wigand[1] (34) hat auf p. 248 seines Werkes (Bd. II) Ähnliches bemerkt.

Die Descendenzhypothese leistet uns also zwar etwas, aber wenig, und dieses Wenige nur im allgemeinen Princip. Specielle Descendenzreihen für enge Gruppen auf Grund geographischer Verbreitung oder abgestufter Ähnlichkeit hypothetisch aufgestellt, mögen einigen heuristischen Werth besitzen, sofern sie dem Versuch den Weg weisen können, an und für sich ist ihr Werth illusorisch. Die Phylogenie im großen Stil dagegen darf nach unserer Ansicht überhaupt nicht den Namen einer wissenschaftlichen Hypothesenbildung beanspruchen[2]; vielleicht würde sie sich einst als Endresultat ergeben, läge die Entwicklungsmechanik jeder Form mathematisch durchgebildet vor, und wüssten wir etwas über die »formbildenden Kräfte«. Zunächst aber sind doch wahrlich die Typen eben so unvermittelt vorhanden, »wie für den alten Bär«[3].

Ist somit die historische Forschungsrichtung zum Theil unberechtigt, zum Theil beschränkt, auf alle Fälle aber nichts Anderes als eine beschreibende Methode hypothetischen Charakters, was leisten die übrigen Methoden zur morphologischen Erforschung der Lebewesen, was leistet Experiment und mechanische Deutung?

Charakterisiren wir zunächst kurz das Wesen der letzteren, und zwar in engem Anschluss an die citirte Arbeit Dreyer's (5).

Was die so trefflich durchgearbeitete »Vierstrahlertheorie« dieses Forschers angeht, so zeigt sie, ihre Richtigkeit vorausgesetzt, Folgendes:

Es ist eine nothwendige Folge des Baues der lebenden

[1] Wigand hat Vieles, was später gegen den Darwinismus geschrieben ist, überflüssig gemacht; aber wer kennt ihn? Falsche Gerüchte haben ihn fast völlig ignorirt werden lassen, wohl nur Spitzer hat ihn, wenn auch als Gegner, gewürdigt. Wir befinden uns hier nicht an einem Lichtpunkt der Geschichte der Biologie.

[2] Um Missverständnisse zu verhüten, betone ich besonders, dass scharf durchgeführte morphologische Vergleiche, die übrigens bereits vor Darwin geübt wurden, ihren Werth behalten, sollte die Annahme von Descendenz auch principiell falsch sein; sie sichten die Thatsachen und decken, wenn auch zunächst noch räthselhafte, Gesetzlichkeiten der Formbildung auf. — Spekulationen darüber freilich, welche Form der Gastrulabildung »ursprünglicher« sei, alle Typenhypothesen etc. etc. haben wahrlich Ähnlichkeit mit einem gewissen frühen Stadium der Chemie, das zu nennen ich dem Leser überlasse.

[3] Vgl. meine theoretische Arbeit (8), sowie neben Älterem die neuen Ansichten von Kerner und Hamann. — Auch bei Annahme von Typendescendenz übrigens könnten (trotz des Unterschiedes der Fortpflanzung) gewisse Analogien zwischen lebenden Formen und Krystallen vorliegen; siehe (8), sowie das weiter unten zu Erörternde.

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

Substanz, dass Skelettbildungen bei Protisten, Spongien und Echinodermen bei aller Verschiedenheit im Einzelnen und bei aller Differenz des Baumaterials, stets denselben Typus befolgen. Da dieser Bau von Berthold, Bütschli u. A. als nicht vitale rein physikalische Erscheinung nachgewiesen ist, so gilt dies auch von seiner Konsequenz, dem Skelettypus. Beide sind aus dem Kreise der vitalen Probleme eliminirt, sie sind als physikalische Rahmen dargezeigt, in denen sich das vitale Geschehen abspielt.

Selbstredend wird nicht die Existenz irgend eines bestimmten Baues oder Skelettes mechanisch erklärt; eben nur über das Allgemeine wird etwas gesagt, nicht über das Besondere.

Wir bezeichnen die somit beispielsweise erläuterte Methode der Forschung in Zukunft als Eliminationsmethode; sie hat ihr Analogon auf rein physiologischem Gebiet; wie Pfeffer sich treffend ausdrückt, bildet der Organismus hier in solchen Fällen »das Substrat für das Geschehen«.

Es wäre einfältig, wie es so oft geschieht, den Werth diesbezüglicher Forschungen zu bestreiten; selbst falls sie sich in Hinsicht auf Art der physikalischen Kräfte irrten (Zimmermann [38], auch diese Arbeit IV b, Anhang) oder die Quantität des Erklärbaren überschätzten (Pfeffer [21]), sind sie von hoher Bedeutung. Andererseits glaube ich, dass Dreyer letztere zu einseitig betont hat. Es liegt seinen Erörterungen die mehr oder weniger deutlich hervortretende Anschauung zu Grunde, dass das Leben eine Summe einzelner Probleme sei, deren jedes eliminirt, d. h. als Kombination der bekannten Physik und Chemie dargestellt werden könne, so dass zuletzt nichts mehr ungelöst bleibt. Das ist ja möglich; aber wissen wir, dass es so sein wird? und wäre, wenn es nicht so ist, die Eliminationsmethode, welche schließlich auf einen unlösbaren Rest führen würde, nicht zum mindesten ein großer Umweg? Müssen ihr nicht andere Methoden nebenher gehen?

Um in diesen Fragen Einsicht zu gewinnen, stellen wir nunmehr unsere Untersuchung auf etwas breiteren Boden:

Der biologischen Probleme sind wohl im Großen und Ganzen vier Gruppen:

1) Die Ermittlung der nicht vitalen Erscheinungen am lebenden Körper.

2) Die Ermittlung der Gesetzlichkeit des vitalen Geschehens am gegebenen Naturkörper (Entwicklungsmechanik — Roux)[1].

[1] Dieser Begriff umfasst streng genommen 1. und 2.

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

3) Die Ermittlung der Gesetzlichkeit hinsichtlich der Qualitäten der lebenden Naturkörper (Typen, Arten etc.).

4) Die Zweckmäßigkeit.

1) ist Objekt der Eliminationsmethode; das trotz aller Anstrengungen nicht gehobene, sondern erst recht deutlich aufgezeigte, wenn auch vielleicht nicht der Biologie allein, sondern aller menschlichen Wissenschaft eigene Problem der Zweckmäßigkeit setzen wir außerhalb des Rahmens kausaler Naturforschung[1]. Das Objekt unserer Untersuchung bilden also 2) und 3), und zwar fassen wir zunächst 2): d. i. die Gesetzlichkeit des vitalen Geschehens ins Auge.

Um über Ziel und Methode des so gekennzeichneten Forschungsgebietes Klarheit zu gewinnen, fragen wir die physikalische Forschung um Rath.

Gemeinsam allen physikalischen Theorien sind zunächst, wie aller Erkenntnis, die allgemeinen Formen des Anschauens und Denkens: in endgültiger Gestalt sind sie mathematische Theorien.

Gemeinsam ist ihnen ferner, wie wohl aller Naturerkenntnis, die Unterwerfung unter die mechanischen Principien, über deren Zahl und Natur man sich streitet[2]. Dieselben sind als allgemeinste Erfahrungen hinsichtlich der natürlichen (Bewegungs-)Erscheinungen anzusehen. Im Gegensatz zu den nothwendigen Apriorierkenntnissen der Mathematik erscheinen sie uns zufällig, d. h. wir sehen ihre Nothwendigkeit nicht ein.

Des Weiteren nun gabeln sich die Theorien der Physik in zwei große Gruppen:

Zunächst sehen wir in den Theorien elastischer und flüssiger Körper, in der mechanischen Wärmetheorie, in gewissen Theilen der Elektricitätslehre, und wenn wir die allgemeine Mechanik hierher rechnen wollen, auch in dieser Doktrinen vor uns, welche von einigen fundamentalen Thatsachen aus, denen nur bisweilen, hinsichtlich ihrer Allgemeingültigkeit nämlich, der Charakter der Hypothese anhaftet, durch Hineintragen der Analysis die Sekundärerscheinungen eines großen Gebietes entwickeln. Solche Fundamentalthatsachen sind

[1] Auf die Pseudoerklärungen der Zweckmäßigkeit gehe ich nicht ein. Selektion »erklärt« doch selbst vom Standpunkt des Darwinismus aus höchstens, warum nichts Unzweckmäßiges existirt, aber nie und nimmer, warum nun Zweckmäßiges da ist, wie es entstand.

[2] Außer den üblichen physikalischen Handbüchern vergleiche man namentlich die historisch-kritische Darstellung von Dühring. Des Weiteren sei der Leser zur Vertiefung des Folgenden auf die Werke Liebmann's sowie besonders auf P. du Bois-Reymond's »Grundlagen der Erkenntnis in den exakten Wissenschaften« hingewiesen etc. etc.

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

in der Wärmetheorie z. B. die beiden sogenannten Hauptsätze und zwei Sekundärerscheinungen, die durch sie, vorher scheinbar heterogen, erst Beziehung auf einander erhalten, sind beispielsweise die Natur der Ausdehnungskoefficienten und das Verhältnis zwischen Siedepunkt und Druck.

Die weitaus größere Zahl mathematisch-physikalischer Theorien aber, wie beispielsweise die Optik, die Theorie der Lösungen, die Gastheorie, zeigt diesen Charakter nicht. Nicht eine Thatsache ist hier der Ausgangspunkt, auch nicht eine Hypothese, sondern eine bewusste Fiktion. Das Aufstellen einer solchen ist ein der Begriffsbildung analoger Process: jedes Gebiet erzeugt mindestens einen Allgemeinbegriff, und aus diesem sind dann umgekehrt durch Hineintragen geeigneter, willkürlicher Elemente die Erscheinungen ableitbar; der »Elementarmechanismus«[1] gestattet, dieselben darzustellen[2], oder, wie Kirchhoff es nennt, zu »beschreiben«. Es folgt bereits aus dem Gesagten, dass der Elementarmechanismus zunächst nur für das Gebiet gilt, welches ihn erzeugte, ohne Rücksicht auf verwandte Gebiete; es folgt ferner daraus, dass Skrupel wegen seines etwa absonderlichen Charakters, abgesehen von den oben genannten mathematisch-mechanischen Einschränkungen, die wir mit Kant für Vorbedingungen der Erkenntnis überhaupt halten, unnöthig sind, wenn er nur das leistet, wozu man ihn erfand, und zwar vollständig und einfach. Wir sehen mit Leichtigkeit an Beispielen, dass die theoretische Physik wirklich so vorging: Ich brauche nur daran zu erinnern, dass die kinetische Gastheorie die Wärme in die fortschreitende Bewegung der Moleküle, die Theorie der Wärmestrahlung sie in die Schwingungen des Äthers verlegt, während die Theorie der Wärmeleitung noch immer den Wärmestoff verwendet; ich brauche ferner nur die Fernkräfte des Weber'schen Gesetzes zu nennen, um beide Theile obigen Satzes zu beleuchten.

Es wird nun zwar der Forschungsgeist weiter dringen wollen; er wird Beziehungen zwischen den Elementarmechanismen zu ermitteln suchen, wird versuchen sie auf einander zu reduciren und wird hierin vordringen, bis er auf eine Schranke unseres Erkenntnisvermögens stößt, auf ein »Ignorabimus«. Aber derartige Leistungen dürften nicht mehr der eigentlichen theoretischen Physik, sondern im wahren Wortsinn der Naturphilosophie zuzusprechen sein.

P. du Bois-Reymond schlägt für die letzte Art der Forschung, die er

[1] Nach P. du Bois-Reymond, an den wir uns hier überhaupt eng anlehnen.

[2] Wir vermeiden hier wie im Folgenden den unbestimmten Begriff des Erklärens.

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

selbst bezüglich der Fernkraft bethätigte, den Namen der metamechanischen, für die eigentlich theoretische Physik den Namen der mechanischen Forschungsrichtung vor, während er die Beiden vorangehende Periode der Wissenschaft, welche durch Beobachtung und Versuch die Erscheinungen ermittelt und zerlegt, als empirische bezeichnet. Indem auch wir uns diese Ausdrücke aneignen, wollen wir nur den großen Sinnunterschied betonen, den der Begriff der mechanischen Forschung bei du Bois-Reymond und in der oben citirten Arbeit Dreyer's besitzt: wir haben hier das Wort »Eliminationsmethode« an die Stelle gesetzt. Dagegen mag Roux's Entwicklungsmechanik Berührungspunkte mit der du Bois-Reymond'schen Auffassung des Wortes bieten.

Wir wollen das soeben Gelernte uns für unsere zweite biologische Problemgruppe: die Ermittlung der Gesetzlichkeit des vitalen Geschehens zu Nutze machen, und zwar handeln wir zunächst mit kurzen Worten über die möglichen Ziele der hierauf bezüglichen Forschung.

Wir sahen, dass es zunächst Aufgabe sein muss, falls wir von den erst erörterten Theorien, welche auf Thatsachen basiren, absehen, für ein gewisses Gebiet eine gleichgültig wie beschaffene Elementarvorstellung zu ermitteln, aus der sich dasselbe deduciren lässt. Eine solche Fiktion soll gleichsam die gedankliche Konstruktion des Gebietes ermöglichen, sie soll das Symbol für das reale Naturgesetz, die »Idee« (Liebmann) sein.

Wir sahen ferner, dass die Physik ihre Elementarmechanismen ohne Rücksicht auf andere Gebiete erfindet, und eben dieses ist uns außerordentlich wichtig, indem es uns schon jetzt die Eliminationsmethode als etwas Sekundäres erscheinen lässt; denn wer wird bestreiten wollen, dass die so räthselvollen Erscheinungen des Lebens auf Principvorstellungen führen können, die zunächst nur ihnen gemeinsam sind? Doch hierauf rekurriren wir später; zunächst betonen wir nur, so paradox und doch so resignirt es uns klingen mag, die Wesensähnlichkeit so beschaffener theoretischer Biologie mit dem Ideal der Forschung, der mathematischen Physik. Das heißt etwas realer gesprochen: gelingt es etwa der morphologischen Forschung, die Entwicklung eines Thieres aus irgend einer Grundannahme mathematisch zu entwickeln[1], so ist dieses Gebiet der mathematischen Physik ebenbürtig, gleichgültig welcher Art die Grundannahme sei.

Wir halten diesen Gedanken für sehr bedeutungsvoll, wohl liegt

[1] Dies ist etwa der Begriff der »Entwicklungsmechanik« bei Roux.

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

eine große Resignation darin, aber die Erkenntnis unserer Beschränktheit ist doch auch ein Erkennen.

Der Gedanke einer Erweiterung der physikalischen Grundfiktionen, an Stelle einer Auflösung in sie, wird dem Biologen stets gegenwärtig sein müssen; ja! die Chemie, welche übrigens einen wahren Elementarmechanismus erst höchstens andeutungsweise besitzt, giebt uns zugleich Veranlassung zu der Vermuthung, es möge der besondere Charakter eines biologischen Elementarmechanismus auch wohl der metamechanischen Analyse Stand halten, d. h. auf ein ihm eigenthümliches Ignorabimus[1] führen. Wer kann das Gegentheil wissen? Niemand! Und nur durch Gegenwärtighalten widersprechender Möglichkeiten schützt man sich vor Dogmatismus.

Doch wenn Obiges richtig, dann stehen wir ja bereits auf dem ersehnten Standpunkt, dann sind wir der mathematischen Physik ja schon ebenbürtig! Haben wir nicht den Darwinismus, haben wir nicht eine große Zahl von Micellar- und Molekulartheorien, hat nicht erst kürzlich Bütschli durch eine gewisse Annahme über den physikalischen Zustand der lebenden Substanz viele scheinbar heterogene Erscheinungsgebiete unter einen Hut gebracht?

Nur gemach! Abgesehen davon, dass Bütschli's Annahme eine physikalische, nicht eine vitale Hypothese ist, also streng genommen unser Problem in doppelter Hinsicht nicht berührt, auf alle Fälle aber der Eliminationsforschung angehört, abgesehen davon ferner, dass der Darwinismus keine Fiktion, sondern eine Hypothese zu sein behauptet, indem er seine besondere Art der Variationsvererbung[2] — die Akten sind darüber nicht geschlossen — doch als Thatsache aufzeigen will: nur das beliebige Erdenken einer Fiktion leistet auch nichts, sie muss erstens ein größeres Gebiet, und dieses zweitens einfach, vollständig und streng mathematisch zu deduciren gestatten. Ist eines dieser Postulate nicht erfüllt, so fällt der Werth des Elementarmechanismus (z. B. der Lichtstoff) sowohl wie derjenige der Hypothese (z. B. der Darwinismus), und wer wird

[1] Wir postulirten oben für die Grundvorstellungen der Physik die Unterwerfung unter die sogenannten »Principien« der Mechanik. Eben desswegen wird ja die ganze Physik als mechanische Forschung bezeichnet. Ob dieses Postulat auch für einen eventuellen Elementarmechanismus der Biologie gelten muss, wagen wir nicht endgültig zu entscheiden. Dass wir es glauben, zeigt der Titel unserer Studien, sowie die einleitenden Worte, welche dem ersten Theil derselben vorangestellt wurden (9).

[2] Die Annahme nämlich, dass neben dem individuellen Charakter die Tendenz in derselben Richtung unbegrenzt weiter zu variiren gleichzeitig vererbt wird (siehe besonders Wigand [34]).

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

behaupten, dass die Idioplasmafiktion Nägeli's, um von anderem noch weniger Ausgebauten abzusehen, auch nur einer der Forderungen genügt?

Wir besitzen noch keinen Elementarmechanismus von Werth in der Biologie, und erst recht sind wir, so ungern man es auch hören mag, von metamechanischer Forschung entfernt.

Der Gedanke aber, dass der geschilderte Standpunkt einst realisirt werde, ein Gedanke, auf den uns die Physik deutlich hinweist, wird uns nun werthvoll für die biologische Methodik. Die Methode der Elimination wäre als alleinige Forschungsart am Platze, wenn wir wüssten, dass völlige physikalisch-chemische Reduktion der Lebenserscheinungen möglich ist. Sonst wäre sie ein großer Umweg, denn höchstens als bleibenden Rest könnten wir dann das Vitale direkt angreifen.

Wir missachten die genannte Methode nicht, wenn wir behaupten, dass Anderes ihr zur Seite gehen und mit ihr zusammen die empirische Forschungsrichtung ausmachen muss: die denkende Beobachtung, und vor Allem der denkende Versuch.

Reden wir daher jetzt von derjenigen Methode der Forschung, die vor Allem berufen sein dürfte, uns zum Siege zu führen, von der Methode des Experimentes[1].

Das der morphologischen Forschung dienstbar gemachte physiologische Experiment besteht in einer willkürlichen Änderung des Zustandes des Versuchsobjektes; man wird nicht fehl gehen, wenn man sagt: die Energie desselben werde durch den Versuch vermehrt oder vermindert.

Es sind hier nun zweimal zwei Fälle zu unterscheiden:

Erstens kann die Veränderung des Zustandes durch physikalisch-chemische[2] oder durch physiologische Mittel[3] erfolgen.

Zum Anderen kann sie auf das Objekt als auf einen physikalischen Körper, oder als auf ein lebendes Wesen wirken, d. h. mechanisch oder physiologisch.

[1] Um die Einheitlichkeit der Darstellung zu wahren, unterlasse ich hier, wie im Vorigen, einen Hinweis auf verwandte Gedanken anderer Forscher. Was meinen Ausführungen mit denen Wilhelm Roux's und Anderer gemeinsam ist, und was nicht, wird der kundige Leser auch ohne fortdauernden Hinweis erkennen. Den Schriften genannten Forschers verdankt die morphologische Methodik sehr Bedeutendes (siehe auch [8]).

[2] Meine Wärme- und Druckversuche; Sadebeck's Versuch etc. etc.

[3] Meine Versuche über Doppelbefruchtung; Loeb's Amputationen etc. etc. Auch Bastardirung, auf die Kerner so großes Gewicht für Artbildung legt, ist ein mit physiologischen Mitteln ausgeführter Versuch.

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

Im ersteren Fall läge ein Objekt für die Eliminationsmethode vor; im zweiten das, was man Reiz nennt. Die Entscheidung ist nicht leicht, auch wir blieben bei unseren Druckversuchen unentschieden; man wird mit rein mechanischer Auffassung jedenfalls vorsichtig sein müssen[1]. Das Wort Reiz, der eigentlichen Physiologie entlehnt, scheint für die nicht-mechanische Kategorie auch hier am Platze, da das Wesentliche des Begriffs, die Inkommensurabilität von Grund und Folge auch hier vorliegt; die Gründe sind eben Veranlassungen, nicht Ursachen; auf nähere Analyse des Reizbegriffes soll hier nicht eingegangen werden.

Die Methode des Experimentes wird die Erscheinungen sichten und analysiren lehren; sie wird sich zunächst mit Ermittlung dessen begnügen, was ich prospektive und retrospektive Beziehungen nannte, damit zugleich in dem indifferenten Ausdruck Beziehung andeutend, dass es sich retrospektiv nicht gleich um Causales (das im Wesen des Organismus liegen dürfte), sondern um Ermittlung bloßer Bedingungen handeln kann.

Meine Versuche mit Wärme und Druck deckten beiderlei Beziehungen auf: es zeigte sich retrospektiv, dass der Furchungstypus von Äußerem abhängig, keine »Selbstdifferenzirung« (Roux) ist, es zeigte sich prospektiv, dass er ohne Bedeutung sei; und des Allgemeinen lernten wir aus dieser Beziehung, dass die Entwicklung von einem eigenartigen korrelativen Princip beherrscht werde, welches der einzelnen Zelle, die sowohl den ganzen Körper (wenn isolirt) als auch jeden Theil eines ganzen Körpers (wenn im Verbande) zu bilden befähigt ist, ihr Los anweist. Wir sagten in diesem Sinne, das Schicksal (die prospektive Beziehung) der einzelnen Furchungszelle sei eine Funktion der Lage. Ähnlich bei Loeb: beeinflusst er Organbildung durch Schwerkraft, so wird retrospektiv eben diese Beziehung als solche aufgedeckt, prospektiv lernen wir, dass der Polyp, an welchem die heteromorphe Neubildung entsteht, eben nicht nur einer Prolifikationsweise fähig ist, sondern mehrfache Beziehung zum Ganzen haben kann, wie ich das an anderem Orte ausführte (6, 7).

Unser Gedankengang war bis jetzt ein zwiefacher: wir gingen von einer vorurtheilslosen Werthprüfung der Forschungsmethoden, welche uns in der Morphologie vorliegen, aus; während wir mit der historischen Methode verhältnismäßig leicht fertig wurden, und einsahen, dass sie im Einzelnen gar keine Methode für sich, sondern eine hypothetische

[1] Eine solche liegt natürlich vor, wenn z. B. die Seeigeleier durch den Druck überhaupt deformirt wurden; man gewinnt damit aber nichts. Sonst möchte ich keinen Experimentalfall mit Sicherheit hierher rechnen.

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

Beschreibung, also der rein deskriptiven Methode zuzuzählen sei, verursachte uns die Erörterung der beiden übrigen Forschungsarten, der mechanischen (besser »eliminirenden«) und der experimentirenden größere Schwierigkeiten.

Hier musste ein neuer Gedankengang als Direktive einsetzen: wir begannen mit Klassifikation und Erörterung der morphologischen Probleme selbst.

Der erste Gang unserer Gedanken ist nunmehr abgeschlossen: wir haben die vorliegenden Methoden der Forschung nach Wesen und Ziel erörtert; der zweite jedoch, der Anfangs als Aushilfe erschien und sich dann immer wesentlicher gestaltete, so dass er bald zur Hauptsache, und das ursprüngliche Objekt zum Anhängsel ward, ist noch nicht erledigt, denn, nachdem wir nunmehr das mögliche Ziel und die Methodik derjenigen Forschung erörtert haben, welche die Ermittlung vitaler Gesetzlichkeit am gegebenen Körper zur Aufgabe hat, erhebt sich sogleich die Frage nach dem Wesen eines anderen Problems der morphologischen Forschung, zu dessen Lösung bisher höchstens tastende Versuche, geschweige denn eine Methode vorliegt. Eben Letzteres wird uns hier gestatten, unserer zweiten Gedankenfolge nunmehr allein, ohne Rücksicht auf die erste, nachzugehen. Dieses mag nun noch mit kurzen Worten geschehen.

Wie kommt es, dass differente Formen der lebenden Körper existiren, Arten, Gattungen, Typen? können wir deren Nothwendigkeit erkennen? kurz, was ist das Wesen der Wissenschaft von den systematischen Kategorien?

Dass uns die von Dreyer erörterte Methode der Elimination hier im Stich lassen muss, ist ohne Weiteres klar, wir werden das, wie gesagt, nicht mehr im Einzelnen betonen. Aber auch die Methode der Physik, der Wissenschaft der Quantität, muss hier versagen.

Die Frage lautet hier kurz: wesshalb existiren so und so viele Qualitäten (im Sinne von »differente Körper« verstanden)[1].

Dem Darwinismus war und musste die Form unwesentlich sein; sie war ihm ein Zufallsprodukt, deren er sich unbegrenzt viele denken konnte; die Systematik — dieses Wort im weitesten Sinne genommen — konnte ihm nur sekundäres Interesse haben, er vermochte principiell nichts Neues aus ihr zu lernen. Das Wesentliche

[1] Man kann unter dem Namen »Qualitätsproblem« auch die Frage begreifen, warum dieser Körper diese, jener jene Eigenschaften zeigt. Dieses unlösbare, die Psychologie und Erkenntnislehre streifende Problem erörtern wir hier nicht, obschon es auch bei morphologischen Dingen in Frage käme; siehe auch Wigand (34) Bd. II.

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

dabei ist also dieses: dem Darwinismus sind unbegrenzt viele Formen ohne Gesetzlichkeit denkbar.

Wie steht es denn nun mit dem »Antidarwinismus«? Zunächst ist zu bemerken, dass dies kein positiver, sondern ein negativer Begriff ist. Daraus folgt, dass es sich für ihn nicht um Positives, sondern nur um principielle Möglichkeiten handeln kann.

Welches sind nun diese? Offenbar giebt es drei:

1) Es können die Formen sämmtlich nach Zahl und Gesetz vorgeschrieben sein, oder

2) nach Gesetz aber ohne Zahl, d. h. es wären unbegrenzt viele möglich, oder

3) zum Theil nach Gesetz ohne Zahl, zum Theil nach Gesetz mit Zahl.

Wenden wir uns nun einmal, wie oben an die Quantitätswissenschaft, an die Physik, so hier an die Qualitätswissenschaft, an die Chemie, wobei wir die Voraussetzung machen, es sei erkannt, dass es nur eine bestimmte Zahl von Elementen geben könne[1]. Wir wissen andererseits, dass es eine unbegrenzte Anzahl von Verbindungen geben kann, die aber gewissen Gesetzen — z. B. dem der multiplen Proportionen — unterworfen sind. Wir hätten also hier unseren Fall 3: die differenten Körper sind zum Theil nach Zahl und Gesetz, zum anderen nur nach Gesetz bestimmt. Wäre Ähnliches nicht in der Morphologie denkbar: könnte man nicht einst erkennen, dass gewisse Kategorien (etwa die Typen) nur in bestimmter Zahl existiren können, wie man dies für die Krystallsysteme einsah, während andere Kategorien (etwa die Arten) unbeschränkt möglich sind, wennschon sie gewissen Gesetzen genügen müssen?

Dass wir zu einer solchen Erkenntnis befähigt sind, zeigt die Krystallographie und (zum Theil problematischerweise) auch die Chemie; wir lösen diese gleichsam quantitativ auf[2].

[1] Auch die Theorien der Krystallstruktur dienen hier zu guter Veranschaulichung; siehe z. B. Ostwald, Lehrbuch der allgemeinen Chemie. I.

[2] Wie die quantitative Wissenschaft (Physik) auf das Studium gewisser Funktionen führt, so führt die qualitative Theorie auf Vergleich von Funktionsformen, und innerhalb dieser auf Vergleich der Konstanten. In ihr werden die Konstanten der quantitativen Theorie also zu Variablen. Eben hierin liegt die Reduktion des Qualitativen auf Quantitäten, wie überhaupt ja Reduktion auf Analysis Zurückführen auf Quantität bedeutet. Ich bitte hiermit die Betrachtungen zu vergleichen, welche His auf p. 212 und 213 seiner klassischen Körperform angestellt hat. Denken wir uns seine »Wachsthumsformeln« etwa durch

$$F[x, y \ldots; \varphi(a)] = 0. \quad F[x, y \ldots; \varphi(b)] = 0 \ldots\ldots \text{etc.}$$
$$F[x, y \ldots; \psi(a)] = 0. \quad F[x, y \ldots; \psi(b)] = 0 \ldots\ldots \text{etc.}$$
$$\text{etc.} \qquad\qquad \text{etc.} \qquad\qquad \text{etc.}$$

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

Warum aber nun im gegebenen Falle gerade dieses oder gerade jenes Gesetz die Qualitätsbildung beherrscht, und warum es in allen oder nur in einigen seiner Möglichkeiten realisirt ist, das ist allerdings eine andere Frage, die, so weit es sich um mathematische Nothwendigkeiten handelt, der Erkenntnistheorie zufällt, im Übrigen aber transcendenter Natur sein dürfte, wie diejenige nach dem Grund der Naturgesetze überhaupt.

Wir glauben durch diese freilich sehr aphoristischen Ausführungen gewisse Ansichten Wigand's (34, Bd. II) berichtigt und die Möglichkeit einer freilich beschränkt gearteten Wissenschaft der Qualität dargethan zu haben.

Somit ist auch unsere zweite Gedankenreihe erledigt.

Wir sind am Ende. Warnen sollten diese Zeilen vor jeder Einseitigkeit und vor jeder Dogmatik; sie sollten zeigen, wie unermesslich unser Gebiet ist, und wie wir dennoch gewisse Wege der Forschung in abstrakter Weise skizziren können, sobald wir uns an unser Erkenntnisvermögen wenden und an die Geschichte der Wissenschaft, welche sein Spiegelbild ist.

Scheinbar ohne Grenzen schien uns das Gebiet der Biologie; es umfasste nicht nur die anorganischen Wissenschaften, wir stellten als möglich und als steter Erwägung bedürftig hin, es würde sie vielleicht einst wesentlich erweitern. Und nun war dies gar nur die eine Seite, welche uns die Erscheinungen des Lebens darbieten.

Zürich, Juni 1892.

Litteraturverzeichnis.

1. R. S. Bergh, Kritik einer modernen Hypothese von der Übertragung erblicher Eigenschaften. Zool. Anz. XV.
2. G. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886. Kapitel VII.
3. L. Chabry, Contribution à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1887.

gegeben, so wären also zunächst die φ, ψ etc., sodann innerhalb jedes die a, b etc. zu vergleichen, resp. als variabel anzusehen; a, b etc. sollen dabei beliebige ursprünglich konstante Ausdrücke bedeuten. Man wolle übrigens in Obigem eine ganz abstrakte Betrachtung sehen; dass ich stets $F[\ldots]$ geschrieben habe und nicht etwa auch $G[\ldots]$ etc., involvirt zwar eine besondere Annahme, ist hier jedoch nur der Vereinfachung halber geschehen. Eine gute Erläuterung dieser hier nur angedeuteten Gedanken dürfte u. A. die elastische Theorie isotroper und anisotroper Körper darbieten.

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

4. L. Chabry, Production expérimentale de la segmentation bornée au noyau. Soc. de Biolog. No. 26.
5. F. Dreyer, Ziele und Wege biologischer Forschung. Jena 1892.
6. H. Driesch, Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Zool. Jahrb. Abth. f. Syst. V.
7. H. Driesch, Die Stockbildung bei den Hydroidpolypen und ihre theoretische Bedeutung. Biol. Centr. XI.
8. H. Driesch, Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie. Jena 1891.
9. H. Driesch, Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. Diese Zeitschr. Bd. LIII.
10. H. Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogenie. Mémoires de la soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève. XXVI.
11. H. Fol, Sur l'origine de l'individualité chez les animaux supérieurs. Arch. des scienc. phys. et nat. III Pér. Vol. X.
12. H. Fol, Die Centrenquadrille, eine neue Episode aus der Befruchtungsgeschichte. Anat. Anz. VI.
13. P. Hallez, Recherches sur l'embryologie des Nématodes. Paris 1885.
14. O. Hertwig, Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena 1884.
15. O. Hertwig, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVI.
16. O. Hertwig, Urmund und Spina bifida. Ebenda. Bd. XXXIX.
17. O. u. R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äußerer Agentien. Jenaische Zeitschr. 1887.
18. Lamarle, Sur la stabilité des systèmes liquides en lames minces. Mém. de l'Acad. de Belgique. XXXV et XXXVI.
19. J. Loeb, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. I u. II. Würzburg 1891 u. 1892.
20. E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.
21. W. Pfeffer, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen. Abh. der sächs. Ges. der Wissensch. 1890.
22. E. Pflüger, Über die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. Dritte Abhandlung. Pflüger's Archiv. Bd. XXXIV.
23. J. Plateau, Statique des liquides. 1873.
24. A. Rauber, Neue Grundlagen zur Kenntnis der Zelle. Morph. Jahrb. VIII.
25. W. Roux, Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig 1883.
26. W. Roux, Über die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipzig 1883.
27. W. Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. III. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1885.
28. W. Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. V. Virchow's Arch. CXIV.
28a. Sadebeck, Berichte über die Sitzg. der Gesellsch. für Botanik. Hamburg 1887. 3. Heft.
29. E. Selenka, Zoologische Studien. II. Leipzig 1881.
30. E. Selenka, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. IV. Wiesbaden 1883.

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

31. E. Strasburger, Über Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche. Jena 1888.
32. F. Vejdovský, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. II. Prag 1891.
33. M. Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflüger's Arch. LI.
34. A. Wigand, Der Darwinismus und die Naturforschung Newton's und Cuvier's.
35. E. B. Wilson, The development of Renilla. Phil. Transact. R. S. 1883.
36. E. B. Wilson, Journ. of Morph. Im Erscheinen.
37. Ch. O. Whitman, Embryology of Clepsine. Quart. Journ. of Microsc. Science. XVIII.
38. A. Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Heft 2.

Erklärung der Abbildungen.

(Alle Figuren sind mit dem Abbé'schen Zeichenapparat angefertigt.)
Fig. *A*—*C* normale Furchung von Echinus. Kopien nach Selenka.

Tafel I—III.

Fig. 1—10 zu Theil III b (Theilbildungen, Echinus).

Fig. 1. Drei Zellen des Vierstadiums; die normale Lagerung ist erhalten. Apochr. 16 mm. Oc. 4.

Fig. 2. Dasselbe Ei typisch in 12 Zellen ($^3/_4$ 16-Stadium) getheilt. D* Oc. 2 (gab typischen Pluteus mit voller Symmetrie).

Fig. 3. Eine Zelle des Vierstadiums isolirt. Apochr. 16 mm. Oc. 4.

Fig. 4. Dieselbe in zwei Theile zerfallen ($^1/_4$ Achtstadium). do.

Fig. 5. In vier Theile, typisch ($^1/_4$ 16-Stadium). do.

Fig. 6. In acht Theile, typisch ($^1/_4$ 32-Stadium). do.

Fig. 7. Andere Zelle des Vierstadiums, atypisch in vier gleiche Theile zerfallen. A. Oc. 4.

Fig. 8. Zwei Zellen des Achtstadiums. A. Oc. 4.

Fig. 9. Dieselben haben je eine Mikromere abgeschnürt ($^1/_4$ 16-Stadium, vom animalen Pol). do.

Fig. 10. Weiter typisch in 12 zerfallen. do.

Fig. 11—38 zu Theil IV a (Wärmeversuche).

Fig. 11. Ei von Echinus, in 26° C. zerrissen zweigetheilt. D* Oc. 2.

Fig. 12. Dasselbe in vier. do.

Fig. 13. Dasselbe in acht. Verlagerung der Zellen. do. (Dieses Ei besaß am 16-Stadium eine Mikromere.)

Fig. 14. Anderes Ei von Echinus; wie Fig. 11. Membran fortgelassen. do.

Fig. 15. Dasselbe in vier. do.

Fig. 16. Dasselbe in acht; wie Fig. 13. do.

Fig. 17. Dasselbe in 16 nahezu gleiche Zellen getheilt. D* Oc. 4.

Fig. 18. Ein Achtstadium von Echinus in Wärme, von dem nur ein Zellenpaar atypisch liegt. D* Oc. 2. Gab trotzdem 16 gleiche Zellen.

Fig. 19. Vierstadium von Sphaerechinus, deutlich in zwei Portionen gesondert; Zellenanschluss innerhalb der Portion aber eng. Membran fortgelassen. A. Oc. 2.

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

Fig. 20. Dasselbe in acht. do.

Fig. 21. Recht atypisches Achtstadium von Echinus. D* Oc. 2.

Fig. 22. Achtstadium von Sphaerechinus, in welchem zwei Zellenpaare atypisch gelagert. Membran fortgelassen. D* Oc. 4.

Fig. 23. Ähnliches Stadium in anderer Ansicht. do. do.

Fig. 24. Anderes Achtstadium von Sphaerechinus mit nur einem atypischen Zellenpaar. do. do.

Fig. 25. Dasselbe Ei in 16 Zellen mit nur einer Mikromere. do. do.

Fig. 26. Ein 16-Stadium von Sphaerechinus mit zwei Mikromeren. do. do.

Fig. 27. Ähnliches Stadium von Echinus. Die Mikromeren verschieden groß. do. do.

Fig. 28. Stadium von 16 annähernd gleichen Zellen von Echinus. do. do.

Fig. 29. Dasselbe Ei in 32 Zellen; nur oberer Pol mit sechs Mikromeren gezeichnet. do. do.

Fig. 30. Stadium von 16 gleichen Zellen, die in vier Portionen geordnet sind. Echinus. do. do.

Fig. 31—38. Pathologische Furchung in Wärme. Echinus; siehe Text. Fig. 31—37 D* Oc. 2. Fig. 38 Oc. 4. Membran fortgelassen.

Fig. 39—68 zu Theil IV b (Druckversuche, Echinus).

Fig. 39—44 stellen die Dimensionsänderungen von Eiern derselben Befruchtung unter Druck dar, wie sie in größerer Entfernung von der Borste horizontal zunehmen. Fig. 39. Nicht deformirt. Fig. 41. Man sieht die Membran noch eben unterschieden. Fig. 42. Die Membran liegt eng an. Alles bei Apochr. 16 Oc. 4 gezeichnet.

Fig. 45, 46. Membran geplatzt, entlässt das Ei; bei Fig. 46 liegt sie der linken Hälfte eng an. do.

Fig. 47. Ei mit Membran. 4-Stadium. Apochr. 16. Oc. 4.

Fig. 48. Dasselbe in acht. do.

Fig. 49. Dasselbe in 16. do. D* Oc. 2.

Fig. 50. Achtstadium mit Membran, eine Zelle innen. Apochr. 16. Oc. 4.

Fig. 51. Typisches 16-Stadium mit Membran. D* Oc. 2.

Fig. 52. Stadium von 16 gleichen Zellen, mittelstarker Druck. D* Oc. 2.

Fig. 53. Ähnlich. do. Membran fortgelassen. Illustrirt zugleich den Habitus von Eiern wie Fig. 49 und 51 nach Aufhören des Druckes.

Fig. 54. Segmentation bornée au noyau (Chabry). Apochr. 16. Oc. 4.

Fig. 55. Dasselbe, nur theilweise. D* Oc. 2.

Fig. 56. Ei ohne Membran unter Druck. Vierstadium. Apochr. 16. Oc. 4.

Fig. 57. Dasselbe nach Aufhören der Druckwirkung. do.

Fig. 58. Achtstadium ohne Membran unter Druck. do.

Fig. 59. Achtstadium ohne Membran nach Aufhören der Wirkung. do.

Fig. 60. Die Zellen schließen wieder an einander. Dieses Ei bildete zwei Mikromeren, wie angedeutet; alle mit x bezeichneten Zellen theilen sich über einander in gleiche Theile. do.

Fig. 61. 16-Stadium ohne Membran unter Druck. do.

Fig. 62. Dasselbe Ei nach Aufhören der Wirkung; die Zellen mehr gerundet. x wie in Fig. 60. do.

Fig. 63. Ei ohne Membran, nach Aufhören der Wirkung; nur zwei Zellen liegen außerhalb der Platte. D* Oc. 4.

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

Fig. 64. Ähnlich. Apochr. 16. Oc. 4. Dieses Ei gab Zwillinge.

Fig. 65—67. Interessanter, im Text näher erörterter Fall sehr abnormer Furchung. Apochr. 16. Oc. 4.

Fig. 68. Blastula, daraus hervorgegangen, im Umriss. Die Verzerrung glich sich aus und sie ward typischer Pluteus.

Fig. 69—78 zu Theil V (Doppelt befruchtete Eier).
(Alles Echinus bis auf Fig. 76—78.)

Fig. 69. Achtstadium der normalen Doppelfurchung, einen Ring darstellend. D* Oc. 4.

Fig. 70. Dasselbe Ei in 16; zwei Ringe über einander. do.

Fig. 71. 32 gleich Doppelsechzehnstadium desselben Eies. do.

Fig. 72. Tetraedrisches Vierstadium. A. Oc. 4.

Fig. 73. Dasselbe Ei in acht Zellen getheilt. D* Oc. 2.

Fig. 74. Dasselbe in 16 Zellen, zu vier Packeten geordnet. Bildete bei x (also im Ganzen sechs) Mikromeren. D* Oc. 4.

Fig. 75. Anderes Stadium von 16 Zellen; bildete bei M (also im Ganzen vier) Mikromeren. do.

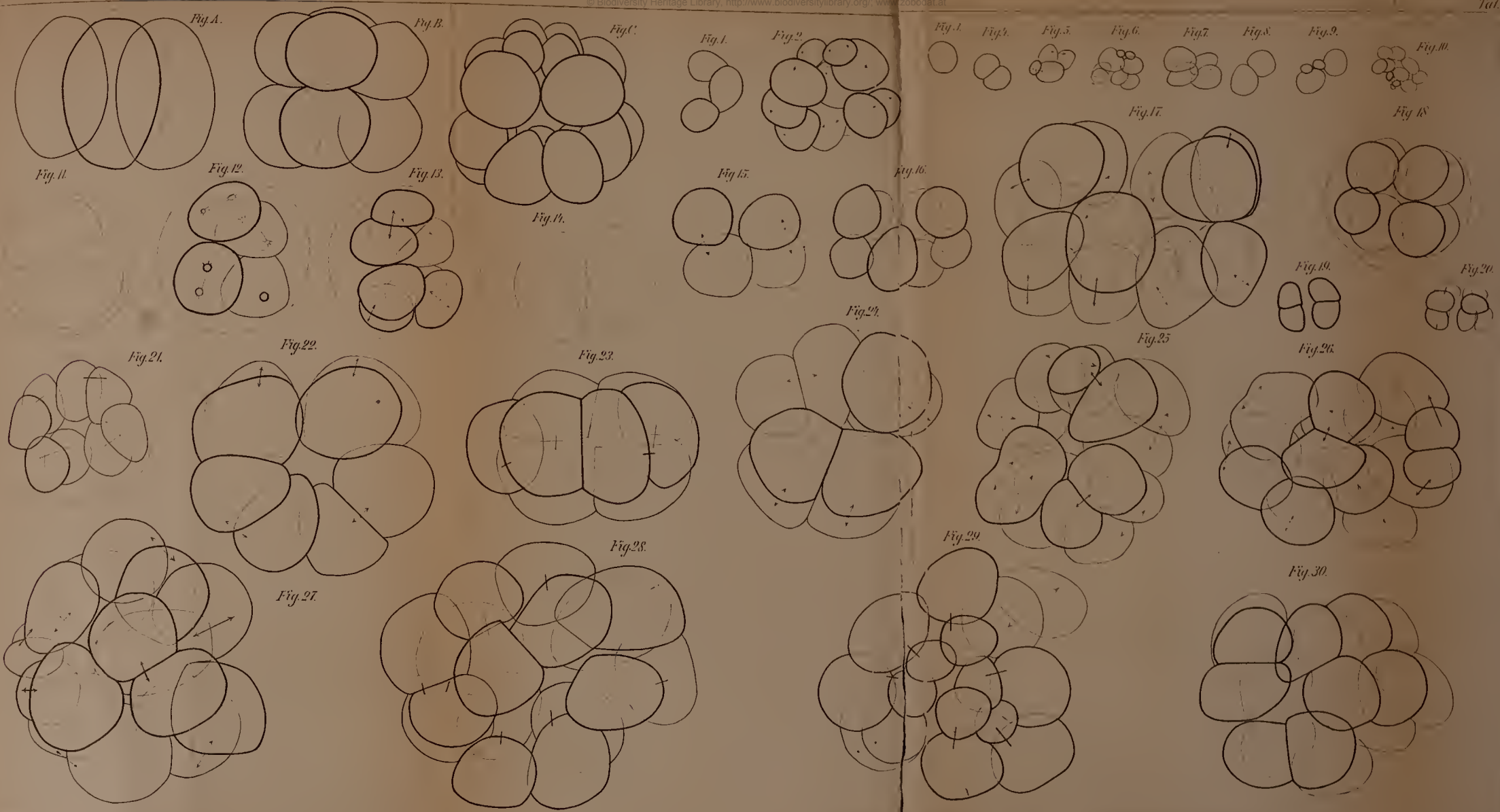
Fig. 76. Tetraedrisches Vierstadium von Sphaerechinus. A. Oc. 4.

Fig. 77. Dasselbe Ei in 16 Zellen getheilt, die typisch in vier Packete geordnet sind. do.

Fig. 78. Dasselbe abgefurcht. Die Packete sind noch deutlicher. Dieses Ei allein gab vier Blastulen den Ursprung. do.

Striche oder Doppelpfeile, welche zwei Zellen verbinden, bezeichnen deren gemeinsamen Ursprung aus einer. Die in den Doppelfurchungsbildern angebrachten Farben weisen auf gemeinsame Abstammung von einer der vier ersten Zellen zurück.

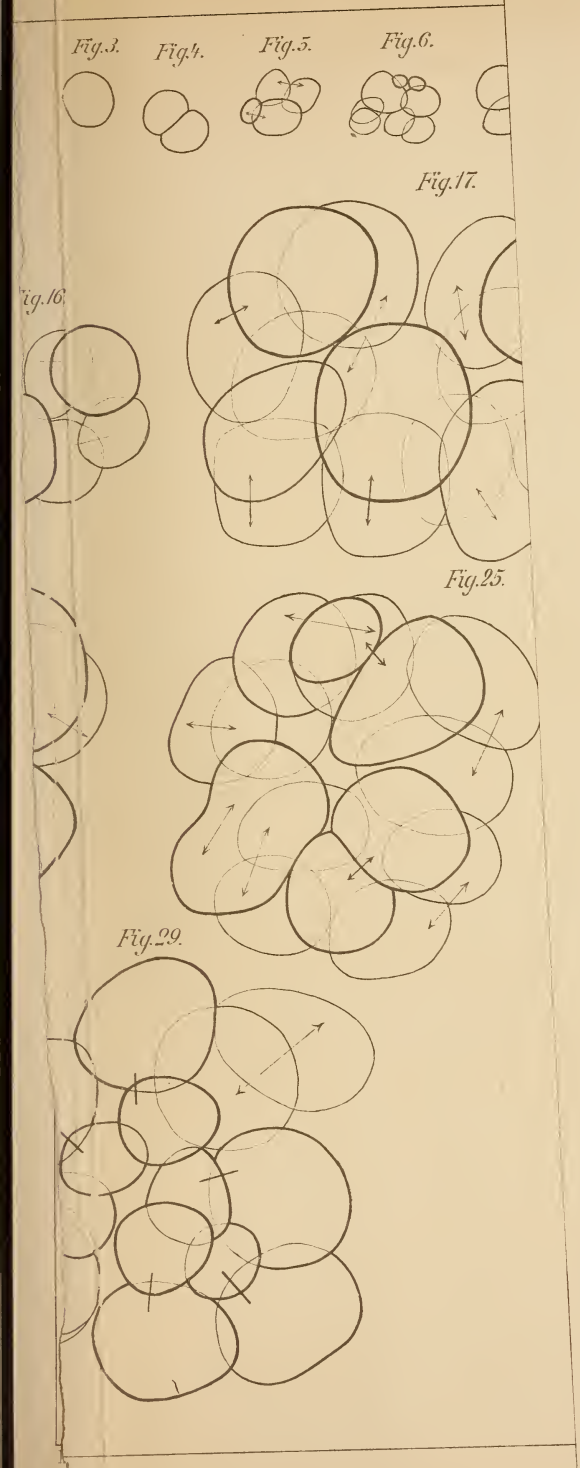
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

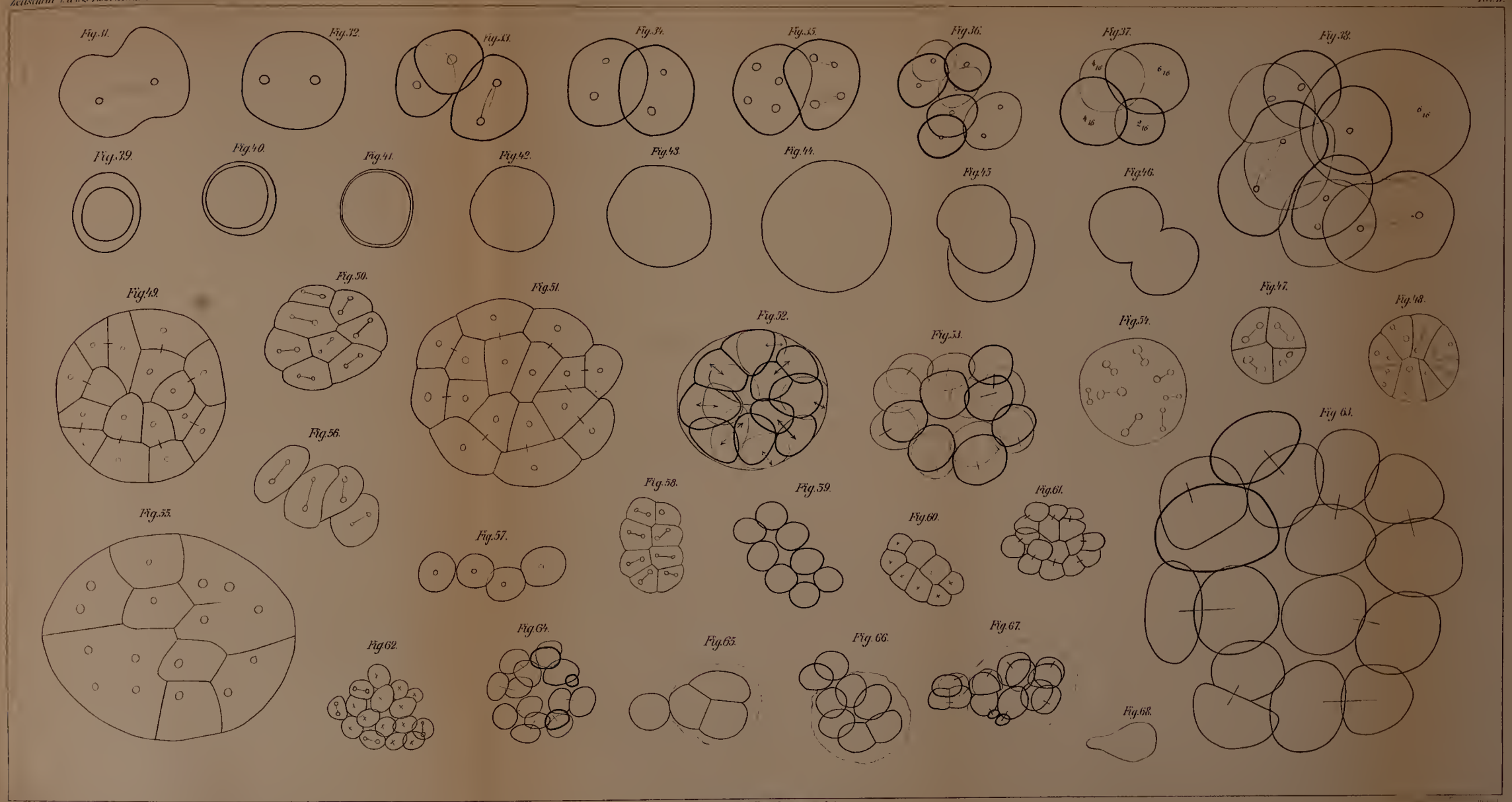
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

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



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

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

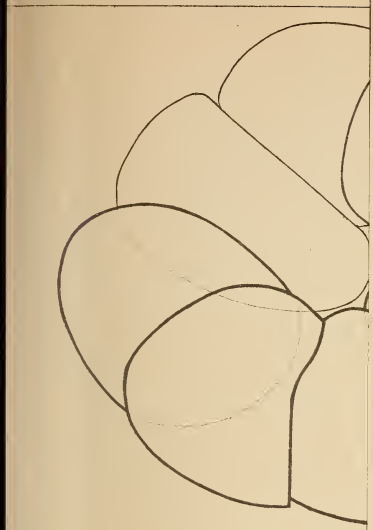


H. Driesch del.

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

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

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



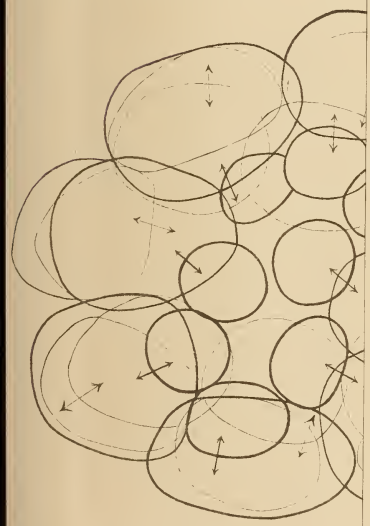
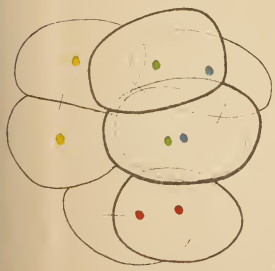


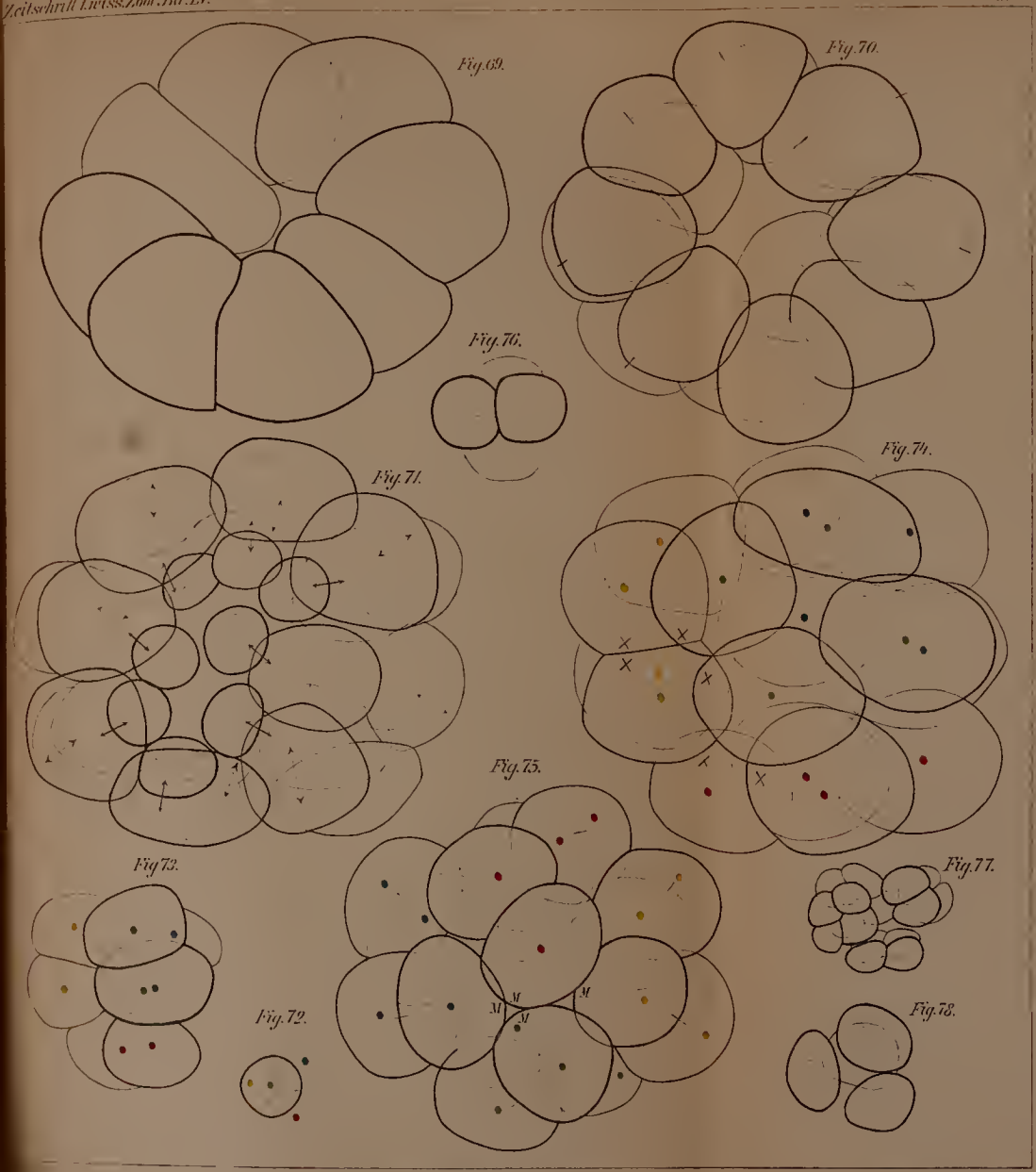
Fig 73.



Fig

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

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



Wilh. Engelmann

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1882-1893

Band/Volume: 55

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

Artikel/Article: Entwicklungsmechanische Studien 1-62