

Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese.

Von

Hans Driesch.

Mit 13 Figuren im Text.

Eingegangen am 23. Mai 1896.

Aus dem Umstande, dass im abgefurchten Echinidenkeim nicht nur die Kerne beliebig in ihrer Lage vertauschbar sind, sondern dass ihm sogar Plasmaportionen in beliebiger Weise, sei es vor oder nach Beginn der Furchung, entnommen werden können, ohne dass die normale Entwicklung gestört wird, könnte man glauben den Schluss ziehen zu dürfen, dass es eine letzte, nicht weiter analysirbare, »vitale« Grundeigenschaft jedes nicht gar zu kleinen mit Kernen versehenen Keimtheiles sei, Entwicklung zu ermöglichen. Solche Aussage wäre aber nicht nur ziemlich inhaltsleer, sie wäre auch in einer wesentlichen Beziehung ungenügend und dazu — falsch.

Sie wäre inhaltsleer, da mit ihr den beobachteten Thatsachen nicht viel mehr als ein anderer Ausdruck gegeben wäre, der in keiner Hinsicht mehr Einsicht böte als zu sagen: wenn man Ei-plasma und Kerne dem Ei beliebig nimmt oder letztere beliebig vertauscht, entsteht gleichwohl eine normale Larve.

Sie wäre ungenügend in Bezug auf das Causalitätspostulat, da sie keinen zureichenden Grund für die typische Lokalisation der mit den Organbildungen beginnenden typischen Differenzirung böte; typisch lokalisirte Wirkungen können aber nur aus typisch lokalisirten Ursachen folgen, ganz gleichgültig, ob man letztere vorwiegend nach innen (»Bedingungen oder Konfiguration des Systems« im Sinne der Physik) oder nach außen (echte Ursache, Reiz, Auslösungsanstoß)

verlegt, ganz gleichgültig ferner, ob man die Existenz völlig unbekannter »vitaler« Gesetzlichkeiten vermuthet oder nicht.

Falsch endlich wäre unsere schnellfertige Aussage, da es Eier giebt, für welche sie nicht gilt, welche vielmehr einen deutlich differenzirten Bau des Plasmas besitzen, dem sich nicht ohne Schädigung der Entwicklungsvorgänge Theile entnehmen lassen, mag man auch, wie WILSON es bei Nereis that¹⁾, die Kerne in ihm verlagern können, ohne mehr als ganz geringfügige Abnormitäten (acht anstatt vier Makromeren) zu erhalten.

Aus dieser deutlich sichtbaren Existenz von typischer Eiplasmadifferenzirung mit deutlich erkennbaren Folgen bei manchen Eiern ist das Dasein eines Eiplasmabaues wenigstens einfachster Art zu folgern auch für Fälle, wo er auf den ersten Blick nicht vorhanden scheint, es sei denn, man wollte für die eine Thierform diese, für die andere jene Art des Entwicklungsgeschehens annehmen.

Will man das nicht, so ist zu sagen wie hier; so ist ferner die Thatsache der normalen Entwicklung aus Keimbruchstücken ebenfalls auf Grund der Existenz eines Eibaues, dem bei den hier in Betracht kommenden Formen eine besondere Regulationseinrichtung zuzuschreiben ist, welche das typische Ganze des Eibaues nach Defekten wieder herstellt, zu begreifen.

Die in allen Fällen vorhandene Existenz einer Organisation des Eiplasmas, die sich natürlich auf den abgefurchten Keim als Ganzes überträgt, haben wir also auf mehrfachen Wegen sicher begründet, während das von mir sonst immer nur auf dem Causalitätswege, unserem zweiten, geschehen war, indem ich sagte, »dass wir eine Ungleichheit im Bau der Blastula heranziehen müssen, auch in Fällen, wo ihr Vorhandensein noch nicht konstatirt ist; wenigstens gilt das, sobald äußere Faktoren experimentell ausgeschlossen sind. Denn ein durchaus gleichartiges Gebilde kann sich nicht aus sich selbst ungleich verändern«²⁾.

¹⁾ Archiv für Entwicklungsmechanik (im Folgenden citirt als A. E. M.). Bd. III. Heft 1.

²⁾ Vgl. meine »Analytische Theorie« (A. Th.) pag. 32. Im Angesicht dieser Stelle (von 1894) (von zahlreichen ähnlichen früheren und späteren Erörterungen ganz abgesehen) steht ROUX nicht an, kürzlich noch (A. E. M. III. pag. 456) zu schreiben: nach mir könne ja »aus einem indifferent (kugelig) gestalteten Komplex von lauter gleichen Zellen auf einmal wie durch einen deus ex machina etwas in typischer Weise Gestaltetes entstehen«!! Das Citat allein genüge!

1. Von den Stufen der Eiorganisation.

Untersuchen wir jetzt etwas näher, was wir über die Plasmaorganisation der Eier (und der abgefurchten Keime) wissen. Die bedeutsamste Thatsache scheint mir hier zu sein, dass wir von einer Stufenfolge der Organisationshöhe reden können.

Dem Ei der Echinodermen, des Amphioxus, der Ascidien, Fische und Medusen kommt offenbar ein ziemlich einfacher Eibau zu, sonst wären Bruchstücke von ihm wohl nicht, wie die Versuche gezeigt haben, so schnell zum Ganzen in verkleinertem Maßstabe umgestaltbar. Aber selbst schon unter den Eiern der hier genannten Thiere finden sich abgestufte Differenzen, indem sich nämlich die isolirten Blastomeren der Seeigel und Ascidien mehr oder weniger so abfurchen, wie sie es im Keimganzen gethan haben würden, diejenigen des Amphioxus bisweilen auch, die Blastomeren von Fisch und Meduse aber nie, was darauf schließen lässt, dass bei den Eiern der beiden erstgenannten Formen die Regulation des Baues wohl nicht gar so schnell vor sich zu gehen vermag. Später geht sie hier aber wohl auch vor sich, denn sonst gelänge die Aufzucht proportional verkleinerter ganzer Pluteus- und Ascidienlarven wohl nicht.

Die hier mitgetheilten Fälle von Eiern, welche verkleinerte Ganzentwicklung von Bruchstücken gestatten, geben uns Veranlassung, schon an dieser Eingangsstelle vor einem oft begangenen Fehler ein für allemal zu warnen: es darf aus ausgeprägter, typischer Regelmäßigkeit des Furchungsverlaufs nicht ohne Weiteres auf eine hohe Komplikation des Eibaues und, als Folge einer solchen, auf irgend eine beschränkte Specificifikation der durch die Furchung entstandenen Produkte in Hinsicht der Entwicklungspotenzen geschlossen werden¹⁾:

¹⁾ O. ZUR STRASSEN neigt dazu (A. E. M. III, 2) freilich noch mit einiger Reserve. — Da ich in einer früheren Studie (A. E. M. III, 3) zu dem ROUX'schen »Cytotropismus« einmal Stellung genommen habe, möchte ich auch zu der Verwendung, die ZUR STRASSEN in seiner gründlichen Arbeit von ihm macht, Einiges bemerken. Nothwendig erscheint mir auch in den von diesem Forscher namhaft gemachten Fällen von Zellumordnungen die Annahme der Existenz echten »Tropismus'« (besser: Taxis), d. h. von durch ausgeschiedene diffundirende Stoffe vermittelten Bewegungsarten (= Chemotaxis) in keiner Weise, vielmehr recht künstlich. — ZUR STRASSEN diskutirt eingehend den Antheil von Oberflächenspannung an Zellumordnungen, um sodann in polemischem Tone zu behaupten, damit allein reiche man nicht aus wegen des typisch Geregelteten dieser Ordnungen. Darin stimme ich ganz mit ihm überein, Oberflächenspannungsgesetze

das Seeigel- und das Ascidienei zeigen wahrlich eine charakteristisch ausgeprägte Furchung, während wir soeben daran erinnerten,

im Allgemeinen erklären nur den allgemeinen Konfigurationstypus von Furchungsbildern. Wie nun aber, wenn jede Zelle aktiv ihre Oberflächenspannung lokalisiert verändern, regeln könnte? Dann wären auch die Gleitbewegungen und Verwandtes lediglich durch Oberflächenkräfte lokalisiert geregelt. Solche Vorgänge scheinen mir in allen von ZUR STRASSEN als »cytotropisch« in Anspruch genommenen Fällen vorzuliegen; sie wären mit der Richtigkeit meiner Vermuthung also, wie die Roux'schen Befunde, als reine Kapillarnäherungsbewegungen, nicht als Chemotaxen erkannt. Das Princip der kleinsten Flächen würde also für Furchungsbilder seine Gültigkeit behalten, so weit es die »Bedingungen des Systems« gestatten. Diese (von ZUR STRASSEN in seiner Diskussion nicht genügend gewürdigten) »Bedingungen des Systems« sind eben in der lokalisierten Veränderbarkeit der Oberflächenkonstanten gegeben. Oberflächenspannung kann also, wie auch ich das so oft für Ähnliches betonte, »nun und nimmermehr die Ursache der formbildenden Bewegungen sein« (ZUR STRASSEN pag. 159), diese typische Ursache des Typischen liegt im aktiven Wesen der Zelle, die Oberflächenspannung führt nur das von jenen gleichsam Befohlene aus; aber sie allein führt es aus. Vgl. hierzu meine früheren Schriften, Zeitschr. f. wiss. Zool. LV. pag. 26—29, sowie Biol. Centralbl. XII. pag. 534 ff.

α. Nachtrag vom 7. VII. 1896. In einer jüngst erschienenen Arbeit (»Über die Selbstordnung etc.« A. E. M. III. pag. 381) hat Roux die, nach BERTHOLD's Vorgang, von CHABRY, mir und Anderen wiederholt, wenngleich mehr beiläufig behandelten Erscheinungen des Gleitens und der Ordnung embryonaler Zellen und deren den Capillargesetzen unterstehende Gesetzlichkeit eingehend studirt. Es wird dem Leser vorstehender Zeilen (die mehrere Monate vor Publikation der Roux'schen Arbeit geschrieben waren) aufgefallen sein, dass Alles, was Roux über eben den Antheil der Oberflächenspannung an den genannten Vorgängen zu sagen hat, mit dem hier und (vgl. Citate früher von mir über das gleiche Thema Gesagte nahezu identisch ist. Wie kommt es denn aber, so wird man verwundert fragen, dass Roux anstatt dieses erfreuliche, nicht gerade häufige Faktum einer Harmonie unserer Ansichten zu konstatiren, im Gegentheil eine ausgedehnte, unnöthig gereizte und an recht unbedachten Worten reiche Polemik gegen mich eröffnet? Hier wird wohl wieder eine Folge der bei Roux so häufigen ungenügenden Beachtung fremder, speciell gegnerischer Schriften vorliegen, welcher Mangel u. A. auch auf pag. 427, 435, 449 seiner neuesten Arbeit zu Tage tritt.

Ich will nicht unterlassen darauf hinzuweisen, dass für alle Verwirrungen, welche voraussichtlich daraus entspringen werden, dass Roux das hergebrachte, begrifflich wohl begründete Wort »Taxis« in ganz neuem Sinne verwendet, ihm allein die volle Verantwortung zur Last fällt; zugleich theile ich mit, dass ich dieses Wort stets in seinem alten Sinne verwenden werde (Taxis = Bewegung freibeweglicher Organismen oder Organismentheile auf eine beliebig entfernte Reizquelle zu oder von ihr ab; Tropismus = Wachstumsbewegung entsprechender Art).

Sachlich sei zweierlei bemerkt (ad pag. 409 der Roux'schen Arbeit): erstens, dass über das Zellgleiten beim Schluss der Semimorula der Seeigel

dass hier von einer Spezifikation der Produkte zu späterem Schicksal durchaus keine Rede ist. Von irgend einer Eigenschaft der Organisation des Eiplasmas wird zwar der Typus der Furchung immer abhängen: Das zeigt zumal die von mir beschriebene Furchung isolirter Blastomeren von Seeigel und Ascidie, das zeigen auch die in Anhang I geschilderten Befunde, sowie die in Anhang II mitgetheilte Thatsache des Furchungsmosaiks; aber es braucht das keine mit den späteren Organbildungsauslösungen nothwendig und unmittelbar zusammenhängende Organisationsbeschaffenheit zu sein, sondern ist vielleicht nur eine entferntere gleichsam nebensächliche Folge einer solchen, oder auch in anderen Fällen einer allem lebenden Plasma zukommenden Struktur; denn typischem Furchungsmosaik entspricht eben oft mit Sicherheit kein Mosaik der Potenzen¹⁾.

Näheres hier zu sagen, ist unmöglich so lange wir über die allgemeinen Gesetze der Zelltheilung nicht mehr wissen, als es zur Zeit der Fall ist, und es sei hier nur in Kürze darauf hingewiesen, dass neben den bekannten Spindelstellungsregeln von O. HERTWIG doch auch der Bau jeder Zelle, ihre Polaritätsausbildung, Massenvertheilung etc. etc. als maßgebend für Richtung und Art ihrer Theilung in Betracht kommen werden, Dinge, die mir häufig zu Gunsten jener Regeln nicht genügend in Erwägung gezogen zu sein scheinen. —

Als Typus etwas weiter komplicirter Eiorganisation betrachten wir jetzt kurz das Froschei: hier finden wir Substanzen verschiedenen specifischen Gewichts deutlich von einander geschieden, sie bestimmen eine deutliche Achse des Eies. Die Thatsache ferner, dass diese das Centrum der weißen und braunen Eihälfte verbindende Achse bei frei im Wasser schwebenden befruchteten Eiern von der Vertikalen abweicht, lässt auf noch andere Differenzen des Baues schließen: von diesen Differenzen, auf deren Grund wir später noch einmal eingehen, hängt stets (auch im experimentell deformirten Ei

dieselben »Kenntnisse vorhanden« sind, wie über die von Roux neuerdings gesehenen Gleiterscheinungen; zweitens, dass die Nichtbetheiligung von Zellumordnungsvorgängen bei meinen Druckversuchen von mir in einer besonderen Untersuchung sicher nachgewiesen wurde (Anat. Anz. 1893), eine Thatsache, die ROUX immer noch nicht bekannt geworden zu sein scheint.

¹⁾ Ich bin erfreut, Worte, die mit den hier gedruckten fast identisch sind, neuerdings bei MORGAN (A. E. M. III. pag. 284) zu lesen: »The process of cleavage is only the result of a peculiar condition of the protoplasm and this may be in no way causally connected with the differentiation of the embryo.« (7. VII. 96.)

— O. HERTWIG, BORN) die Lage der Medianebene des Thieres und bei ungestörtem Verlauf der Entwicklung (PFLÜGER, ROUX) auch die Richtung der ersten Furchungsebene ab. Als typische Organisationseigenthümlichkeit des Froscheies ist endlich die Verschiedenheit der festen Rinde von dem flüssigen Inneren zu nennen, welche eine große Verschiedenheit der Massenumordnungsfähigkeit zwischen diesen beiden Bestandtheilen in sich schließt, derart, dass bei in sogenannter »Zwangslage« befindlichen Eiern das Innere sich sehr rasch wieder nach dem spezifischen Gewicht ordnet, das Äußere dagegen sehr langsam oder gar nicht; auf Grund dieses Verhaltens zog ROUX¹⁾ einige Male Embryonen, bei denen, von der Regel abweichend, die Kopfseite dort gebildet war, wo die helle Seite der Rinde am weitesten heraufreicht, was auf den Mangel wichtiger Beziehungen eben dieser Rindensubstanz zu den späteren Organauflösungen schließen lässt.

Auf Grund der bekannten Anstich-Versuche ROUX's, deren große historische Bedeutung ich als Gegner der Theorien dieses Forschers, hier noch einmal ganz besonders betonen will, konnte es scheinen, als seien die im Vorstehenden geschilderten Organisationseigenthümlichkeiten des Froscheies so complicirte und so feste, dass eine verkleinerte Wiederbildung des Ganzen aus Bruchtheilen hier unmöglich sei. O. HERTWIG²⁾, SCHULTZE³⁾ und MORGAN⁴⁾ zeigten, dass das nicht der Fall sei, und die beiden letztgenannten Forscher vermochten zugleich die Bedingungen anzugeben, von denen solche Regulation abhängt. — Eben die Existenz dieser bestimmten Bedingungen der Regulation, die Thatsache, dass man der Froschblastomere gewisse Umstände schaffen muss, damit sie Massenumordnungen ausführt, ist das, was für unseren Zweck das Froschei in seiner Organisationsstufe kennzeichnet; für die im Vorstehenden besprochenen Eier waren nämlich solche Bedingungen nicht bekannt. Wir mögen beim Froschei von fakultativer Regulationsfähigkeit im Gegensatz zu der obligatorischen Regulation jener anderen Eier reden.

Eine weitere Stufe kennzeichnet das Ctenophorenei. Hier ist eine Regulation zum Ganzen, sei es der isolirten Blastomere, sei

¹⁾ Gesammelte Abhandl. II. pag. 1016.

²⁾ Archiv f. mikr. Anat. XLII.

³⁾ A. E. M. I, 2.

⁴⁾ Anat. Anz. X.

es des ungefurchten operirten Eies, überhaupt unbekannt: auf Eidefekte folgen Embryonaldefekte¹⁾; nur wenn jene an der dem Kern gegenüberliegenden Seite des Eies stattfinden (am »vegetativen Pol«), bleiben diese aus. Kann man hieraus schon schließen, dass eine Beziehung jedes bestimmten Eiplasmatheils zu einem ganz bestimmten Theil des Embryos auch bei Ctenophoren nicht besteht, so wird diese Annahme noch gestützt durch die Thatsache, dass die aus einer isolirten Blastomere hervorgegangenen Embryonen zwar bezüglich vieler Organsysteme »halb« sind, aber doch meist eine dritte, kleinere Tasche besitzen, so dass ihre Entodermzellen also jedenfalls nicht Zelle für Zelle determinirt waren.

Es ist ein Mangel der Ctenophorenversuche, dass sie schlecht analysirbar sind; sie gestatten nur ganz im Allgemeinen zu sagen: auf seitliche Eidefekte folgen seitliche Ausfälle am Embryo, aber auf bestimmte Lokalisationsbeziehungen zu schließen gestatten sie nicht. Damit hängt es auch zusammen, dass wir nicht mit Sicherheit sagen können, ob das Ctenophorenei gar keine, oder ob es etwa doch eine fakultative Regulationsfähigkeit besitzt, deren Bedingungen nur noch nicht ermittelt sind.

Frei von diesem Mangel sind die auf Anregung E. B. WILSON'S von CRAMPTON²⁾ ausgeführten ausgezeichneten Untersuchungen an den Eiern des Gastropoden *Ilyanassa*, deren Besprechung uns zugleich die höchste Komplikationsstufe im Eibau vor Augen führt. Zwar lehren die Isolationen der Zellen *A*, *B*, *C* oder *D* hier auch nicht principiell mehr als die Ctenophorenversuche lehrten, aber die Thatsache, dass Entfernung der kernlosen Dotterkugel Ausfall des Mesoblasten und weiterhin der Mesoblaststreifen nach sich zieht, ist von der größten Bedeutung. Hier ist scharfe Analyse möglich: ein scharf umschriebener Theil des Eies ist entnommen und ein scharf gekennzeichnetes Organsystem des Embryo fehlt. Der Schluss, dass Bildungsbedingungen des letzteren in ersterem gelegen waren, ist hier mehr als bloße Wahrscheinlichkeit.

Was für Gastropoden hier konstatirt ist, wird auf Anneliden, *Myzostoma*, Nematoden etc. übertragbar sein: auch hier wird man von bestimmten Lokalisationsbeziehungen bestimmter Furchungszellen, und weiterhin bestimmter Eitheile zu bestimmten Embryonaltheilen reden dürfen. Ob diese Lokalisationsbeziehungen freilich

¹⁾ A. E. M. II. 2.

²⁾ A. E. M. III. 1.

für jede Furchungszellen gelten oder nur für gewisse derselben, das wissen wir hiermit noch nicht. Diese Frage wollen wir aber zu beantworten trachten, wenn wir nunmehr umfassend untersuchen, in welcher Art von Beziehungen denn überhaupt der Eibau zur Organisation des Embryo stehe und was der Ausdruck »Organisation des Eies« eigentlich bedeute.

Naturgemäß haben wir an das über die Stufen der Organisationshöhe Ermittelte wieder anzuknüpfen.

2. Von der Natur der Eiorganisation.

Worin besteht wohl die Organisation des Echinideneies, um nur dieses aus unserer ersten Gruppe hier heranzuziehen? Ich habe schon früher wiederholt ausgesprochen, dass mir die Annahme einer Art von Polarität jedes Eitheilchens alle Ansprüche zu befriedigen scheint, die wir an den Eibau der Echiniden zu stellen haben: er muss es ermöglichen, dass an einem Pole des Keimganzen gewisse Vorgänge der Organbildung (Mesenchym, Gastrulation) ausgelöst werden können. Dafür genügt offenbar eine Polarität der Theilchen, die man sich nach Belieben bildlich denken mag¹⁾; sie allein genügt wiederum dem von der anderen Seite gestellten Anspruch der Regulation von Bruchstücken zum verkleinerten Ganzen. Die Polarität der Theilchen genügt natürlich aber nicht zur Ableitung der schon so früh morphologisch sichtbaren Bilateralität; wovon diese abhängt, darüber wissen wir Sicheres zur Zeit nicht; mögen wir, um einen einfachen Ausdruck zu haben, von einer elementaren Bilateralität jedes einzelnen Eitheilchens einstweilen reden.

Für Ascidie und Amphioxus gilt, wie die Versuche lehren, das eben Gesagte in annähernd gleichem Maße, wenigstens so weit die ersten vier Blastomeren in Betracht kommen: eine leicht wieder zum Ganzen rekonstruierbare Polarität und Bilateralität, kurz ein allgemeines Gerichtetsein der Theilchen ist hier wohl allein das, was die Organisation ausmacht. Freilich kommt bei den Eiern der Ascidie — (die Betrachtung ihres Furchungsverlaufes drängt zu dieser Annahme) — wohl eine verschiedene Substanzvertheilung zu dem allgemeinen Gerichtetsein dazu, und ich halte es nicht von vorn herein für ausgemacht, dass hier Isolation der vier »animalen«

¹⁾ Optisch ist sie nicht nachweisbar, wie ich mich durch Versuche mit polarisiertem Licht überzeugte. Ein gleiches negatives Resultat ergab die Untersuchung von Eiern von Ascidien, Ctenophoren und Myzostoma.

oder der vier »vegetativen« Zellen die Aufzucht verkleinerter ganzer Larven ergeben würde¹⁾. Von vorn herein bestreiten will ich die Möglichkeit dieser zwar auch nicht, denn, wie schon einmal betont, bloße Betrachtung der Furchungsregelmäßigkeit ist kein Kriterium für Specification prospektiver Potenzen.

Eine solche hier vermuthete typische Vertheilung verschiedener Substanzen im Ei würde den Mangel ihrer Mischbarkeit zur Voraussetzung haben, braucht jedoch nicht ohne Weiteres eine typische Orientirung der Eier zur Gravitationsrichtung zu bedingen; nämlich dann nicht, wenn die Differenz der specifischen Gewichte der Substanzen gleich 0 oder doch zu gering zur Überwindung des Drehungswiderstandes ist. —

Beim Froschei dürfen wir mit Sicherheit von einer zu bloßer Polarität und Bilateralität hinzukommenden Organisationseigenthümlichkeit reden: hier sind Substanzen verschiedenen specifischen Gewichts, der Umordnung fähig, sichtbar vorhanden, und im Ei der Ctenophore ist eine Substanzdifferenz ähnlicher Art, welche aber Umordnung, so weit bekannt, nicht zulässt, aus den Versuchen sicher zu entnehmen. In welchen Beziehungen steht nun die Organisation dieser Eier zu der Organisation des Embryo? Für den Frosch liegen in dieser Beziehung keine Versuche vor; wir wissen durch O. SCHULTZE und MORGAN zwar, dass die ersten beiden Blastomeren sich von denen etwa der Ascidie nur durch das Gebundensein an gewisse äußere Umstände unterscheiden, wir wissen aber nichts darüber, wie sich specifisch leichterer und specifisch schwererer Dotter bezüglich der späteren Entwicklung verhalten: der oben schon für die Ascidie vermisste Versuch der Isolirung der animalen und der vegetativen Blastomeregruppe steht auch hier aus.

Vom Ctenophorenei wissen wir, dass isolirte Blastomeren in mehrfacher Hinsicht halbe Larven ergeben, zu welchem Schluss berechtigt uns das? Welche Art der Eiorganisation sollen wir daraus folgern? Die Entscheidung ist schwer, und zwar scheint mir die Schwierigkeit vorwiegend in der Gefahr zu liegen, dass man sich den vorhandenen Bau komplicirter denkt als er ist. Zunächst

¹⁾ Für das Ei des Amphioxus habe ich einen dem gewünschten gleichwerthigen Versuch ausgeführt, wie von HERBST in seinen Exper. Unters. Dies. Archiv. II. pag. 505 mitgetheilt worden ist. Eier, deren acht Zellen durch Schütteln in eine Ebene aus einander gefallen waren, ergaben normale Larven, was die Vertretbarkeit der Massentheile von animaler und vegetativer Eihälfte und damit wohl den Mangel typischer Substanzvertheilung in diesem Ei beweist. Vgl. hierzu auch Anhang II.

einmal ist mit Sicherheit vorhanden die Differenz zwischen dem weißen Entoplasma und dem grünen Ektoplasma, das sich im Laufe der ersten Furchungen am animalen Pol ansammelt. Aber müssen wir in dem Ektoplasma nun etwa Rippenplasma und Nichtrippenplasma, und weiterhin unter den Ektomeren Rippenektomeren und Nichtrippenektomeren unterscheiden? Unsere Versuche lehren das doch wohl nicht ohne Weiteres. Genügt ihrer Deutung nicht vielleicht gar die Annahme, dass am Ctenophorenei außer der erwähnten Differenz zwischen Ekto- und Entoplasma, die einzige Organisation des Plasmas in jener schon oft postulierten Polarität und Bilateralität bestünde? Man müsste dann nur noch hinzufügen, dass diese Polarität und Bilateralität hier im Gegensatz zum Ei des Echinus und anderen nicht zum Ganzen regulierbar sei. Weit entfernt beschränkte Spezifikation jedes Eitheils zu lehren, lehren also die Ctenophorenversuche nicht viel mehr als Nichtexistenz der Ausgleichsfähigkeit zum Ganzen.

Wie schon oben bemerkt, spricht die Existenz von mehr als zwei Taschen bei den im Übrigen halben aus isolirten Blastomeren gezogenen Larven ganz direkt gegen feste Spezifikation jedes einzelnen Eitheils sowie jeder einzelnen Furchungszelle und ist besonders geeignet, wie ja auch von WHITMAN verschiedentlich betont wurde, uns das Ei als ein zwar im Ganzen Organisirtes, aber doch nicht wie ein Mosaik zusammengesetztes Gebilde anschaulich vorzuführen¹⁾.

Wenden wir uns jetzt den Schlussfolgerungen zu, welche die wichtigen neuen Versuche CRAMPTON's an *Ilyanassa* wohl für alle ähnlichem Furchungstypus folgenden Eier (Gastropoden, Lamellibranchier, Nematoden, Anneliden, Myzostoma, Polycladen [?]) hinsichtlich der Lokalisation der ontogenetischen Faktoren im Eibau zu ziehen gestatten, so lenken wir zunächst die Aufmerksamkeit zurück auf das schon oben über diese Versuche Gesagte, nämlich darauf, dass hier im Gegensatz zu den Versuchen an Ctenophoren auf die Entnahme eines typischen, scharf bestimmbareren Bestandtheils des ungefurchten Eies der Ausfall eines typischen Elementarorgans folgte. Es ist also bei *Ilyanassa* jedenfalls eine wichtige Bildungsbedingung eines Organs in einem ganz bestimmten Plasmaabschnitt

¹⁾ Es sei hier an die von mir beobachteten erheblichen Abweichungen von normaler Furchungstypus erinnert, welche Seeigelleier in höherer Temperatur oder in verdünntem Seewasser zeigen, ohne darum in ihrer Weiterentwicklung gestört zu sein. Auch diese Fakta sprechen zu Gunsten der oben geäußerten Ansicht

des Eies gelegen. Schon der Experimentator selbst hat bemerkt, dass daraus nicht folge, »that the yolk-lobe contains prelocalized mesoblast material«, sondern dass seine Anwesenheit in Zelle *D* nur allgemein angesehen werden könne als »the stimulus, which causes that cell to act differently from the other macromeres *A*, *B* and *C*«, und gewiss ist dieser Ausspruch voll berechtigt, aber an der Tatsache der Existenz eines Eibaues, dessen Organisation weiter als zu bloßer Polarität, Bilateralität und Anwesenheit verschiedener nicht mischbarer eventuell auch verschieden schwerer Substanzen (die wohl für den Gegensatz der Mikro- und Makromeren zu postulieren sind) kompliziert ist, ändert er nichts. Ein typischer Organisationsbestandtheil (etwa ein bestimmter chemischer Stoff) ist noch außerdem an bestimmter Stelle im Ei vorhanden. Es fragt sich nun, ob wir damit die Komplikation im Plasmabau des Gastropodeneies als erschöpft ansehen können, oder ob wir ihr noch Verschiedenheiten weiterer Art zuzuschreiben genöthigt sind, und damit treten wir in die Diskussion einer schon oben berührten wichtigen Frage ein.

Bekanntlich ergiebt genaues Studium der Furchung aller Eier der hier besprochenen Kategorie nicht nur das Vorhandensein einer frappirenden Gesetzlichkeit des Furchungsverlaufs, sondern es lässt sich, wie das zuerst von E. B. WILSON für *Nereis* geschah¹⁾, auch mit Bestimmtheit angeben, welches Organ aus jeder einzelnen Zelle bei »normalem« (d. h. die große Mehrzahl der Fälle bildenden) Entwicklungsverlauf hervorgeht. Folgt daraus nun eine noch weiter gehende Spezifikation der Zellen, etwa jeder einzelnen Ektomere, und, weiter zurück, der einzelnen Theile des Eies? Und andererseits: ist aus derjenigen Versuchsserie CRAMPTON's, in welcher sich eine der Zellen *A*, *B*, *C* oder *D* entwickelte, als ob sie sich im Ganzen befunden hätte, auf eine solche höhere Komplikation des Eibaues zu schließen?

Dass aus sehr typisch regelmäßigem Verlauf der Furchung nicht ohne Weiteres auf Spezifikation der Produkte in Hinsicht ihrer prospektiven Potenz geschlossen werden darf²⁾, haben wir oben schon betont, haben auch Gründe dafür angegeben, wesswegen eine Regelmäßigkeit derselben stets zu erwarten ist: es sei nur nochmal an Echiniden und Ascidien erinnert.

Was nun ferner die Möglichkeit der Voraussage der prospektiven

¹⁾ Journ. of Morph. VI.

²⁾ Man beachte hier auch wieder meine Beobachtungen, dass Seeigelleier, welche sich in höherer Temperatur oder in verdünntem Seewasser durchgreifend anormal gefurcht haben, sich doch typisch weiter entwickeln.

Bedeutung der einzelnen Zellen bei genügend feiner Beobachtung anbelangt, so habe ich mich hier schon vor Jahren (1892) einem Ausspruch O. HERTWIG's¹⁾ beistimmend angeschlossen²⁾, dass sich nämlich »in Folge der Kontinuität der Entwicklung natürlicherweise jede ältere Zellengruppe auf eine vorausgegangene jüngere Gruppe, und so schließlich bestimmte Körpertheile auf bestimmte Furchungszellen zurückführen lassen« müssen.

Ich fügte hinzu, dass solche Zurückführung bei den Echiniden einem genauen Studium des »normalen« Verhaltens wohl auch besichert sein könne, dass sich beispielsweise Wimperkranzzellen, Mundzellen etc. im abgefurchten Keim könnten konstatiren lassen, wenn nur hinreichend viele Larven jener, etwa nach der Art ZUR STRASSEN's untersucht würden. »Aber es kann eben auch anders sein« sagte ich, und damit sagte ich — genug.

Für Zellen typisch ausgeprägten und von dem Rest unterschiedenen Plasmabaues machte ich aber schon damals und auch später eine Ausnahme, so z. B. für die Geschlechtszellen der Nematoden, bei denen durch BOVERI's Entdeckung der Kerndifferenzirung die Sachlage vielleicht³⁾ noch komplicirt wird, so ferner für Somatoblast und Mesoblast der Anneliden und in Bezug auf Furchung Verwandter. In meiner »Analytischen Theorie« sagte ich es direkt voraus⁴⁾, was jetzt in ungeahnt besserer, nämlich in zugleich für die Lehre vom entwickelungsleitenden Charakter der Kerntheilung verhängnisvoller Weise, durch CRAMPTON konstatirt ist, dass nämlich Somatoblast oder Mesoblast nicht vertretbar seien.

Wie stehen wir nun jetzt auf Grund der Gesamtheit der CRAMPTON'schen Versuche und des sonstigen neu Bekannten diesen Fragen gegenüber? Haben wir außer für den Mesoblasten von *Ilyanassa* auch noch für ihre anderen Furchungszellen, z. B. für jede einzelne Ektomere, eine schon im Eibau vorhandene feste Lokalisation der Potenzen anzunehmen oder nicht? Ich denke: nicht, und zwar begründe ich diesen Ausspruch mit ähnlicher

¹⁾ Archiv f. mikr. Anat. XXXIX.

²⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool. LV.

³⁾ Welche Bedeutung der BOVERI'schen Entdeckung zukommen möge, bin ich gänzlich außer Stande zu sagen und er selbst wohl auch. — ZOJA hat den anregenden Gedanken geäußert, der Zweck der Chromatindimination möge darin bestehen, dem Plasma der regere Leistungen als die lange ruhende Urgeschlechtszelle vollziehenden »somatischen« Zellen den nöthigen Bedarf an Phosphor zuzuführen (Archiv f. mikr. Anat. XLVII. pag 248); über die nächste Ursache der Differenzirung ist damit natürlich auch nichts ausgesagt.

⁴⁾ pag. 101 ff.

Schlussfolgerung, wie sie schon oben bei Gelegenheit der Ctenophorenversuche angewandt wurden. Wohl hat CRAMPON durch Exstirpation des Dottersackes mit folgendem Ausfall der Mesoblastbildung einen typisch lokalisirten Bildungsfaktor im Eibau aufgedeckt, aber seine anderen Versuche brauchen wenigstens nicht anders gedeutet zu werden, als auf Grund der Annahme eines Fehlens der Regulationsfähigkeit der Eitheile zum Ganzen. Wenn aber so, dann brauchen wir auch dem Ilyanassaei außer Anwesenheit der typisch lokalisirten Substanzen im Dottersack nur wie fast allen anderen Eiern: Polarität, Bilateralität und wenige verschiedene, hier wohl merklich verschieden schwere Substanzen zuzuschreiben. Gestörte Polarität, gestörte Bilateralität sind aber in ihm, so weit bis jetzt bekannt, nicht zum verkleinerten Ganzen regulirbar: eben daher geschieht an isolirten Eibruchstücken (Blastomeren) alles von jener Polarität oder Bilateralität irgendwie Abhängige ganz so wie es im Ganzen geschehen wäre.

Ich sage nicht, dass meine Auffassung richtig oder auch nur nothwendig sei, aber sie ist möglich. Möglich ist zwar auch die Existenz noch weiterer lokalisirter Komplikation im Eibau unserer Formen, aber wozu sie annehmen und damit neues Unbekannte einführen, so lange dazu kein Zwang vorliegt? Widersprechen thut meiner Auffassung der Verhältnisse nichts, namentlich nicht die Thatsache, dass die isolirte Zelle *A*, *B* oder *C* sich zur Kugel rundet und doch nicht als kleines Ganze entwickelt: die einfachste Überlegung zeigt, dass innere Rekonstruirung der Bilateralität und somit Bildung eines neuen »ganzen« Ausgangspunktes der Entwicklung, damit durchaus nicht Hand in Hand zu gehen braucht. --

Um zum Schlusse dieses Abschnittes unsere wichtigsten Resultate zusammenzufassen, so nöthigen also die Thatsachen, im Plasmabau jedes befruchteten Eies eines Bilateralthieres als Grundzug seiner Organisation eine polar-bilaterale Richtung seiner Theilehen (absichtlich halte ich dieses Wort ganz unbestimmt) anzunehmen, von der seine spätere bilaterale Organisation, durch mannigfache Auslösungen hindurch, abhängt. Dazu kommt bei vielen Eiern die Anwesenheit von einigen verschiedenen nicht mischbaren Substanzen (die in einigen Fällen merklich verschiedenes specifisches Gewicht besitzen), wodurch schon während der Furchung die Zellen zu wesentlich verschiedenen prospektiven Bedeutungen (Makro- und Mikromeren) prädisponirt werden können, und endlich in Eiern mancher Thiere das Vorhandensein bestimmt lokalisirter, bestimmter Substanzen welche noth-

wendige Beziehungen zu gewissen früh fest anzulegenden Organen erkennen lassen; in welchem Grade solche Bauspecifica vorhanden sind, ist jedes Mal durch Beobachtung und Versuch zu ermitteln¹⁾.

3. Von der Regulationsfähigkeit von Eitheilen zum Ganzen.

Mit wenigen Worten soll jetzt der schon oft hervorgehobenen regulatorischen Reorganisation von Eiplasmabrustücken zum verkleinerten Ganzen gedacht sein; es kann das aber sehr kurz geschehen, da ich dem in meiner analytischen Theorie über den Gegenstand (Gesagten²⁾) nicht viel hinzuzufügen habe.

Entwickeln sich, wie bei Amphioxus und Medusen, isolirte Blastomeren nicht nur zum Ganzen, sondern furchen sie sich auch von Anfang an ganz, so ist eine entsprechende schnelle Wiederherstellung der typischen Polarität (und eventuell Bilateralität, wenn nämlich diese hier schon vorhanden ist) anzunehmen, die nicht wohl anders als durch eine Art Umordnung der Theilehen geschehend zu denken ist.

Furchen sich dagegen solche Blastomeren, oder auch Brustheile des ungefurchten Eies [vgl. Anhang I] »halb« oder »viertel«, liefern auch wohl gar eine der Form nach halbkugelige offene Morula, wie meist Echinusblastomeren es thun, um sich später doch zu kleinen Ganzlarven zu entwickeln, so liegt die Sache etwas complicirter. Als erster Regulationsvorgang geschieht das Zusammengleiten der Zellen der halben Morula zur ganzen kleinen Blastula; ich habe schon oft darauf hingewiesen, dass wir hierzu keine anderen als die

¹⁾ Je höher also die Eiorganisation ist, um so mehr verhalten sich später die Blastomeren zu einander prospektiv verschieden; auf der untersten Stufe des Eibaues sind alle Blastomeren unter sich gleichwerthig (Echiniden), auf höheren Stufen nur wenige oder keine; die Stufen des Eibaues und die prospektiven Spezifikationen der Blastomeren gehen Hand in Hand.

Auch Roux hat neuerdings wieder (A. E. M. III. pag. 449) die hier in Frage kommenden Dinge kurz berührt und zwar mit den Worten: »Autoren, welche die Differenzirung der ersten Furchungszellen erst bei 32—61 Zellen anfangen ließen, sind jetzt schon zu bloß vier bis acht angeblich einander gleichen Furchungszellen heruntergegangen.« Man dürfte, denke ich, doch anstehen zu behaupten, dass aus solchen Worten eine besondere Kritik, ein »richtiges Werthurtheil für bloß Vermuthetes . . . einerseits und Ermitteltes, Festgestelltes andererseits« hervorleuchte.

²⁾ pag. 19 ff. Wie die meisten nicht gerade der Tagesdiskussion angehörenden Gedankengänge meiner »Analytischen Theorie« scheint auch dieser wenig bekannt geworden zu sein; ich habe mich wenigstens wiederholt gewundert, später Andeutungen ähnlichen Inhalts ohne irgend welche Erwähnung meiner breiten Ausführung geäußert zu sehen.

normalen ontogenetischen Geschehensarten dieser Thierformen anzunehmen genöthigt sind, dass vielmehr jene von inneren Veränderungen der Zellen abhängige Oberflächenveränderung, welche auch im Normalen die Morula der Echiniden in die echt epitheliale Blastula überführt, zur Erklärung dieses Vorganges ausreichen dürfte. Es muss aber, wie in der »analytischen Theorie« ausführlich erörtert, zu diesem ersten regulatorischen Geschehen, dem Gleiten, wohl noch ein zweites kommen, wenn normale Entwicklung ermöglicht werden soll, und zwar denke ich mir dieses als Umordnung der Substanz innerhalb jeder Blastomere, wodurch die ursprüngliche, durch die Operation gestörte Polarität und eventuell Bilateralität des Keimganzen wieder hergestellt ist. Ist diese wieder rekonstruirt, so vermögen dann alle ferneren Auslösungen in normaler, nur proportional verkleinerter Weise vor sich zu gehen.

Bei isolirten Froscheiblastomeren wird zu der auch hier anzunehmenden Polaritätrekonstruktion noch die Umordnung der Substanzen verschiedenen specifischen Gewichts, diesem entsprechend, hinzukommen¹⁾. Wie oben erwähnt, müssen bekanntlich besondere Bedingungen geschaffen werden, damit völlige Regulation bei Blastomeren dieser Form eintritt; das spricht dafür, dass hier mit der Umordnung der Substanzen nach dem Gewicht nicht Alles gethan ist, sondern auch noch jene Rekonstruktion der Polarität und Bilateralität der Theilehen in Frage kommt; denn für Umordnung nach dem Gewicht wären besondere Bedingungen (die wir zur Zeit noch nicht ganz überschauen) wohl nicht nöthig.

Weitere Arten der Regulation von Eibruchtheilen sind zur Zeit nicht bekannt; wir sprachen aber schon oben die Vermuthung aus, dass sie einst vielleicht auch noch dort unter besonderen Umständen beobachtet werden möchten, wo ihr Fehlen uns jetzt eine in Wahrheit nicht existirende Komplikation der Eiorganisation, wie bei Ctenophoren, vorzutäuschen geeignet ist.

Ist, wie bei Gastropoden und Anneliden, echte Lokalisation der Bildungsfaktoren im Ei anzunehmen, so schließt das eine Regulation zum Ganzen wohl wirklich aus. Mit diesem großen Nachtheil ist hier der Vortheil der Möglichkeit frühzeitiger Specifikationen erkaufte worden²⁾.

Alle bekannten Regulationen von Eibruchtheilen geschehen wohl

¹⁾ Vgl. hierzu außer meiner A. Th. auch die Arbeit von G. WETZEL. Arch. f. mikr. Anat. XLVI.

²⁾ Vgl. A. Th. pag. 140.

mit Mitteln, welche auch im Normalen die typische Organisation des Eiplasmas schaffen oder erhalten: sie sind also der Kategorie der primären Regulationen¹⁾ zuzurechnen.

4. Von der Genese der Eiorganisation.

Wir gehen dazu über zu untersuchen, wie die plasmatische Organisation des Eies, deren stufenartig verschiedene Höhe der Ausprägung und deren Bedeutung für den Verlauf der Ontogenese wir oben studirt haben, im Laufe dieser Ontogenese selbst entsteht. Dass sie in ihm entsteht, ist bekannt und stempelt eben die Erscheinungen des Lebens zu cyklischen oder periodischen Erscheinungen. Unser Ziel ist, die gestellte Frage ganz allgemein, im Sinne der allgemeinen Analytik der Entwicklung zu beantworten; Einzelfacta werden also nur als Mittel zu diesem Zwecke herausgezogen werden.

In meiner »analytischen Theorie« ist die hier angeregte Frage nur gestreift worden²⁾; es wurde gesagt, die Eiorganisation entsünde, wie jede andere histologische Ausprägung an Zellen, auf einen auslösenden Reiz hin an bestimmtem Mutterboden, in typischer, in der Harmonie des Ganzen vorgesehener Weise. WILSON hat diese kurze Abfertigung der Frage als Lücke in meinen theoretischen Ausführungen empfunden und bezeichnet³⁾; dass ich ihm darin in gewissem Grade Recht gebe, zeigt bereits die kleine Nachtrags-erörterung⁴⁾ des Problems in meiner Arbeit über die Potenzen von Organzellen, in welcher ich selbst sagte, dass unser Problem »in meiner theoretischen Schrift zwar besprochen, aber vielleicht nicht genügend als bedeutsam in den Vordergrund gestellt« sei.

Ich will nun hier die Erörterung der Frage von Neuem, ohne specielle Rücksicht auf frühere Ausführungen in Angriff nehmen: wenn im Laufe der Ontogenese an bestimmter Stelle eines Elementarorgans Nervenzellen sich bilden, so sagen wir, dass sie auf einen bestimmten Reiz hin entstehen, welcher eine gewisse aktuelle prospektive Potenz eben dieses Elementarorgans wachruft. Das ist wenigstens Alles, was wir sagen können; dass auf gerade diesen

¹⁾ vgl. über diesen Begriff meine Arbeit: »Die taktische Reizbarkeit etc.« Dieses Archiv. III. pag. 377 ff.

²⁾ A. Th. pag. 122.

³⁾ A. E. M. III. 1.

⁴⁾ A. E. M. II, 2. pag. 198 ff.

Reiz hin gerade dieser Effekt erfolgt, ja auch dass gerade dieser Reiz und gerade dieses Elementarorgan, das ihn empfangen kann, vorhanden sind, das sind uns hinzunehmende, in der Harmonie des ontogenetischen Geschehens begründete (man könnte sagen »vorge-sehene«, wenn man das Wort nicht zu speciell, zu dogmatisch ver-steht) Thatsachen.

Könnte nun nicht etwa die Polarität im Bau gewisser Eier in ähnlicher Weise, auf einen Reiz hin ausgelöst, entstanden gedacht werden? Oder wird sie vielleicht durch äußere, nicht zum Ablauf der Ontogenese gehörende Anstöße ausgelöst? Stellen wir zunächst einmal die wenigen positiven Kenntnisse zusammen, die wir über den Gegenstand besitzen.

Wir beginnen mit der Betrachtung des Froscheies, da über dieses die ältesten Ermittlungen vorliegen: eine Richtung (Achse) des Plasmabaues ist hier in Folge des Vorhandenseins von Substanzen verschiedenen specifischen Gewichts deutlich sichtbar ausgeprägt, wir benöthigen noch einer dazu senkrechten Achse mit ungleichen Polen, um von einem bilateralen Eibau reden zu können.

Roux¹⁾ hat nun bekanntlich ermittelt, dass bei »normaler« (nicht gezwungener) Lage des Froscheies die erste Furche der späteren Medianebene des Embryo örtlich entspricht, sowie dass sich die Achse des späteren Kopfes und Schwanzes, und damit die Ungleichpoligkeit der späteren Medianebene, auch schon an diesem frühen Stadium erkennen lassen, indem nämlich die das schwarze und das weiße Eicentrum verbindende Achse nicht senkrecht steht und der spätere Kopftheil des Embryo dort entsteht, wo der weiße Dotter am höchsten hinaufragt. Roux fand dann weiter, dass die erste Furche in ihrer Lage durch die »Kopulationsbahn« des Spermatozoon bestimmt wird, indem sie durch diese oder durch eine ihr parallele durch die Achse gelegte Ebene geht, womit denn eine Abhängigkeit der Bilateralität des Froscheies (und des Froschembryos) von einem äußeren Faktor, nämlich dem Befruchtungsort konstatirt wäre.

Alles dies gilt, wie gesagt, bei ungezwungener »normaler« Lage des Eies; befindet sich dieses in »Zwangslage«, so soll die Mediane des Embryo in weitaus den meisten Fällen senkrecht auf der Richtung der ersten Furche stehen, indem nämlich letztere eigentlich die zweite normale Furche sei, und die Richtung dieser Furche

¹⁾ Ges. Abh. Bd. II. Nr. 16, 20, 21.

soll jetzt wesentlich durch die künstlich geschaffene Bilateral-symmetrie des Eiplasmas bestimmt werden, ein Einfluss, der denjenigen der Kopulationslokalität konkurrierend überwindet. Bestand doch auch letzterer, wie ROUX meint, in nichts Anderem als in Schaffung einer bilateralen Ungleichheit im vorher radiären Ei, so dass seine Überwindung durch einen stärkeren Bilateralität schaffenden Faktor ganz verständlich erscheint.

Spätere Untersuchungen von O HERTWIG¹⁾ und BORN²⁾ haben, denke ich, den Kern³⁾ der ROUX'schen Ermittlungen bestätigt. Zwar konstatierten diese Forscher, dass das Zusammenfallen oder Aufeinander-Senkrecht-Stehen von erster Furche und Mediane keine Causalgesetzlichkeit sondern bloße Koincidenz sei, indem eben im Deskriptiv-Normalen⁴⁾ und in einigen Fällen von Zwangslage die beiden Faktoren, welche erste Furche und welche Mediane gesondert bestimmen, örtlich zusammenfallen. Sie fanden, und zwar mit Hilfe gepresster und dann geneigt aufgestellter Eier, dass die erste Theilungsrichtung im Wesentlichen von der »Gestalt« des Eies abhinge, die Bilateralität des Embryo aber durchaus von beliebig künstlich gesetzter Bilateralität des Keimes; wie man sieht, im Ganzen eine Bestätigung der thatsächlichen Befunde ROUX', wenn man die angebliche Causalbeziehung zwischen Furchungs- und Medianenrichtung und verschiedene Künstlichkeiten der Deutung aus ihnen eliminirt.

Wir können also allgemein sagen, dass im Froschei eine Bilateralität des Baues nicht präformirt sei, sondern erst von außen (im »normalen« durch die Befruchtung) geschaffen werde, und dass von dieser von außen geschaffenen Bilateralität diejenige des Embryo im Auslösungswege abhängt.

Wir haben also, worauf es uns hier vorwiegend ankommt, neben einer präformirten Achse des Froscheies, die Abhängigkeit seiner Bilateralität von äußeren Faktoren konstatiert.

¹⁾ Archiv f. mikr. Anat. XLII.

²⁾ Sitz.-Ber. Schles. Ges. f. vaterl. Kultnr. 10. Mai 1894.

³⁾ In die hier herangezogene treffliche Abhandlung ROUX' (seinen Beitrag IV zur Entwicklungsmechanik) spielt leider immer schon die später noch mehr dogmatisch befestigte Auffassung hinein, dass Sonderung der Anlagesubstanz während der Furchung mit Hilfe der indirekten Kerntheilung, kurz: »qualitativ-ungleiche Kerntheilung« als Grundlage der Ontogenese gleichsam ein Postulat sei. Das giebt der ganzen Darstellung etwas Voreingenommenes und erschwert dem Leser ein freies Verständnis des Ermittelten bedeutend.

⁴⁾ Vgl. über diesen Begriff meinen Aufsatz: »Die taktische Reizbarkeit etc.« Dieses Archiv. III. pag. 366, Anm. 1.

Betrachten wir jetzt die Verhältnisse am Seeigelei: nachdem MORGAN¹⁾ bereits ermittelt hatte, dass am zweizelligen Stadium des Eies der *Arbacia* der spätere Mikromerenort gesehen werden könne, dass also eine einachsige Polarität an ihm frühzeitig ausgeprägt sei, gelang es WILSON und MATHEWS²⁾ zu zeigen, dass diese Polarität am befruchteten Ei mit der definitiven Lage des ersten Furchungskernes zusammenhänge; letzterer nämlich liegt stets excentrisch und der Mikromerenpol ist der von ihm am weitesten entfernte Ort des Eies; eine Beziehung der Achse des unbefruchteten Eies zu derjenigen des befruchteten existirt nicht. Die beiden Autoren haben die Deutung ihrer Beobachtungen selbst offen gelassen; entweder, so sagen sie, ist hier doch eine präformirte Polarität vorhanden, die auf den Furchungskern einstellend wirkt, auf den weiblichen Vorkern aber nicht, oder aber es wird in der That die Polarität durch den Furchungskern inducirt.

Erinnern wir uns zunächst einmal dessen, dass es sich hier um die erste Hauptrichtung des Eies handelt, welche beim Froschei deutlich präformirt war, nicht um Bilateralität, über die wir aus den WILSON-MATHEWS'schen Beobachtungen gar nichts erfahren.

Welcher Deutung soll man nun den Vorzug geben? Ich bin für die erstgenannte, die Präformationsdeutung, da sie Analogien zu an anderen Eiern sicher beobachteten Vorkommnissen bietet; ja sie scheint mir durch meine neuen im Anhang I β ausgeführten Ermittlungen über die Furchung befruchteter Eibuchstücke so gut wie bewiesen zu sein.

Wir sagten bereits oben, dass die Ermittlungen der amerikanischen Forscher mit der Frage nach der Herkunft der Bilateralität nichts zu thun hätten: über diese Frage wissen wir leider beim Seeigelei überhaupt noch gar nichts, wesshalb ich die Aufmerksamkeit besonders auf sie lenken möchte. Thatsache ist, dass bereits vor der Gastrulation in der Anordnung der primären Mesenchymzellen diese Bilateralität sehr deutlich zum morphologischen Ausdruck gelangt.

Dieselbe Unsicherheit der Deutung wie den WILSON-MATHEWS'schen Studien am Seeigelei haftet den Ermittlungen H. E. ZIEGLER's³⁾ an Nematodeneiern an, verbunden mit dem Übelstande, dass wir hier nicht auf anderem Wege, wie es dort durch meinen Anhang I β

¹⁾ Anat. Anz. IX.

²⁾ Journ. of Morph. X. Referirt A. E. M. III. pag. 212.

³⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool. LX.

geschah, diese Unsicherheit heben können; hier soll »die Lage der sich vereinigenden [Vor-]Kerne darüber entscheiden, an welcher Seite die größere Zelle (animale Zelle) des zweizelligen Stadiums und das Kopfbende des entstehenden Embryo auftritt« und zwar soll die animale Zelle von derjenigen Eiportion gebildet werden, in welcher die Kernvereinigung nicht statthat. Letztere selbst geschieht nie in der Mitte des Eies, so dass die geforderte Excentricität also immer vorhanden ist, ihr Ort steht aber zur Lage des Eies im Oviduct in keinem konstanten Verhältnis; gerade das ist der Grund, wesshalb ZIEGLER die Polarität des Eies erst von ihr geschaffen werden lässt. Sind nun diese Schlüsse zwingend? Sehen wir beim Nematodenei die Bestimmung der animalen und vegetativen Zelle, mit ihren ganz verschiedenen prospektiven Eigenschaften¹⁾ wirklich durch äußeren Zufall inducirt? Es ist ja möglich, aber ich denke, es ist doch nicht mit Sicherheit zu sagen. Könnte nicht gerade umgekehrt eine präformirte Polarität der unbefruchteten Eier die Vereinigungsstelle der Vorkerne örtlich bestimmen? Dass diese Polarität dann in Bezug auf den Oviduct bisweilen verkehrt gelegen wäre, spricht offenbar nicht gegen diese Annahme, da in der Lage der Eier in diesem wohl ein Faktum ziemlich sekundärer Bedeutung zu erblicken ist. Wie gesagt, wir wissen darüber nichts. Halten wir uns nun einmal an die Annahme ZIEGLER's und untersuchen wir, was für Konsequenzen sie einschließt: wir müssen uns, denke ich, nach ihr vorstellen, dass unter den vorher ungerichteten Eitheilchen durch eine von außen gesetzte Ungleichheit in der Längsachse (nämlich durch die excentrische Lage des Furchungskernes) eine polare Ordnung in eben dieser Achse gesetzt wird, welche neu geschaffene Ordnung dann ihrerseits wieder das gerichtete ontogenetische Differenzirungsgeschehen auslösend leitet.

Absurd oder auch nur principiell Fremdes einführend ist diese Annahme naturgemäß auch nicht: zu der von der Bilateralitätsinduktion des Froscheies her bekannten Abhängigkeit der Eiorganisation von äußeren Anstößen würde sie einen neuen Fall liefern. So gar wahrscheinlich freilich will mir die ZIEGLER'sche Annahme mit all ihren Konsequenzen namentlich desshalb nicht erscheinen,

¹⁾ Ich sage unbestimmt »Eigenschaften«. Von prospektiver »Potenz«, d. h. von einer festen Determination des Schicksals in den Zellen darf ich nicht reden, so lange hier der Versuch nicht entschieden hat. Im Deskriptiv-Normalen ist ihre prospektive »Bedeutung« natürlich verschieden, wie bei jeder Ontogenese — das ist selbstverständlich.

weil wir bei Eiern, für welche eine echte Differenzirung gewisser Furchungszellen, wie wir sie bei Nematoden vermuthen, mit Sicherheit nachgewiesen ist (CRAMPTON), den Grund dieser echten Differenzirung mit eben solcher Sicherheit als im Eibau fest präformirt kennen gelernt haben, und weil in der WILSON-MATHEWS'schen Sache gegen ZIEGLER's Deutung entschieden ist¹⁾.

Es ist nun noch einiger kürzerer Mittheilungen bezüglich der uns interessirenden Frage zu gedenken:

CHUN²⁾ hat schon vor Jahren die Beobachtung mitgetheilt, dass beim Ctenophorenei mit beginnender Entwicklung, also nach der Befruchtung, sich das Anfangs in der ganzen Eiperipherie gleichmäßig vertheilte Ektoplasma nach dem animalen Pol hin ansammelt. Polar differenzirt war nun aber das Ei, wegen der peripheren Lage des Kerns, hier schon vor der Befruchtung, und da nähere Daten fehlen, so ist nicht zu sagen, ob die Protoplasmapolarität hier etwa durch den Vereinigungsort der Vorkerne oder dergleichen wirklich örtlich neu bestimmt oder etwa nur in (durch die Excentricität des weiblichen Vorkerns) schon vorbestimmter Lage aktualisirt wird.

Ähnlicher Zweifel haftet den Beobachtungen MACMURRICH's³⁾ an Isopoden an. Auch hier sehen wir am befruchteten Ei das periphere Plasma um einen Pol des Eies, der dem hinteren des späteren Embryo entspricht, sich ansammeln, ohne zu wissen, ob dieser Pol als solcher nicht doch schon früher präformirt war und die Befruchtung etwa nur die Bewegung des peripheren Plasmas in Gang setzte, aktualisirte.

Endlich ist einer kurzen Notiz CASTLE's⁴⁾ zu gedenken, die jedoch mit einiger Reserve ausgesprochen und aufzunehmen ist: am Ascidienei ist die eine Achse bereits am unbefruchteten Ei präformirt, an dem einen Pole dieser bilden sich auch die Richtungs-

¹⁾ ZIEGLER fügt seinen Erörterungen hinzu, dass durch sie gezeigt sei, dass man nicht annehmen darf, dass im Zellkörper ein bestimmter Theil desselben für einen bestimmten Theil des Embryo determinirt sei. Ganz recht! Aber wer hat denn das angenommen? Sollte ich etwa mit dem »man« gemeint sein, so bitte ich meine früheren Schriften (zumal die zusammen mit MORGAN verfasste »Ctenophore«) sowie alles in diesem Aufsatz Gesagte genau einzusehen.

²⁾ Monogr. Cten. Neapel.

³⁾ Journ. of Morph. XI. pag. 98; den Hinweis auf diese Ermittlungen verdanke ich meinem Freunde MORGAN.

⁴⁾ Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. XXVII. pag. 224 ff.

körper; die zweite Achse und damit die Bilateralität jedoch wird vielleicht durch die (stets an der Ventralseite und excentrisch befindliche) Eintrittsstelle des Spermatozoon bestimmt, indem zunächst eine deutlich sichtbare Plasmaanhäufung, weiterhin, davon abhängig, die schon lange bekannten, für die Orientierung so wichtigen kleinen Blastomeren und endlich das Hinterende des Embryo wahrscheinlich an demjenigen Pole der Ventralseite des Eies entstehen, welcher dem Eintritt des Spermatozoons am nächsten liegt. Durch direkte Ermittlungen gestützt ist, wie gesagt, die Vermuthung nicht. Dass im Falle ihrer Richtigkeit die Bilateralität des Ascidieneies durch den Eintritt des Spermatozoons nur nach Art allgemeiner Richtungsbestimmung, nicht aber als feste Lokalisierung späterer Organe und Organtheile bestimmt würde, zeigen die von CHABRY und mir ausgeführten Versuche, in denen noch aus einer der vier ersten Blastomeren typische kleine bilateral-symmetrische Embryonen gezogen wurden. Es muss also ein Ausgleich von Bilateralstörungen stattfinden können, eben desshalb kann die Bilateralitätsbestimmung keine im Einzelnen feste sein.

Wir sind am Ende mit der Schilderung der Beobachtungen, welche sich auf Induktion des Eibaues durch Äußeres beziehen. Viel ist des Beobachteten nicht; immerhin können wir wohl sagen, dass es Fälle giebt, in denen die eine oder andere Richtung des Eibaues im unbefruchteten Ei noch nicht präformirt ist; dass es namentlich — dieses lehren die Ermittlungen von WILSON-MATHEWS und ZIEGLER — Fälle giebt, in denen die Achse des unbefruchteten Eies und die Lage der Richtungskörper zur Achse oder Orientierung des befruchteten Eies gar keine festen Beziehungen aufweist, wesswegen eben die Richtungskörper keine »Richtungs«-Körper sind.

Giebt es also wohl Fälle äußerer Induktion der Eiorganisation, so giebt es auf der anderen Seite doch ganz unzweideutige Fälle von Präformation derselben, sei es, dass diese schon am unbefruchteten Ei komplett ist, sei es, dass sie zwar durch die Befruchtung aktualisirt, aber doch nicht örtlich durch sie determinirt wird, von welchen Alternativen wir ja anlässlich der Ermittlungen CHUN'S und MACMURRICH'S redeten.

Mit dem Problem der Präformation des Eibaues haben wir uns jetzt noch zu beschäftigen.

Sind Substanzen verschiedenen spezifischen Gewichts im Ei vorhanden, so ist damit zugleich auch eine gewisse morphologische Organisation desselben gegeben, indem sich jene Substanzen ihrem

Gewicht nach ordnen; man könnte sagen, das Ei schaffe sich hier in und durch sich selbst in jedem Zeitmoment seine Organisation, womit zugleich dem Ausgleich der Organisation nach Störungen Ausdruck gegeben ist. Der soeben geschilderte Fall präformirter Organisation ist sicherlich einer der häufigsten, er dürfte oft auch dort realisirt sein, wo verschiedene im Ei anwesende Substanzen sich optisch nicht als verschieden geltend machen, wie das z. B. wohl beim Ascidienei der Fall ist.

Einen wesentlich höheren Typus der Organisation des Eies bieten uns nun wohl die Eier der Anneliden, Gastropoden und anderer Formen dar, von denen derjenige des Eies von *Myzostoma* im Anhang III eingehend geschildert ist. Hier reichen wir mit der Annahme verschiedener nicht mischbarer Substanzen ohne typisch lokalisirende Faktoren nicht aus, und von Substanzen verschiedenen Gewichts ist erst recht keine Rede, was sich am *Myzostomaei* schon darin kund giebt, dass die drei hier deutlich geschiedenen Substanztheile nicht der Schwerkraft entsprechend orientirt sind, sondern beliebig zu ihrer Richtung, z. B. alle horizontal neben einander, dauernd liegen können. Selbst wenn wir den von uns geschilderten und ähnlich konstruirten Eiern also einen möglichst einfachen Bau zuschreiben, selbst wenn wir ihm gar nichts zuschreiben, was wir nicht sehen und beispielsweise die hier wohl anzunehmende Bilateralität nur als allgemeine Richtung der Theilchen, nicht als specifisch lokalisirten Baubestandtheil annehmen, müssen wir also von einer wirklich typisch komplicirten lokalisirten Organisation des Eies reden, welche durchaus in ihm präformirt ist. In wie höherem Grade wird das der Fall sein müssen, wenn wir, was doch wohl nicht unwahrscheinlich ist, in unserem Bestreben nach möglichst großer Einfachheit zu weit gingen, wenn wir von allgemeiner Richtung des Baues in Fällen redeten, wo doch lokalisirte Präformation vorliegt?

Wir kehren nun jetzt wieder zu der Fragestellung zurück, von der wir bei diesem Theile unserer Betrachtungen ausgingen: wir fragen, wie entsteht der Bau so komplicirter Eier, wie entsteht überhaupt das Präformirte an der Eiorganisation ontogenetisch?

Eingangs hatten wir, im Anschluss an Ausführungen meiner »analytischen Theorie«, diese Frage kurz dahin beantwortet, dass wir sagten: die Eiorganisation entsteht als typisch histologische Ausprägung auf einen Reiz hin an einem bestimmten Mutterboden, wie jede andere typisch-histologisch ausgeprägte Zelle entsteht. Berech-

tigen uns die nunmehr gewonnenen Detailerfahrungen dazu, diesen Satz aufrecht zu erhalten?

Für alle Fälle einfachsten polar-bilateral gerichteten Eibaues können wir diese Frage, ganz abgesehen davon, dass die Polarität oder Bilateralität, wie wir sahen, bisweilen wohl gar von außen inducirt wird, wohl anstandslos bejahen. Es ist nicht einzusehen, warum die ontogenetische Herausbildung einer einfach gerichteten Eiorganisation etwas principiell Anderes sein sollte, als etwa die Herausbildung von einfachsten Nerven- oder Muskelzellen, die auch typisch gerichteten Bau aufweisen.

Aber wie steht es bei Fällen wirklich lokalisirter Eiorganisation? Ich denke principiell auch nicht anders. Man sehe sich einmal die Bilder an, welche vom RATH kürzlich von den Drüsenzellen im Kopf von *Anilocra* publicirt hat¹⁾, die sogenannte Centralzelle besitzt hier ja richtige »Organe« in typischer Lagerung. Ist dasselbe nicht bei jeder unicellulären Drüse (z. B. bei Polycladen), ist es nicht bei den quergestreiften Muskelzellen, den Retinazellen der Fall? Warum also soll eine complicirte Eiorganisation nicht als typische ontogenetische Neubildung (-Differenzirung) mit denselben ontogenetischen Mitteln entstehen wie jede andere. Zwar ist es mit einer auf einen Reiz hin ausgelösten lokal beschränkten Veränderung der Zellen eines bestimmten Mutterorgans hier allein noch nicht gethan, zur ausgelösten Veränderung²⁾ der Zellen müssen noch auslösende Wirkungen der Zelltheile auf einander kommen, gleichsam eine Specialontogenie in der Zelle, nur so ist die Organisation in der Zelle verständlich. Aber wird mit dieser Annahme der Ontogenie in der Zelle etwas Neues, Fremdes eingeführt?

Ich denke die sich aus dem Schwärmer entwickelnden Protisten können uns solche intracelluläre Ontogenie jeden Tag zeigen. Es ist seltsam, dass die Erscheinungen der Protistenontogenie überhaupt noch nie entwicklungsanalytisch verwertet wurden. Sehen wir doch hier successiv an typischem Ort entstehende »Organe« vor uns, ganz wie in der Ontogenie der Metazoen, und dabei besitzen die Organismen durch die ganze Dauer der Ontogenie hindurch nur einen Kern: welche wichtige Folgerungen gestattet allein diese Thatsache! Wie

¹⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool. LX.

²⁾ Dieses Wort im weitesten Sinne gefasst, also z. B. = Anregung zur Theilung, = Anregung zum Wachsen, = Ausscheidung specifischer Stoffe etc. etc.

schlägt sie allen Theorien ins Gesicht, welche sich Entwicklung nur unter Leitung qualitativ-ungleicher Kernteilungen, oder überhaupt nur durch Vermittelung bleibender Kernveränderungen möglich denken (siehe Anhang IV)! Wie zwingt sie dazu, was übrigens WHITMAN einmal betont hat, die principielle Bedeutung des Zellbegriffs einzuschränken! Wie harmonisch bestätigt die Analyse der Protistenontogenie alle Folgerungen, welche die neuere Analyse der Metazoenentwicklung zeitigte: die Differenzirung-auslösende Bedeutung der Eiorganisation, die Organisation im Eibau und am abgefurchten Keim nur in Bezug auf das Ganze aber nicht Zelle für Zelle (vgl. unsere aus einer Blastomere des Ctenophoreneies entwickelte Larven mit zwei großen und einer kleinen Tasche) und vieles Andere.

Doch beenden wir diesen Exkurs, der hier nur gelegentlich weite Perspektiven eröffnen sollte, und wenden wir an, was wir aus ihm lernten:

Wie uns die Protisten Differenzirungen in der Zelle direkt in ihrer Genese zeigen, wie hoch entwickelte Gewebszellen von Metazoen Ähnliches aufweisen und das Zustandekommen solcher intracellulären Organisationen hier sehr wohl durch auslösende Wirkung der Theilchen auf einander bei gegebener einfachster Ausgangsorientirung principiell verständlich ist, so ist auch die Organisation im Eibau in Fällen wo sie complicirter Art ist, ebenso principiell verständlich.

Wenn aber so, dann entsteht auch der Eibau mit präformirter complicirter Organisation mit denselben Mitteln, mit denen die Differenzirung complicirt organisirter Zellen in Geweben anderer Art entsteht und wir haben unsere Aufgabe gelöst.

Ganz allgemein sind wir jetzt berechtigt zu sagen: In gewissen Fällen mögen Richtungsausprägungen an Eiern durch äußere Faktoren ausgelöst werden; in der Mehrzahl der Fälle, zumal bei Eiern mit complicirtem Bau, ist das aber nicht der Fall, hier ist am unfruchteten Ei die Organisation präformirt, d. h. sie ist entstanden im Laufe der Ontogenese als typische Differenzirung, an typischem Ort des Keimganzen auf typischen formativen inneren Reiz hin, wobei nur zu beachten ist, dass außer derjenigen Auslösung, welche gewisse Zellen bestimmten Mutterbodens zu »Eiern« bestimmt, noch ein verwickeltes Auslösungsspiel innerhalb dieser Eizellen kommt, wodurch aus den anfänglich einfach-organisirten Primordialeiern die definitiven complicirt-organisirten Eier werden. Vorgänge, welche

aus der Differenzirungsgeschichte anderer Gewebszellen und zumal der Protisten hinreichend bekannt sind.

Oder auch so können wir sagen: »Die Eier sind also ein ultimäres Organ; sie entstehen im Auslösungsweg durch einen Elementarprocess wie jedes andere. Warum sie entstehen, d. h. warum eine bestimmte Auslösung zu Bildung (Differenzirung) eben der Eier führt, vermögen wir ebenso wenig zu sagen, als warum der Elefant einen Rüssel bekommt. Vielleicht können wir jedoch einst genauer sagen, auf welche Auslösungen hin sie sich bilden«¹⁾.

5. Vom Grundcharakter der Entwicklung.

Nicht nur in Fällen, wo wir ausdrücklich von einfacher Organisation des Eies redeten, sondern auch dort, wo wir ihm einen complicirteren Bau zuschrieben, ließen wir diesen im Vergleich mit der Organisation des Erwachsenen von großer Einfachheit sein, ja warnten geradezu davor, aus Versuchsergebnissen auf eine gar zu feste Lokalisation der Bildungsfaktoren im Ei zu schließen. So sagten wir z. B., dass die von MORGAN und mir ausgeführten Ctenophorenversuche vielleicht nur auf das Nichtvorhandensein eines regulatorischen Ausgleichs bei den Eiern dieser Thiere schließen ließen, aber nicht typische Präformation jedes Eitheils oder jeder Zelle, welche Annahme sich übrigens z. Th. wenigstens direkt widerlegen ließ, anzunehmen gestatteten; so warnten wir ferner davor, am abgefurchten Keim der Anneliden, Gastropoden, Nematoden und anderer noch Anderes als die sichtbarlich differenzirten Meso- und Somatoblasten, resp. die diesen entsprechenden Theile des ungefurchten Eies, als wirklich specificirt zu denken, hielten die Ektomeren für unter sich principiell gleichwerthig in ihrer prospektiven Potenz, bis das Gegentheil bewiesen sei, und dachten überhaupt zur Ableitung der bilateralen Furchung und des weiteren bilateralen Geschehens mit Annahme einer allgemeinen bilateralen Richtung der Eitheilehen auszukommen. Möglich, dass wir, im Bestreben keine zu große Komplikation zu statuiren, in den entgegengesetzten Fehler bisweilen verfallen sind: aber auch dann noch wäre, worauf allein es uns hier ankommt, die Organisation des Eies nach unserer Auffassung noch immer unendlich weniger complicirt als die des Erwachsenen.

Diese unsere Ansicht gilt es nun zum Schluss noch aus allgemeineren Gesichtspunkten zu rechtfertigen.

¹⁾ A. Th. pag. 122.

In allen Fällen, wo die Möglichkeit einer Regulation von Eitheilen zum Ganzen vorliegt, wie bei Echinodermen, Amphioxus, Ascidien, Fischen und Medusen wird durch die Thatsache dieser Regulation selbst die relative Einfachheit der Eiorganisation bewiesen, da beliebige Bruchtheile einer typisch-komplicirten aus verschiedenen Theilen bestehenden Organisation wohl nicht wieder das ganze restituiren könnten. Eben hieraus lässt sich ferner die nicht allzu hohe Komplikation auch von Eiern ohne nachgewiesene Regulationsfähigkeit wenigstens erschließen, wofern man wenigstens principielle Ähnlichkeit der ontogenetischen Grundvorzüge bei allen Lebewesen annehmen will.

Ich denke aber, wir können von einem allgemeinen Standpunkt aus direkt zeigen, dass der Bau des Eies gar nicht besonders complicirt zu sein braucht.

Wenn wir eine complicirte Drüsenzelle betrachten und die Leistungen studiren, welche sie vollführt, so finden wir, dass ihre Organisation von solcher Art ist, dass sie eben jene Leistungen ermöglicht; wir sagen die Drüsenzelle sei ihrer Funktion angepasst.

Was ist nun die »Funktion«, welche der Eibau, oder der aus ihm unmittelbar hervorgehende und seine Organisation als Ganzes übernehmende abgefurchte Keim zu vollführen hat: der Bau des Eies oder abgefurchten Keimes wird, denke ich, so beschaffen sein müssen, dass alle von ihm unmittelbar ausgehenden ontogenetischen Leistungen (Organbildungen) geschehen können; für nicht weniger aber auch für nicht mehr wird er eingerichtet zu sein brauchen.

Nun sind der unmittelbar von der »Blastula« ausgehenden Organbildungen immer nur eine sehr beschränkte Zahl¹⁾, obschon in einigen Fällen mehr als in anderen; die meisten Bildungen von Elementarorganen gehen vielmehr aus von Mutterböden, welche selbst bereits sekundäre, tertiäre oder höhere Bildungen sind²⁾, und ich habe wiederholt erläutert, wie man sich im Princip die Schaffung neuer Mannigfaltigkeit durch auslösende³⁾ Wirkung der vorhandenen

¹⁾ A. Th. pag. 55 ff.

²⁾ A. Th. pag. 72 ff.

³⁾ Da Roux den Begriff der Auslösung in seinem Theoriengebäude auch viel verwendet, so sei darauf hingewiesen, wie so ganz verschieden die Verwendung ist, die wir Beide von diesem Begriff machen: Roux lässt bei Störung der »normalen«, d. h. rein deskriptiv, der nicht irgendwie alterirten Entwicklung eine neue Art oder Maschinerie des Entwicklungsverlaufes »ausgelöst« werden, ich lasse jedes einzelne Entwicklungsgeschehnis durch ein ihm vorhergehendes oder durch einen im Ei gegebenen Faktor »ausgelöst« werden.

auf einander und damit überhaupt den Ablauf der Ontogenese sehr wohl vorzustellen vermag, sobald man nur eine gewisse gegebene Harmonie der Ausgangsgeschehnisse und damit zugleich ihrer Folgen voraussetzt¹).

Das Ei »braucht« also keinen komplicirten Bau zu besitzen, es braucht nur, bald mehr, bald weniger, aber immer nur eine beschränkte Zahl von Organbildungen unmittelbar zu ermöglichen: so sind denn unsere empirischen Ermittlungen auch höheren Forderungen gerecht geworden.

Wie im Einzelnen die unmittelbar von der Organisation des Eibaues abhängigen Organauslösungen geschehen, das festzustellen gehört nicht zu unserem Thema: es sei nur erwähnt, dass sehr wohl Blastulazellen eben dadurch, dass sie am vegetativen Pol eines polar gerichteten Ganzen gelegen sind, zu Organbildung angeregt werden mögen, wie es wohl bei Echiniden der Fall ist, dass in anderen Fällen (Gastropoden) spezifische Stoffe der Eiorganisation, welche bei der Furchung in bestimmte Zellen eingeschlossen werden, auf diese specificirend wirken und dergleichen mehr.

Auch gehört nicht hierher eine Erörterung der Frage, mit welchen Mitteln die auslösende Wirkung der Organe auf einander, welche wir, wie gesagt, für die späteren Phasen der Ontogenese annehmen, arbeitet und es mag hier nur dem Zweifel Raum gegeben werden, ob das nicht etwa noch principiell andere Mittel seien, als die, welche HERBST kürzlich für die äußeren formativen Reize der Ausgestaltung an Pflanzen und festsitzenden Thieren durchgearbeitet und dargestellt hat²). Auf die hier angeregte Frage werden wir in Kurzem zurückkommen.

In Hinsicht des mit allem hier Behandelten eng zusammenhängenden Begriffes der »prospektiven Potenz« und ihrer »Beschränkung« sei auf frühere Ausführungen verwiesen.

¹ Diese vorauszusetzende Harmonie besteht vorwiegend darin, dass in jedem Stadium der Ontogenese Ursachen Reize und Ursachen (Reize empfangende Bildungen zu einander passen müssen: sonst wären keine Effekte möglich. Causalharmonie. Siehe Weiteres Anal. Theor. pag. 86, 128 ff.

Wenn ich einmal Schlagwörter anwenden soll, was ich nicht liebe, so ist meine Theorie »epigenetisch«, weil sie von wenigen verschiedenen Theilen aus durch Wirkung auf einander deren mehrere entstehen lässt, weil sie nicht mit dem »Zerlegungsbegriff« arbeitet cf. auch Anhang IV; sie ist aber »evolutionistisch«, weil sie doch mit dem Begriffe der gegebenen Harmonie arbeitet.

² Biol. Centralbl. XV.

Liegt nach der hier dargestellten Ansicht in der plasmatischen Organisation des Eies die Grundvoraussetzung, oder auch Vorbedingung zur Realisirung der ontogenetischen Möglichkeiten, indem in ihr die Ursachen gegeben sind, welche die sich als erste entfaltenden dieser Möglichkeiten auslösen und damit erst den sich ferner entfaltenden die Vorbedingung ihrer Realisirung schaffen, so liegt doch in ihr selbst die Summe dieser Möglichkeiten nicht.

Diese Summe der ontogenetischen Möglichkeiten, gleichsam das die Summe der Speciescharaktere repräsentirende Magazin, kurz: die wahre »Anlagesubstanz«, wenn man das Wort recht verstehen will¹⁾, muss als im Kern der Eizelle liegend angenommen werden.

Die Thatsache der Vererbung vom Vater her, welcher fast nur Kernsubstanz zur Bildung des neu sich bildenden Wesens beibringt, beweist das, ebenso wie die typischen Defekte am Embryo nach Entnahme typischer Plasmatheile des Eies, die die Ausgestaltung realisirende, auslösende Bedeutung der Plasmaorganisation bewiesen haben.

Repräsentirt nun der Kern die Summe aller möglichen ontogenetischen Effekte und der Eibau die Summe der die ersten Realisationen der Effekte auslösend ermöglichenden Ursachen²⁾, so muss nothwendig eben diese auslösende Wirkung des Eibaues als irgend wie auf die Kernsubstanz Bezug habend gedacht werden, und zwar liegen Gründe dafür vor, sich diese Bezugnahme so zu denken, dass zwar der Kern durch jede spezifische zur Organbildung führende Auslösung typisch verändert werde, aber doch immer die Totalität der ontogenetischen Möglichkeiten potentia repräsentire (vgl. Anhang IV).

Ich habe in meiner »Analytischen Theorie«³⁾ ein Bild davon entworfen, wie man sich dieses scheinbar paradoxe Postulat der potentiellen Gleichheit der Kerne neben aktueller Verschieden-

¹⁾ Dass der Typus der Furchung nur vom Eibau abhängt, ist oben und zumal im Anhang I ausführlich erörtert. Es wäre hier ferner zu bedenken, dass z. B. bei stark gefärbten Eiern der Farbstoff sich auf spätere Embryonalstadien übertragen kann, und hier nun also ein vom Eiplasma herrührendes Speciesmerkmal darstellt. Doch sind solche Fälle selten und sehr oft entstehen gerade stark gefärbte Larven z. B. *Strongylocentrotus* aus ungefärbten Eiern und umgekehrt glashelle Larven aus undurchsichtigen Eiern.

²⁾ Dadurch, dass der Eibau die Realisation der ersten ontogenetischen Effekte explicite ermöglicht, ermöglicht er natürlich zugleich implicite solche Effekte, welche sich an Mutterböden abspielen, die selbst schon Effekt sind.

³⁾ pag. 57 ff.

heit etwa denken könnte. Mir selbst liegt an dem Bilde nicht, sondern nur an eben diesem Postulat, das dadurch sinnfällig gemacht werden soll.

Übrigens wird man anerkennen müssen, dass das von mir entworfenene Bild es versucht, den biologischen Daten¹⁾ und zugleich den chemisch-physikalischen Erfahrungen gerecht zu werden, indem es nur physikalisch-chemisch bekannte Wirkungsweisen, oder besser Veränderungsarten verwendet; den Modernen sollte das bei ihrer Art zu denken eigentlich als ein Vorzug erscheinen.

Mir selbst freilich erscheint es nicht gerade als ein solcher, wie ich denn den ganzen physiko-chemischen Dogmatismus als forschungshemmend bezeichnen möchte.

Die elementaren Geschehensarten im Bereiche des Lebenden zu erforschen, das ist unsere Aufgabe, nicht aber ist uns vorge-schrieben, alles biologische Geschehen von vorn herein als in Physik und Chemie auflösbar zu betrachten.

Dass in der That oftmals das Lebensgeschehen an bestimmte Einrichtungen gebunden ist und in so fern »maschinenartig« verläuft, das zeigten ja allerdings gerade manche unserer Erfahrungen über die Bedeutung des Eibauers; aber aus solchen Thatsachen folgt nichts zu Gunsten der Maschinendogmatik, sondern folgt nur das Postulat der Vorsicht im biologischen Generalisiren.

Mit dieser Einsicht wären wir denn wieder an den Ausgang unserer Studie zurückgelangt. —

Anhang I.

Die Furchung von Bruchstücken des Seeigeleies.

Eine Frage, die seltsamerweise bisher weder von mir noch von Anderen eigentlich aufgeworfen wurde, wenschon MORGAN²⁾ sie einmal gestreift hat, ist die, wie sich ein Seeigelei furcht, dem man Theile seines Protoplasmas genommen hat. Ich biete im Folgenden eine zwifache Beantwortung dieser Frage.

Da isolirte erste Blastomeren von Echinus sich der Art ihrer Zellen nach (nicht immer der Form des Ganzen nach) stets »halb-

¹ Diese sind vorwiegend: die Vererbung vom Vater her, welche für die Wichtigkeit der Kernsubstanz, und die Regulirbarkeit des Eies in Verbindung mit Fällen von Nichtregulirbarkeit, welche für einen typischen, aber zugleich einfachen Bau des Eiplasmas spricht.

² Anat. Anz. IX. pag. 145.6.

furchen, und ich geneigt bin, den Furchungstypus von der Organisation des Eibaues abzuleiten, so musste ich erwarten, dass auch Eibruchstücke sich eben als »Bruchstücke«, nicht als verkleinerte Ganze furchen würden; boten doch außerdem die an Ctenophoreneiern gemachten Erfahrungen Veranlassung zu dieser Vermuthung.

Der Erfolg hat ihr Recht gegeben.

a.

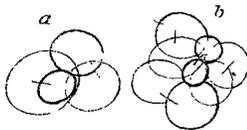
Die Furchung von Bruchstücken des befruchteten Seeigeleies.

Befruchtete Eier von Echinus wurden nach meiner Methode membranlos gemacht und sodann, wenn die Kopulation der Vorkerne vollzogen war (etwa eine Stunde nach Zusatz des Samens), etwa $\frac{1}{2}$ Minute lang stark geschüttelt. Die so erhaltenen Bruchstücke wurden ausgelesen und späterhin wurden alle diejenigen derselben, welche sich in zwei getheilt hatten, zu je zweien isolirt und fortlaufend beobachtet. Auf diese Weise nur ist man sicher, keine polysperm befruchteten Stücke in späteren Stadien zu beobachten; solche nämlich theilen sich bekanntlich simultan in drei oder mehr Zellen.

Zwei- und Viertheilung der Objekte boten in der großen Mehrzahl der Fälle nichts Besonderes, aber in einigen Fällen ließ die Viertheilung doch schon erkennen, dass meine Vermuthung die Furchungsart vom Eibau abzuleiten ihre Berechtigung habe.

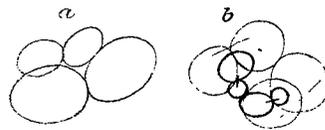
Zwei Typen solcher abnormer Vierstadien von Bruchstücken lassen sich unterscheiden.

Fig. 1.



Eibruchstück vom Typus A. a: in vier Zellen, b: in acht Zellen getheilt: vgl. den Text.
Zerriss Ap. 16 mm Oc. 4.

Fig. 2.



Eibruchstück vom Typus B, nur animales Eimaterial enthaltend: vgl. den Text.
Zerriss Ap. 16 mm Oc. 4.

Im ersten Typus (A) theilte sich die eine Zelle des zweizelligen Stadiums in gleiche Stücke, die andere aber in eine Makro- und eine Mikromere (Fig. 1a); bei der Achttheilung zerfiel jede Zelle gleich, so dass zwei Makromeren, zwei Mikromeren und vier mittelgroße Zellen vorhanden waren (einmal beobachtet) (Fig. 1b).

Im zweiten Typus (B) zerfiel jede der Zellen des Zweierstadiums in eine Mikro- und eine Makromere (Fig. 2a; zum Achterstadium

theilten sich die Makromeren gleich, so dass ihrer vier vorhanden waren, die Mikromeren aber schnürten kleinste Zellen ab. kurz es resultirte ein Furchungsbild ganz gleich demjenigen, welches zwei isolirte animale Blastomeren des Achterstadiums geliefert haben würden (einmal beobachtet) (Fig. 2*b*).

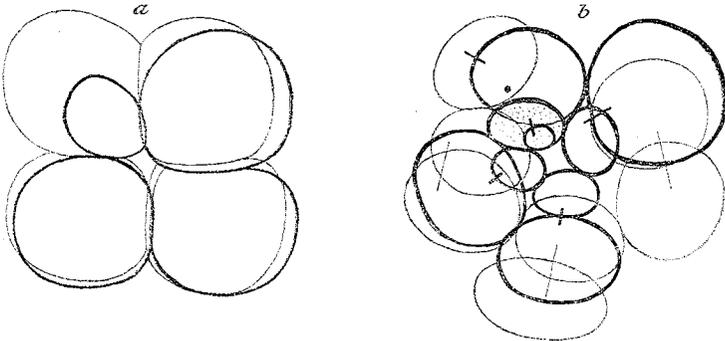
In der Mehrzahl der Fälle ist, wie gesagt, das Viererstadium normal: dann beginnt das Interesse des Versuchs erst im achtzelligen Stadium. Wir unterscheiden folgende Typen, an die oben genannten in der Bezeichnung anknüpfend.

Typus C: Normales Achtstadium und auch normales Sechzehnstadium mit vier Mikromeren; fast nur bei recht großen Bruchstücken beobachtet, an merklich kleinen Stücken nur viermal.

Typus D: Normales Achtstadium, aber dann Zerfall in 16 gleiche Zellen; auch im 32zelligem Stadium werden keine Mikromeren gebildet (zweimal beobachtet).

Typus E: Von den Zellen des Viererstadiums theilen sich drei gleich, die vierte aber zerfällt in eine Makro- und eine Mikromere

Fig. 3.



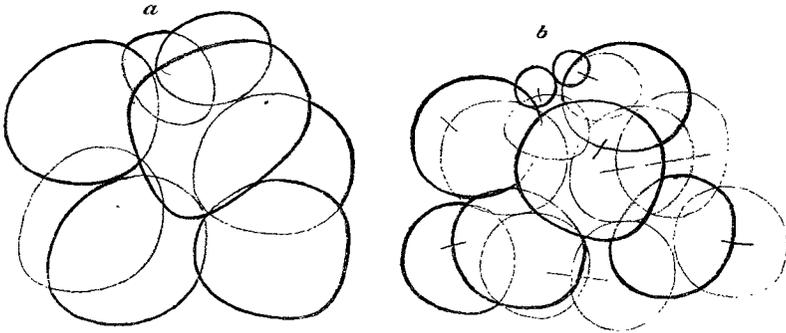
Eibruchstück vom Typus E: vgl. den Text. In *b* sind die vorzeitige Mikromere und ihr Derivat punkirt gezeichnet. Zerris D^r Oc. 4.

Fig. 3*a*. Bei der Sechzehnteilung schnürt die Mikromere eine kleinste Zelle ab und werden von drei anderen Zellen Mikromeren geliefert von der Größe derjenigen des Achterstadiums oder etwas kleiner (Fig. 3*b*); es sind also vorhanden: drei rechtzeitige Mikromeren, eine vorzeitige Mikromere (die schon im Achtstadium auftrat), eine vorzeitige kleinste (denn solche »sollten« erst im 32zelligem Stadium auftreten). Die anderen vier Zellen zerfielen zu gleichen Theilen (dreimal beobachtet).

Typus F: Das Achterstadium wie in E. Aber bei der Sechzehn-

theilung bildet zwar die vorzeitige Mikromere eine vorzeitige kleinste, aber sonst treten keine Mikromeren auf, es sind vielmehr 14 gleich große Zellen vorhanden. Auch bei der nächsten Theilung bilden sich keine Mikromeren weiter (viermal beobachtet).

Fig. 4.



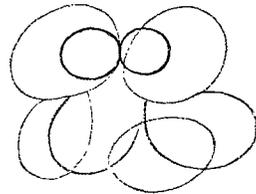
Eibruchstück vom Typus G. typische Halfenfurchung darstellend; man vergleiche die Figur *a* mit Fig. 5, welche die Theilung einer isolirten Blastomere darstellt. ZEISS D² Oc. 4.

Typus G: Von den Zellen des Viererstadiums theilen sich zwei gleich, die beiden anderen aber liefern je eine Makro- und eine Mikromere. Es resultirt ein Bild, welches dem einer gefurchten isolirten ersten Blastomere durchaus gleich, selbst die Lagerung der Theile und damit die Gesamtform ist bisweilen halb (Fig. 4 *a*). Entsprechendes zeigt das 16 zellige Stadium: Die Mikromeren haben kleinste abgeschnürt, alles Andere ist gleich getheilt, kurz: wir haben ein typisches halbes Zweiunddreißig-Stadium vor uns (neunmal beobachtet). (Fig. 4 *b*.)

Das Geschilderte, durch die Figuren noch näher erläutert, lehrt, dass die Furchung von Bruchstücken des befruchteten Seeigeleies sehr verschieden verlaufen kann. Da die Bruchstücke durch planloses Schütteln erhalten waren, so repräsentirten sie natürlich die verschiedensten

Theile des Eiganzen und war eine solche Verschiedenheit ihres Verhaltens bei der Furchung, wenn anders der Typus dieser von der Eiorganisation abhängt, zu erwarten. Ja in der Verschiedenheit der Bruchstücke hinsichtlich ihrer Furchung liegt geradezu ein Beweis für die Abhängigkeit der Furchung vom Eibau.

Fig. 5.



Theilung einer isolirten Blastomere von Echinus, Kopie aus einer meiner früheren Arbeiten; zum Vergleich mit Fig. 4a.

Typus G, um uns nur an diesen hier zu halten, zeigt uns eine Furchung genau wie die einer isolirten ersten Blastomere (Fig. 5): das beweist deutlich, dass auch die isolirte erste Blastomere sich »halb« furcht, desshalb, weil sie die Hälfte der plasmatischen Eiorganisation repräsentirt, nicht aber weil ihr Kern, wie ROUX will, auf das Halbe des Furchungstypus »eingestellt« ist. Bei den Versuchsobjekten unseres Typus G war ja der auf den ganzen Furchungstypus »eingestellte« Kern vorhanden und sie furchten sich doch halb!

Einzig und allein der Bau des Eies bestimmt also den Typus seiner Furchung; es ist bemerkenswerth, dass sich aus einer scheinbar weit abliegenden Serie von Beobachtungen ein gleiches Resultat ergibt; daraus nämlich, dass, wie APPELLÖF¹⁾ mittheilt, die Eier verschiedener Formen mit Sperma weit abstehender anderer besamt zwar immer, wenn es überhaupt zur Befruchtung kam, vollen Ablauf der Furchung, und zwar immer im Typus des Weibchens, dagegen nicht oder nur sehr mangelhaft irgend eine Spur von Organ-differenzirungen zeigen, darf wohl ebenfalls geschlossen werden, dass die Furchung in ihrem Typus vom Bau des Eies und von nichts Anderem abhängt.

Es ist nicht schwer, sich zu vergegenwärtigen, welche Theile des Eiganzen die Bruchstücke unserer verschiedenen Typen repräsentirten. Versuchen wir es für einige Fälle, wobei wir uns eine Achse durch das Ei gelegt denken wollen, welche seinen »vegetativen« und seinen »animalen« (oder: Mikromeren-) Pol verbindet; auch wollen wir von »animaler und vegetativer Hälfte« des Eies reden, sowie auch von »Symmetriehälften« und »Symmetrievierteln«, Ausdrücke, die ohne Weiteres verständlich sein werden.

Typus G, um mit diesem wichtigsten Typus zu beginnen, repräsentirt ungefähr eine Symmetriehälfte des Eies, da ja auch eine der beiden ersten Blastomeren, mit der er sich identisch furcht, solche repräsentirt.

Von Typus A dürfte dasselbe gelten; nur liegt hier ein Anachronismus der Furchen vor.

Bruchstücke von Typus B enthielten offenbar nur Material der animalen Eihälfte.

Solche vom Typus D nur solches der vegetativen.

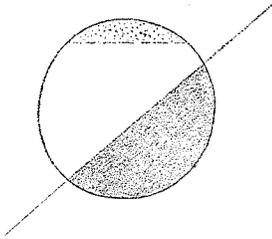
Beide letztgenannten Typen sind sehr selten beobachtet, was

¹⁾ APPELLÖF. Über einige Resultate der Kreuzbefruchtung bei Knochenfischen. Bergens Museums Aarbog. 1894—95. Nr. 1.

gut damit harmonirt, dass sich auch in früheren Versuchen rein animales und rein vegetatives Blastomerenmaterial so schwer erhalten ließ.

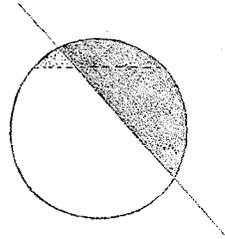
Typus C (die normale Furchung, wie gesagt, fast immer nur an recht großen Stücken beobachtet, repräsentirt wohl Eier, denen nur sehr wenig Material und dazu vielleicht vorwiegend solches der vegetativen Hälfte genommen war; doch soll auch nicht von vorn herein ausgeschlossen werden, dass sich in den hierher gehörigen Fällen eine frühe Regulation der Plasmatheile zum verkleinerten Ganzen eingestellt habe, obschon solche bei isolirten Blastomeren des Seeigeleies (im Gegensatz zu demjenigen des Amphioxus — WILSON) nie beobachtet worden ist.

Fig. 6.



Schema zur Erläuterung der Herkunft des Furchungstypus E. Das Mikromerenfeld punktiert. Vgl. Text.

Fig. 7.



Schema zur Erläuterung der Herkunft des Furchungstypus F. Der Rest des Mikromerenfeldes punktiert. Vgl. Text.

Die Typen E und F enthalten, wie Typus G, Material der animalen und vegetativen Eihälfte gemischt, aber sie repräsentiren keine Symmetriehälfte des Eies, sondern schief zur Achse abgetrennte Bruchstücke. Ich denke, wir werden nicht fehl gehen, wenn wir annehmen, Eiern vom Typus E, mit seinen fünf Mikromeren im 16zelligen Stadium, sei die schraffierte Masse der Fig. 6, Eiern vom Typus F, mit seinen nur zwei Mikromeren im entsprechenden Stadium, diejenige der Fig. 7 entnommen worden. Die Thatsache der vorzeitigen Mikromerenbildung in beiden Typen dürfte daraus abzuleiten sein, dass eben die Mikromerenzone des Eies wegen der verkleinerten Gesamtmasse hier schon früher als sonst ihren Einfluss äußert. Leider lässt sich am Echinusei (im Gegensatz zu dem von Arbacia — MORGAN) diese Mikromerenzone vor Bildung der Mikromeren nicht erkennen.

Es erübrigt zu bemerken, dass, wie zu erwarten war, aus Eiern von jedem der geschilderten Typen normale Larven von mir gezogen worden sind.

3.

Die Furchung von befruchteten Bruchstücken
des Seeigeleies.

Nachdem konstatiert war, dass Bruchstücke befruchteter Eier sich als »Bruchstücke« furchen, drängte sich naturgemäß die Frage auf, wie sich befruchtete Bruchstücke von Eiern, welche unbefruchtet zerschüttelt worden waren, in dieser Hinsicht verhalten möchten. Seitens MORGAN liegt die Schilderung einiger Stadien aus der Furchung solcher Objekte, aber keine zusammenhängende Beobachtung eines und desselben Objektes vor, wesshalb ich Eingangs sagte, dass unser Problem von ihm gestreift sei; auch ist seine Bedeutung von ihm nicht weiter diskutiert worden; bezüglich des Tatsächlichen stimmen meine Beobachtungsreihen mit seinen Daten überein.

Es ist klar, dass uns die Beobachtung der Furchung von befruchteten Eibruchstücken (also, um jedes Missverständnis auszuschließen, von Eiern, welche erst in Stücke zerschüttelt und dann befruchtet worden waren) nicht nur über das Problem der Abhängigkeit der Furchung vom Eibau Klarheit zu verschaffen geeignet ist, sondern zugleich noch ein anderes Problem eng berührt: das ist die Frage nach der Präformation des Eibaues.

Nachdem man durch MORGAN¹⁾ erfahren hatte, dass ein Mikromerenfeld bereits am zweizelligen Stadium sichtbar, also wohl von Anfang der Furchung an am Seeigelei vorhanden sei, machten WILSON und MATHEWS²⁾ die Entdeckung, dass die so bestimmte ungleichpolige Achse stets mit der definitiven Lage der kopulirenden Vorkerne (also des Furchungskernes) derart zusammenhänge, dass das Mikromerenfeld sich an dem vom excentrisch gelegenen Furchungskern am meisten entfernt gelegenen Pol befände. Die genannten Forscher werfen nun die Doppelfrage auf:

Bestimmt die Lage des Furchungskernes die Achse und Polarität des Eies?

Oder: Bestimmt die präformirte Polarität des Eies die Lage des Furchungskernes, während sie auf den weiblichen Vorkern ohne richtenden Einfluss ist? Letzteres nämlich müsste bei der zweiten Alternative der Fall sein, da die durch den Vorkern und die durch den Furchungskern bestimmten Achsen jedenfalls nicht zusammenfallen.

¹ Anat. Anz. IX.

² Journ. of Morph. X.

Die Beobachtung der Furchung befruchteter Eifragmente muss, denke ich, hier entscheiden können und zwar aus folgendem Grunde.

Geschieht sie stets im Typus des verkleinerten Ganzen, so dürfte das dafür sprechen, dass in der That durch die Lage des Furchungskernes die Organisation des Eies erst in ihrer gerichteten Specificität geschaffen wird.

Geschieht sie dagegen in Bruchstücken des Ganzen, wie diejenige zerschüttelter befruchteter Eier, so dürfte auf eine schon vor der Befruchtung bestehende (>präformirte<) gerichtete Eiorganisation mit großer Wahrscheinlichkeit zu schließen sein, da für die Bruchstückfurchung kein zureichender Grund vorliegen würde, wenn nicht eben die Zerschüttelung der Eier in Bruchstücke als solcher zugelassen wird. Letztere würden sich nicht nur als Massenbruchstücke, sondern als Organisationsbruchstücke erwiesen haben.

Das Resultat der von mir angestellten Untersuchungsreihe spricht nun unzweideutig für die zweite der von uns aufgestellten Alternativen, für die Präformation des Eibaues; denn es wurden fast alle unter α für die Furchung von Bruchstücken befruchteter Eier aufgestellten abnormen Typen auch bei der Furchung befruchteter Eibruchstücke beobachtet, und zwar:

Typus D, d. h. 16 gleich große Zellen im sechzehnzelligen Stadium, auch weiterhin keine Mikromeren, fünfmal.

Typus E, d. h. eine vorzeitige Mikromere im Achterstadium (Fig. Sa), welche bei der nächsten Theilung eine kleinste bildet, dazu drei neue rechtzeitig Mikomeren im Sechzehnstadium, dreimal.

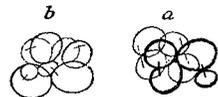
Typus F, d. i. wie E aber ohne die drei neuen Mikromeren, achtmal.

Typus G, d. i. echte Halbfurchung (Fig. Sb), zweimal und dazu kommen, zweimal beobachtet, als Typus H Eier, die im Achterstadium, wie G, zwei Mikromeren vorzeitig aufwiesen, welche bei nächster Theilung kleinste bildeten, wozu dann aber noch zwei rechtzeitig Mikromeren im Sechzehnstadium hinzukamen.

Normal furchten sich befruchtete Eibruchstücke fast nur, wenn ihnen nur sehr wenig Masse fehlte; an erheblich kleineren Stücken wurde normale Furchung nur fünfmal beobachtet. —

Dass befruchtete Eibruchstücke normale Larven liefern, ist lange

Fig. 5.



Zwei befruchtete Eibruchstücke, von denen das eine (b) nach Typus G, das andere (a) nach Typus E in acht Zellen zerfallen ist. Vgl. den Text. Zetis: Ap. 16 mm Oc. 4.

bekannt und wurde von mir nochmals für Eier der verschiedenen Typen konstatirt. —

Das Resultat unserer Untersuchungen lässt sich, wie folgt, zusammenfassen.

Eibruchstücke, seien es Bruchstücke schon befruchteter Eier oder seien sie erst als Bruchstücke befruchtet, furchen sich sehr verschieden und zwar fast immer in Bruchstücken der Ganzfurchung, was auf eine Abhängigkeit des Furchungstypus von der Eiorganisation schließen lässt; schon die Furchungsweise isolirter Blastomeren sprach für diese Auffassung, welche jetzt bewiesen erscheint.

Aus der Thatsache, dass auch befruchtete Eibruchstücke sich wie Bruchstücke des Ganzen furchen, ist auf eine schon vor der Befruchtung bestehende (»präformirte«) Organisation oder Richtung des Eiplasmas zu schließen.

Anhang II.

Ein neuer Beweis für die Gleichwerthigkeit der Echinidenblastomeren.

Vor vier Jahren habe ich gezeigt, dass es durch Anwendung von Druck gelingt, die Kerntheilungsrichtungen im sich furchenden Echinidenei derart zu beeinflussen, dass sie zuerst¹⁾ sämmtlich in einer Ebene stattfinden, darauf aber senkrecht zu derselben, wodurch eine durchgreifende Veränderung der relativen Lage der Kerne zu einander herbeigeführt wird. Ich habe es schon oft betont, dass aus der Thatsache, dass so in ihrer Furchung veränderte Eier normale Larven liefern, zwar auf eine Gleichwerthigkeit der Kerne des Echinideneies, nicht aber auf eine solche seiner Plasmatheile geschlossen werden könne, da nämlich das Protoplasma des Eies durch den Versuch nur dimensional deformirt sei; mittels anderer Versuche ließ sich allerdings auch die Gleichwerthigkeit der Plasmatheile des Echinideneies darthun, ein Befund, der ja im Haupttext dieses Aufsatzes eingehend discutirt ist und, wie ebenda bemerkt, nicht ohne Weiteres auf andere Objekte übertragbar ist.

¹ Daraus, dass ich die Entwicklung von Eiern mit verlagerten Kernen nur für Objekte geschildert habe, die bis zum acht- oder sechzehnzelligen Stadium dem Druck ausgesetzt waren, haben Manche geschlossen, es sei die Aufzucht normaler Larven aus länger gepressten Eiern mir nicht gelungen: ich habe aber wohl wiederholt 32 und 64 Zellen in einer Platte beobachtet, nur lag mir an Ausführung und Schilderung dieser Befunde nichts, da sie ja principiell nichts Neues für meinen Zweck lehren konnten.

Ich habe nun jetzt einen einfachen Versuch ausgeführt, der die Gleichwerthigkeit der Kerne und der Plasmatheile gleichermaßen in noch anderer Weise, als das früher schon geschehen ist, vor Augen führt und will ihn, obschon er principiell nichts Neues bietet, in Kürze hier mittheilen.

Wenn man Eier von *Echinus microtuberculatus* im vollendeten achtzelligen Stadium ziemlich stark etwa eine Minute lang schüttelt, so gelingt es stets bei einem Theil der Objekte die acht Zellen, welche normalerweise in 2 vierzelligen Kränzen über einander liegen, derart zu derangiren, dass sie ganz oder nahezu in einer Ebene neben einander liegen. Die Entwicklungsfähigkeit solcher Objekte ist nichts weniger als gestört. An der nächsten Furchung, welche die vier Mikromeren liefert, sieht man deutlich, welcher Art die Derangirung war: liegen alle Mikromeren bei einander, so waren animaler wie vegetativer Zellenkranz gleichsam von einander weggeklappt, liegen sie nicht bei einander, so waren die Verlagerungen der Zellen complicirter, indem animaler und vegetativer Zellenkranz gleichsam in einander hineingetrieben waren.

Für Details sind die beigegebenen Figuren (9—11) genau zu betrachten, die Abkömmlinge des »animalen« Zellenkranzes sind in ihnen mit einem starken Punkt bezeichnet. Man beachte besonders die Richtung und die Art in der sich jede einzelne Zelle getheilt hat: beide sind nämlich in Bezug auf sie dieselben, in der sie sich auch in ungestörter Lagerung getheilt haben würde. Beide, Richtung der Spindelstellung und Art der Produkte, hängen, wie ja alles in Anhang I Mitgetheilte und auch die Furchung isolirter Blastomeren schon lehrten, sehr im Einzelnen von der Organisation des Eies ab, die sich auf seine Theile in Bruchstücken überträgt; nun sind in den hier geschilderten Versuchen eben die Bruchstücke mit ihrer Bruchstück-Organisation ohne alle Rücksicht auf die harmonischen polaren Beziehungen, die sie im Keimganzen als Descendenten einer Ganz-Organisation hatten, durch einander gewürfelt worden, daher denn die Furchung der Versuchsobjekte trotz der Ordnung im Einzelnen, trotz der Thatsache z. B., dass man bei Betrachtung der Figuren *b* genau sagen kann, wo nun die kleinsten Zellen der Figuren *c* auftreten werden, im Ganzen einen so ungeordneten Eindruck macht. —

Daraus, dass die hier geschilderten derangirten Eier sich durchaus normal bis zum Pluteus entwickelten, was von mir in 24 Fällen konstatirt wurde, folgt die Gleich-

Verschiedene Beispiele der Furchung derangirter
Achterstadien.

Fig. 9.

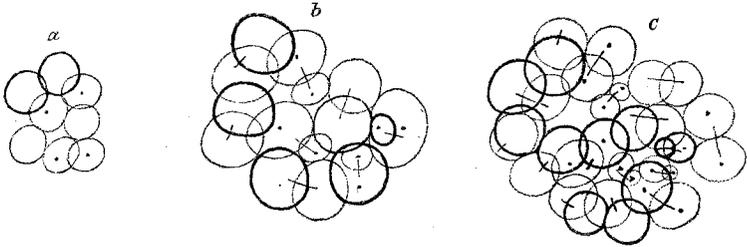


Fig. 10.

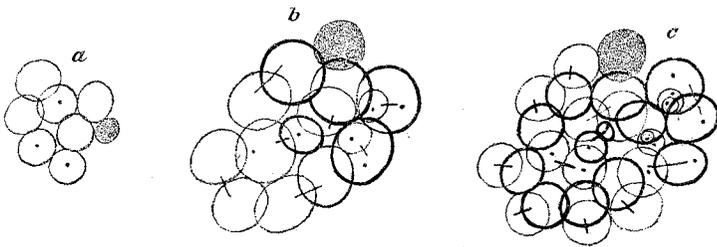
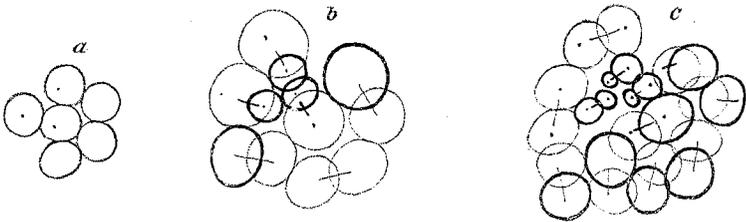


Fig. 11.



In Fig. 9 sind alle acht Blastomeren erhalten: man beachte, wie weit in *b* die Mikromeren von einander liegen, von den beiden rechts gelegenen liegt die eine unten, die andere oben; auf das Stadium *c* folgt nun eine Theilung, welche das Ganze zweischichtig macht.

In Fig. 10 ist eine Zelle wohl durch die Operation *kerulos* gemacht, sie theilte sich nicht; in *b* sieht man an der Bildung von nur drei Mikromeren, dass es eine animale Zelle war; man beachte wieder, dass die eine Mikromere oben, die zwei anderen unten liegen.

In Fig. 11 sind zwei Zellen (von jeder Kategorie eine) durch die Operation entfernt, hier liegen, wie *b* zeigt, die drei animalen Zellen bei einander, aber das vegetative Material ist gewaltig verlagert, jede vegetative Zelle liegt an anderer relativer Stelle als sie normaler Weise liegen würde.

Die Fig. *a* mit ZEISS Ap. 16 mm Oc. 4, die Fig. *b* und *c* mit Ap. 16 mm Oc. 8 gezeichnet.
Das Material der »animalen Hälfte« und seine Derivate sind stets durch einen Punkt bezeichnet.
Jedes der drei hier dargestellten Objekte lieferte einen normalen Platzeus.

wertigkeit der Kerne und der Plasmatheile des Echiniden-
eies gleichermaßen und folgt zugleich aufs allerdeutlichste,
dass aus typischer Ordnung der Furchung und aus Abhängig-
keit dieser Ordnung von der Organisation des Eies ganz im
Einzelnen, wir können geradezu sagen aus dem Mosaik-
charakter der Furchung (denn das ist es, was wir oben schild-
erten), dass aus allem diesen nicht auf Abhängigkeit der
späteren Entwicklungsfaktoren vom Einzelnen der Eiorgani-
sation, nicht auf einen Mosaikcharakter der späteren Ent-
wicklung geschlossen werden darf¹⁾.

Das Einzelne angehend, sei hier nur bemerkt, dass, obschon
meist bereits im 64zelligen Stadium der Keim deutlich aus zwei
über einander liegenden Zellschichten besteht, doch auch bisweilen
an manchen Stellen die Elemente zu dritt über einander liegen;
solche Vorkommnisse müssen natürlich die Bildung der einschichtig-
epithelialen Blastula beeinträchtigen, und ich deute in der That die
Zerfallskörnchen, welche man oft in Blastulis aus zerschüttelten
Achterstadien findet²⁾, als Reste solcher nicht zum Epithel verwendeter
Zellen; wenn sie nicht zu zahlreich sind, beeinträchtigen sie das
Wohlbefinden der Larve nicht und verschwinden im Laufe der Ent-
wicklung (von den Mesenchymelementen aufgenommen??). —

Es mag endlich erwähnt sein, dass die, wie geschildert, stets
durchaus normal verlaufende Entwicklung der Versuchsobjekte
gegenüber derjenigen ungestört sich entwickelnder Eier immer etwas
verzögert ist, eine Thatsache, die ich schon früher für ähnliche
Fälle auf Rechnung der Zeit setzte, welche zu der nothwendig
anzunehmenden Rekonstruirung des Inhalts jeder Blastomere im Sinne
der Polarität des Gesamtkeimes erforderlich ist (vgl. An. Theor.

¹⁾ Vgl. den Haupttext dieser Studie, pag. 79.

²⁾ Auch in Blastulis, welche aus isolirten Blastomeren gezogen sind, findet
man bekanntlich Zerfallsprodukte oft in unerwünscht großer Zahl. Ich weise
hier auf diesen Umstand hin Angesichts einer Bemerkung Roux's. Dieser
Forscher meint nämlich, wenn wirklich, wie ich mir das denke, der Schluss
der eventuell gebildeten Halb->Morula zur Ganz-Blastula durch kapillares Zell-
gleiten ohne spezifische ordnende Faktoren stattfände, so sei nicht einzusehen,
dass nicht bisweilen Zellen ins Blastocöl eingeschlossen würden, wohin sie nicht
gehören. Nun, ich denke, eben die Zerfallskörnchen sind, zum Theil
wenigstens, Reste solcher an falschen Ort gelangter Zellen, zum
größeren Theil allerdings wohl die Reste schon während der Furchung abge-
gestorbener Elemente, wie man sie in der That oft beobachtet, eine Folge der
mit der Operation verbundenen Allgemeinschädigung.

pag. 22 und Haupttext dieser Studie pag. 89). Dass solche Rekonstruktion des Blastomereninhalts auch für die hier geschilderten Versuche zu postulieren ist, ist klar, denn ohne Ausgangsordnung kann nichts Geordnetes geschehen. Nun aber sind in den Versuchen, wie bemerkt, gestört worden: erstens die relative Lage der Kerne, zweitens die relative Lage der Massentheilchen des Eies zu einander, drittens die polaren Verhältnisse jeder Blastomere zum Ganzen, welche letztere Störung sich ja aus dem Ungeordneten der Furchung unserer Objekte im Ganzen bei minutiöser Ordnung im Einzelnen deutlich ergab. Da nun eben der normale Entwicklungsverlauf nothwendig auf Wiederherstellung des Wesentlichen der normalen Ausgangsordnung weist und eine Wiederherstellung der relativen Lage von Kernen und Massentheilchen zu einander nicht statthat, so bleibt nur die Herstellung der polaren Verhältnisse zum Ausgangspunkt als möglich übrig, womit zugleich diese als eigentlich wesentliches Moment am Bau des Keimes in Hinsicht der ontogenetischen Vorgänge nachgewiesen sind.

Anhang III.

Einiges über die Organisation des Eies und über die ersten Entwicklungsvorgänge von Myzostoma.

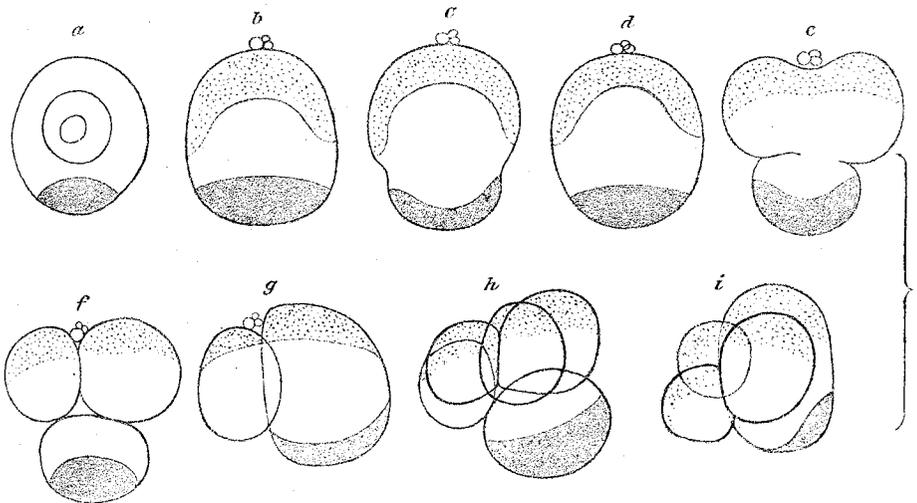
Einige schon vor längerer Zeit gemachte und jetzt erweiterte Beobachtungen an Eiern von Myzostoma sollen im Folgenden mitgeteilt werden, jedoch nur so weit sie zur Illustration des im Text über relativ-komplicirte präformirte Eiorganisationen Gesagten dienen, und ohne dass den in Aussicht gestellten Untersuchungen WHEELER'S dadurch vorgegriffen werden soll.

Herr Dr. LO BIANCO empfahl mir Myzostoma als günstiges Objekt, das stets zu haben sei und bei dem künstliche Befruchtung leicht gelänge; ich fand seine Angaben in vollstem Maße bestätigt; die Eier von Myzostoma sind in der That recht hell und gut beobachtbar und künstliche Befruchtung gelingt durch einfaches Zerzupfen eines Individuums — die Thiere sind Hermaphroditen. Leider sind die Eier zu Experimenten zu klein, ihr Durchmesser beträgt weniger als die Hälfte von dem des auch schon recht kleinen Seeigeleies. Ich habe künstliche Befruchtung in den Monaten Oktober (1894), März und April (1896) ausgeführt, so dass die Zeit der Reife wahrscheinlich ziemlich lang ist.

Das eben ausgetretene Ei ist eckig deformirt, wohl eine Folge des gegenseitigen Druckes der Eier im Körperinnern, sehr bald tritt Abrundung ein, und das Ei nimmt eine ovale Gestalt ein, aber nicht nur äußerlich ist eine Polarität an ihm sichtbar, vielmehr zeigt es an einem Pol eine dichte schwärzlich grüne Masse, welche scharf abgegrenzt, in die schwach röthlichbraune übrige Eisubstanz vorspringt; das große Keimbläschen liegt ungefähr central (Fig. 12*a*).

Während der jetzt erfolgenden Reifung geschieht nun die Ausprägung einer seltsamen Bauordnung des Plasmas. Die Richtungskörper entstehen stets an dem der schwärzlichen Plasmamasse —

Fig. 12.



Entwicklung des Eies von Myzostoma bis zum vierzelligen Stadium. Vgl. den Text. Die grünliche (im auffallenden Lichte milchig-weiße) Eisubstanz ist schraffirt, die rothliche punktirt gezeichnet. ZERS D* Oc. 4.

die bei auffallendem Licht milchweiß erscheint — gegenüber liegenden Pol, und nach diesem zu zieht sich ferner die röthliche Substanz, welche vorher diffus in der Eimasse vertheilt war, zusammen, wie es scheint, vorwiegend, oberflächlich gelagert und eine Kalotte, die etwas mehr als $\frac{1}{3}$ des Ganzen einnimmt, bildend; die schwarzgrüne (resp. milchige) Masse ist an ihrem Pol verblieben, hat sich aber an ihm etwas ausgebreitet; zwischen der röthlichen und der schwärzlichen Masse lagert endlich ein heller Ring, so dass also drei Zonen mit größter Deutlichkeit am reifen Ei ausgeprägt erscheinen (Fig. 12*b*). Es sind diese drei Zonen in jeder beliebigen Lage in Hinsicht der Schwerkraft beobachtet worden, über einander,

schräg, oder neben einander, so dass das spezifische Gewicht der drei Eitheile offenbar nur sehr wenig differirt, jedenfalls nicht genug, um geringe Reibungswiderstände zu überwinden, und dass jedenfalls die typische Vertheilung der drei Substanzen im Ei nicht auf Rechnung dieses Faktors zu setzen ist, was dann allgemein zur Vorsicht bei Verwendung derselben zur Erklärung typisch ausgeprägten Eibaues mahnt.

Ist die im Vorstehenden geschilderte Anordnung der Eisubstanzen in deutlicher Form vorhanden, so wölbt sich der vegetative Eitheil, wie wir jetzt den die schwarz-grüne Eimasse bergenden bezeichnen wollen, hervor, als wolle er sich abschnüren (Fig. 12*c*); es kommt aber nicht dazu, sondern nach kurzer Zeit besitzt das Ganze wieder seine ovale Form (Fig. 12*d*); nach Ablauf von etwa $\frac{1}{4}$ Stunde wiederholte sich die Herauswölbung des vegetativen Eitheils und zwar diesmal mit dem Erfolg der Abtrennung, gleichzeitig damit streckt sich der animale röthliche Theil senkrecht zur Achse (Fig. 12*e*) und theilt sich, und als Resultat dieser beiden parallel gehenden Vorgänge sehen wir ein scheinbar dreizelliges Stadium vor uns, in welchem aber nur die beiden röthlichen Elemente kernhaltige Zellen sind (Fig. 12*f*). So weit ich es ermitteln konnte, wird der »Dottersack« des *Myzostomaeies* in der That völlig vom kernführenden Eitheil abgeschnürt, doch mag die Verwendung der Schnittmethode immerhin die Existenz eines beschränkten bleibenden Zusammenhanges ergeben. — Die beiden echten Zellen des »dreizelligen« Stadiums sind von etwas verschiedener Größe und der »Dottersack« verschmilzt nun mit der größeren derselben (Fig. 12*g*); im folgenden Ruhestadium beobachtet man, außer den üblichen Erscheinungen, wie engen Anschluss der Zellen etc., deutlich die lokale Ansammlung der grünlich-schwarzen (resp. milchigen) Substanz am äußersten vegetativen Pol der jetzt als *CD* (nach WILSON's Vorgang) zu bezeichnenden großen Zelle, während sie im Stadium des »dreizelligen« Keimes mehr diffus, wenn schon auch mit Bevorzugung der vegetativen Region, im Dottersack vorhanden gewesen war.

Das bisher Geschilderte deckt sich durchaus mit dem durch BOBRETZKI und CRAMPTON von gewissen Gastropodeneiern Bekannten, nur dass bei diesen die Präformation der verschiedenen Substanzen im ungefurchten Ei wohl nicht so deutlich sichtbar war.

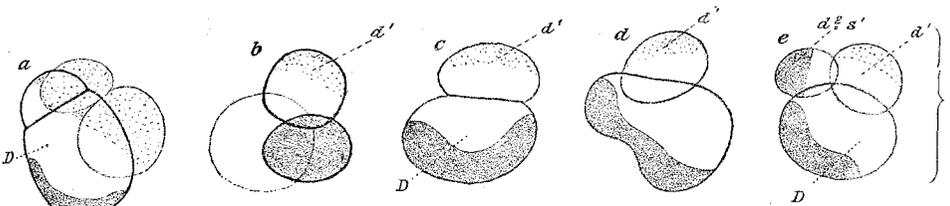
Beim Übergang vom zwei- zum vierzelligen Stadium wiederholt sich das eben Geschilderte für die Zelle *CD* im Kleinen, während Zelle *AB* sich einfach durchschnürt in *A* und *B*, zwischen denen

ich keine Größendifferenz konstatiren konnte, ebenso wenig wie an den beiden anderen echten Zellen des »fünfcelligen« Stadiums (Fig. 12*b*). Im vierzelligen Ruhestadium, das auf das »fünfcellige« Stadium folgt, ist auch wieder die spezifische schwarzgrüne Masse durchaus am vegetativen Pol der Zelle *D* angesammelt (Fig. 12*i*).

Es folgt die Bildung der ersten Mikromerengeneration, deren Bezeichnung als »Mikromeren« allerdings cum grano salis zu verstehen ist, denn die Zellen *A* und *a'*, *B* und *b'*, *C* und *c'*, sind unter sich so gut wie völlig gleich groß.

Wir verfolgen im Einzelnen nur die Zelle *D* in ihrer Theilung. Dieselbe wird durch die auffallende Erscheinung eingeleitet, dass ihr vegetatives Ende, also gerade derjenige Ort, an welchem der grünlich-schwarze, in auffallendem Licht milchige Dotter gelagert

Fig. 13.



Entwicklung des Eies von Myzostoma. Bildung der Zellen *d'* und *d''* (= *s'*). In *a* sind alle Zellen des vierzelligen Stadiums gezeichnet, sonst nur *D* mit ihren Derivaten. Vgl. den Text; man beachte die Vertheilung des schraffirt gezeichneten grünlichen (im auffallenden Lichte milchig-weißen) Dotters. ZEISS D' Oc. 4.

war, glashell erscheint, was, wie auch alles Folgende, zumal bei Verwendung auffallenden Lichtes gut zu sehen ist; der milchige Dotter hat sich etwa äquatorial und zwar vorwiegend an die frei nach außen gekehrte Seite des Äquators gelagert (Fig. 13*a*). Es erfolgt nun, in Harmonie mit dem früheren Verhalten der »dotterreichen« Zelle *D*, simultane Theilung derselben in drei Gebilde, von denen aber nur zwei echte Zellen sind (Fig. 13*b*); was aber dabei auffällt und von dem früheren Verhalten abweicht, ist der Umstand, dass der kernlose vegetativ gelagerte »Dottersack« glashell ist und die gesammte milchige Substanz sich in dem mittleren, kernhaltigen der drei Theilprodukte befindet, während das animal gelagerte Stück (*d'*) den größten Theil der röthlichen Substanz davonträgt. Bald erfolgt Verschmelzung des mittleren und des vegetativen Theilproduktes und der milchige Dotter zieht sich wieder ein wenig in den vegetativen Theil des Verschmelzungsprodukts hinunter, ohne sich jedoch, wie sonst, gerade am vegetativen Pol anzusammeln,

vielmehr immer noch theilweise im Äquator gelegen (Fig. 13c). Bisweilen habe ich diese Vorgänge etwas abweichend verlaufen sehen, indem es nicht zu völliger »Dreitheilung« der Zelle *D* kam, sondern der »Dottersack« nur durch eine Einkerbung sich sonderte, auch dann aber war die milchige Substanz nicht in ihm, sondern ungefähr in der Gegend der Einkerbung und etwas in die mittlere Zelle hineinreichend gelegen.

Der Übergang vom acht- zum 16zelligem¹⁾ Stadium bietet insofern besonderes Interesse, als sich beim entsprechenden Vorgänge am Nereisei nach WILSON'S Beobachtungen von der großen Zelle *D* aus der durch grobkörniges Protoplasma deutlich ausgezeichnete erste Somatoblast bildet. Ich habe bei *Myzostoma* das Schicksal der entsprechend gebildeten Zelle $d^2 = s^1$ nicht verfolgt, kann daher auch nicht sagen, ob sie als »Somatoblast« bezeichnet werden darf, ihre Bildungsart und ihr plasmatischer Charakter spricht dafür, ihre Größe allerdings nicht, denn sie ist recht klein, kleiner als d^1 . Es wird die in Rede stehende Zelle, dem Gesetz der alternirenden Spiralen entsprechend, nach der anderen Seite wie d^1 hin abgesechnürt und zwar vom äquatorialen Theile der Zelle *D* aus. Da wir nun oben angaben, dass der bei auffallendem Licht milchig weiße Dotter sich immer noch zum Theil im Äquator von *D* befand, so wird verständlich, was uns hier das Wichtigste an den geschilderten Vorgängen ist, dass nämlich eine erhebliche Portion der milchigen Masse in die Zelle d^2 übergeht (Fig. 13d), wodurch sie sich im Verlauf des folgenden Geschehens gleich der Zelle *D* auf den ersten Blick von ihren Genossen unterscheidet (Fig. 13e). Die größere Menge der körnigen grünschwarzen (resp. milchig-weißen) Substanz verbleibt in *D*, um wohl später (wenn wir Nereis heranziehen, wohl bei Bildung von d^4) für den zweiten Somatoblasten oder Mesoblasten verwendet zu werden. Die Bildung dieser Zelle ist von mir nicht mehr verfolgt worden.

Woran mir bei Schilderung dieser Beobachtung lediglich gelegen ist, das ist der Hinweis auf ein Ei mit typisch präformirtem, schon am unreifen Ei ausgeprägten, am reifen sich deutlicher wahrnehmbar machenden Eibau, dessen einzelne Bestandtheile in bestimmte Zellen des abgefurchten Keimes übergehen. So geht hier die präformirte rothe Substanz in die Mikromeren, die glasartige in die Entomeren,

¹⁾ Der Ausdruck ist in so fern nicht korrekt, als sich gleichzeitig auch die erst gebildeten Mikromeren theilen.

die grünlichschwarze, resp. milchige in die Somatoblasten deutlich über. Wegen der Farbenausprägung der verschiedenen Materien können wir hier die Vorgänge im Einzelnen besser verfolgen als das wohl bei Nereis und Ilyanassa der Fall ist, und so bieten denn diese aphoristischen Aufzeichnungen eine gewisse Ergänzung zu den wichtigen Resultaten CRAMPTON's, dass nach Entnahme der »Mesoblastsubstanz« am Ei auch kein Mesoblast auftritt.

In welcher Beziehung die Somatoblast- oder Mesoblast-»substanz« zum Somatoblasten und Mesoblasten und deren Schicksalen steht, darüber haben wir schon im Haupttext bekannt, nichts zu wissen. Wenn wir sagen, dass diese Beziehung eine auslösende ist, so ist ja nicht viel damit präjudicirt.

Wogegen ich am Schluss dieser Notiz mich noch aussprechen möchte, das ist die Bezeichnung jedes typisch ausgeprägten Eibestandtheiles als »Nahrungsdotter«. Dieses Wort scheint mir einen guten Sinn dann zu haben, wenn große Mengen chemisch analysirbarer, nicht lebender Substanz, analog den Reservestoffen der Pflanzen, im Ei vorrätig sind, welche von lebenden Zellen gleichsam gefressen und assimilirt werden, um das Wachsthum des Embryo, der fremde »Nahrung« von außen her nicht aufnehmen kann, zu ermöglichen. Solches ist bei den Eiern der Vögel, Fische, Cephalopoden, gewisser Plathelminthen, Spinnen etc. etc. der Fall. — Bei Myzostoma und in vergleichbaren Fällen Ähnliches anzunehmen, dazu liegt aber meines Erachtens gar kein Grund vor, namentlich die Verwendung des specifischen Materials für ganz specifische Organbildungen spricht, denke ich, dagegen. Ganz allgemein von organogenen Substanzen zu reden, erscheint mir in diesen Fällen indifferent, vortheilhafter.

Präformirte organogene Substanzen bieten dem Keim offenbar den Vortheil früher Differenzirung zahlreicher Organsysteme, freilich ist damit der Nachtheil mangelnden Regulationsvermögens verbunden, worüber im Text Näheres gesagt ist¹⁾.

Anhang IV.

Über eine Modifikation der Weismann'schen Entwicklungstheorie.

WEISMANN hat kürzlich, den Thatsachen in aner kennenswerther Weise Rechnung tragend, seine Entwicklungstheorie dahin modi-

¹⁾ Siehe auch meine »Anal. Theor.« pag. 140.

ficirt, dass er nicht mehr eine Zerlegung der Anlagesubstanz bei jeder Zelltheilung, im Besonderen nicht mehr bei jeder Etappe der Furchung annimmt, sondern erst dann, wenn an einem Orte des Keimes nachweisbare Differenzirungen auftreten, eine qualitative Sonderung des in den Kernen anwesend gedachten Idioplasmas vermuthet. Es ist klar, dass WEISMANN meinen Anschauungen von der Entwicklung damit ein gutes Stück entgegengekommen ist; namentlich mache man sich klar, dass er, wenn zu bestimmter Entwicklungszeit an typischem Orte eine bestimmte Zerlegung des Keimplasmas statthaben soll, dazu auch einer lokalisirten Auslösungsursache bedarf, welche gerade an diesem Orte die Zerlegung hervorruft. Würde dieser Gedanke von ihm weiter verfolgt — (er skizzirte die Modifikation seiner Ansicht bisher nur in kürzester Weise¹⁾), — so würde WEISMANN wohl gar von Organbildung auslösender Wirkung des Eibaues reden, ganz ähnlich wie ich das gethan habe.

WEISMANN ist durch die Modifikation seiner Theorie — ganz abgesehen von sachlichen Bedenken — meiner Meinung nach einem großen Vorwurf entgangen, den ich kürzlich einmal²⁾ dem damals noch als ROUX-WEISMANN'sche Theorie zu bezeichnenden Lehrgebäude machte, nämlich dem, den werdenden Organismus sich aus »Hälften«, »Vierteln« und »Achteln« anstatt aus Organen aufbauen zu lassen, eine Vorstellung, die, ins Einzelne verfolgt, geradezu absurd wird.

Obwohl ich also die Modifikation der WEISMANN'schen Lehre als große Verbesserung begrüße, kann ich sie aber doch nicht acceptiren, da ich eine bleibende Veränderung der Kernsubstanz, der »Anlagesubstanz«, im Laufe der Ontogenese, wie sie mit einer Zerlegung verknüpft wäre, nicht als wahrscheinlich bezeichnen kann, sondern, wie im Haupttext dieser Studie nochmals betont, dafür halte, dass wir uns die Totalität der Möglichkeiten als in allen Kernen anwesend bleibend denken müssen.

Aus der Thatsache der Metazoen-Ontogenese allein freilich kann man diese Forderung der persistirenden Totalität der Kerne nicht ableiten, auch dann nicht, wenn man wie ich die Entstehung ganzer

¹⁾ WEISMANN, *Germinal-Selektion*. Jena 1896. Hier heißt es. die neuen entwickelungsanalytischen Ergebnisse verträgen sich sehr wohl mit der Determinantenlehre, wenn man »den Eintritt der Zerlegung des Keimplasmas in Determinantengruppen nicht durchweg an den Anfang des Furchungsprocesses setzt, sondern sie je nach Umständen in eine spätere Periode verlegt« (pag. IX).

²⁾ Zool. Anz. 1896.

kleiner Larven aus Furchungszellbruchtheilen und dergleichen zur gesetzlich-normalen Ontogenese zählt. Habe ich doch selbst gezeigt, dass echtes Ektoderm nicht mehr eine ganze Larve zu bilden vermag¹⁾, dass die prospektive Potenz von Organzellen beschränkt ist. Ich könnte also auf Grund der ontogenetischen Daten allein der modificirten WEISMANN'schen Zerlegungstheorie wohl vollauf beistimmen.

Die Thatsachen der vegetativen Vermehrung der Pflanzen und festsitzenden Thiere, sowie ferner die Thatsachen der Regeneration oder besser gesagt aller »sekundären Regulationen« sind es aber, welche mir die Annahme einer wahren Zerlegung der Kernsubstanz zu verbieten scheinen.

Auch die Annahme von »Nebenidioplasma« neben der zerlegten aktiven Substanz führt hier zu ungeheuerlichen Konsequenzen. Man denke sich die von G. WOLFF entdeckte Neubildung der Augenlinse von der Iris aus, man denke sich das von HERBST entdeckte Auftreten von Antennen an Stelle abgeschnittener Augen nur einmal mit Hilfe von »Nebenplasson« im Einzelnen durch, oder versuche Entsprechendes für die Stecklinge der Pflanzen. Im günstigsten Fall kommt man — zu einer bedeutungslosen Umschreibung des Sachverhaltes.

Freilich weiß ich, wenn ich Totalität der Anlagesubstanz in jedem Kerne annehme, damit auch über die Art des im weitesten Sinne regenerativen Geschehens noch nichts; ich habe nur der Zelle im Allgemeinen eine Eigenschaft zuertheilt, von der sie etwas jedenfalls haben muss, wenn einmal Regeneration oder vegetative Vermehrung irgend wo auftritt. Das scheint mir aber immerhin ein Vortheil zu sein, indem nämlich auf diese Weise, Angesichts unserer absoluten Ignoranz in Hinsicht biologischer Gesetzlichkeit, wenigstens nicht gar zu viele Specialaussagen stabilirt werden, wie es bei der Hypothese der specifisch eingerichteten Nebenidioplassonarten der Fall ist.

Wir wissen ja von der Regeneration, oder besser von sekundären Regulationen nicht mehr als ihr Vorkommen. Aber vielleicht werden wir gerade auf Grund ihres Vorkommens einmal viel mehr und sehr Bedeutsames »wissen«. Diese Möglichkeiten künftigen »Wissens« scheinen mir aber solche Umschreibungen, wie die mit Reserveplasson operirenden, geradezu einzudämmen, indem sie eine Scheineinsicht stabiliren, wo Einsicht nicht vorhanden ist.

¹⁾ A. E. M. II, 2.

Überhaupt halte ich dafür, dass rein analytische Erforschung und Sichtung des Geschehens, rein analytische Erfassung und Benennung der für eben dieses Geschehen nothwendigen Voraussetzungen besser als alles Andere eine künftige echte biologische Erkenntnis, das heißt ein Wissen von den letzten biologischen Geschehensarten, vorzubereiten geeignet ist.

Um aber wieder auf die Modifikation der WEISMANN'schen Lehre zurückzukommen, so sagte ich, dass mir die sekundären Regulationen ihre Annahme zu verbieten scheinen. Kann ich nicht mehr, nicht Bestimmteres sagen?

Ich denke, die Thatsache der Ontogenie bei zeitlebens einkernigen Wesen, den Protisten, gestattet es unumwunden auszusprechen, dass die Annahme jeder Art von Zerlegung der Kernsubstanz als Grundlage der Ontogenese kurzer Hand abzuweisen ist.

Napoli, 19. Mai 1896.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	75
1. Von den Stufen der Eiorganisation	77
2. Von der Natur der Eiorganisation	82
3. Von der Regulationsfähigkeit von Eitheilen zum Ganzen	88
4. Von der Genese der Eiorganisation	90
5. Vom Grundcharakter der Entwicklung	100
<hr/>	
Anhang I. Die Furchung von Bruchstücken des Seeigeleies	104
α . Die Furchung von Bruchstücken des befruchteten Seeigeleies	105
β . Die Furchung von befruchteten Bruchstücken des Seeigeleies	110
Anhang II. Ein neuer Beweis für die Gleichwerthigkeit der Echinidenblastomeren	112
Anhang III. Einiges über die Organisation des Eies und über die ersten Entwicklungsvorgänge von Myzostoma	116
Anhang IV. Über eine Modifikation der WEISMANN'schen Entwicklungstheorie	121
