

J. R. Lillie

EINFÜHRUNG
IN DIE
EXPERIMENTELLE
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
(ENTWICKELUNGSMECHANIK)

VON

Dr. OTTO MAAS,
a. o. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN.



MIT 135 FIGUREN IM TEXT.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1903.

Verlag von J. F. BERGMANN in Wiesbaden.

Handatlas
der
Hirn- und Rückenmarksnerven
in ihren sensiblen und motorischen Gebieten.
Zum Gebrauch für praktische Aerzte und Studierende.

Von
Prof. Dr. **C. Hasse**,
Geh. Med.-Rath und Direktor der Kgl. Anatomie zu Breslau.

Zweite vermehrte Auflage. Vierzig Farbentafeln.

Preis geb. M. 12.60.

Ein ganz ausgezeichnetes Werk, das jedem Arzte zur raschen Orientirung über das Verbreitungsgebiet peripherer Nerven hochwillkommen sein dürfte. Durch die Anwendung von Farbendruck (es sind sämtliche Tafeln kolorirt) ist die Uebersichtlichkeit der Abbildungen eine ganz vorzügliche.

Der Handatlas verdient die weiteste Verbreitung.

Die Ausstattung des Werkes ist mustergiltig.

Hermann Schlesinger (Wien)
in Centralblatt f. d. Grenzgebiete d. Medizin u. Chirurgie.

Vorlesungen
über die
Zelle und die einfachen Gewebe
des
thierischen Körpers.

Mit einem Anhang:
Technische Anleitung zu einfachen histologischen Untersuchungen.

Von
Dr. R. S. Bergh,
Dozent der Histologie und Embryologie an der Universität Kopenhagen.

Mit 138 Figuren im Texte.

Preis: M. 7.—.



EINFÜHRUNG
IN DIE
EXPERIMENTELLE
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
(ENTWICKELUNGSMECHANIK).

EINFÜHRUNG
IN DIE
EXPERIMENTELLE
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
(ENTWICKELUNGSMECHANIK)

VON

Dr. OTTO MAAS,
a. o. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN.

MIT 135 FIGUREN IM TEXT.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1903.

Alle Rechte vorbehalten.
Nachdruck verboten.
Übersetzungen, auch in's Ungarische, vorbehalten.

Druck von Carl Ritter in Wiesbaden.

Vorwort.

Die neue Richtung der Entwicklungsgeschichte, die mit so grossem Erfolg das Experiment zur Ermittlung von Entwicklungsfaktoren eingeführt hat, ist derart gewachsen, dass ihre Ergebnisse nicht mehr in blossem Anschluss an die allgemeine oder vergleichende Entwicklungslehre behandelt werden können, sondern einer besonderen Darstellung bedürfen. Das vorliegende Buch ist aus Vorlesungen hervorgegangen, die zu diesem Zweck seit einigen Jahren für Studierende der Medizin und Naturwissenschaften vom Verfasser an hiesiger Universität gehalten wurden. Es soll, wie der Name sagt, eine 'Einführung' sein; es sucht daher an Bekanntes anzuschliessen unter Rücksicht auf die beschreibende Entwicklungsgeschichte, und es kann nicht, wie ein Handbuch, alles enthalten, was auf diesem Gebiet geleistet wurde, sondern nur, was dem Verfasser aus didaktischen Gründen zum Vortrag geeignet erschien. Gleichwohl dürfte von den Tatsachen und Experimenten, die sich auf die eigentliche Entwicklung, vom befruchteten Ei ab beziehen, nichts Wesentliches ausgelassen oder unerörtert geblieben sein; die Fragen der allgemeinen Biologie dagegen, soweit sie nicht mit der Entwicklung direkt zusammenhängen, konnten nur kürzere Behandlung finden. Besondere Beschränkung hat sich der Verfasser in der Darstellung reiner Theorien auferlegt, zum Teil weil hier die Forscher untereinander, sogar die gleichen Forscher in verschiedenen Arbeitsperioden sehr divergieren, zum Teil weil Theorien schon übergenug Erörterung in eigenen Publikationen gefunden haben.

Dennoch ist versucht worden, die verschiedenen Experimente nicht nur äusserlich aneinander zu reihen, sondern der Darstellung einen inneren Zusammenhang zu geben und auch scheinbar entlegene Gebiete der Entwicklungsphysiologie mit einander zu verknüpfen. Die einzelnen Abschnitte sind darum nicht trennbar, sondern die späteren Kapitel bauen auf Folgerungen und operieren mit Begriffen, die in früheren gewonnen wurden. Selbsttätige Forscher und Theoretiker der Entwicklungsphysiologie werden im vorliegenden Buch kaum Neues finden, höchstens dass ihnen die Art der Verknüpfung und manche gelegentliche Bemerkung Anlass zu weiterem Experimentieren oder — zum Widerspruch bietet. Der Verfasser wird für Anregungen jeder Art dankbar sein, die ihm in dieser Hinsicht von Fachgenossen zukommen.

München, im März 1903.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Seite

- I. Kapitel.** Die verschiedenen Richtungen in der Entwicklungsgeschichte und die Entstehung der sog. Entwicklungsmechanik oder der experimentellen Richtung.

Physiologische und morphologische Betrachtungsweise in der Entwicklungsgeschichte. Rückschlag auf die phylogenetische Richtung. Einführung des Experiments und Beanspruchung causaler Erklärung. „Entwicklungsmechanik“, Entwicklungsphysiologie und experimentelle Embryologie

1

- II. Kapitel.** Die Bedeutung des biologischen Experiments im Vergleich zur Beobachtung.

Unterschied des Organismus vom Anorganischen im Verhalten nach Eingriffen. Ausnutzung der vergleichenden Methode zur Erklärung der Form. Gegenseitige Unterstützung der vergleichenden und experimentellen Methode

5

- III. Kapitel.** Die Möglichkeiten des Experimentierens. Äussere und innere Faktoren der Entwicklung.

Eingriffe an der Umgebung des Entwicklungs-Objekts und am Objekt selbst. Äussere, innere und „spezifische“ Faktoren der Entwicklung und deren ungleiche Bedeutung für den Entwicklungsverlauf

9

- IV. Kapitel.** Die Entwicklungstheorien und deren Anregungen zum Experiment.

Die evolutionistische oder Zerlegungstheorie von Weismann. Qualitativ ungleiche Kernteilung. Mosaikarbeit nach Roux. Die epigenetische Theorie nach O. Hertwig, Driesch. Vermittlungsmöglichkeit zwischen den Extremen. Die entscheidende Bedeutung des Experiments zwischen den Theorien. Stoffeinteilung des vorliegenden Buches

12

Praktische Vorbemerkungen.

	Seite
V. Kapitel. Die verschiedenen Phasen und Arten der Entwicklung und ihre Beziehung zum Experiment.	
Sonderung des Entwicklungsverlaufs in Einzelprozesse. Terminologie. Direkte und larvale Entwicklung. Technik des Eingriffs. Bevorzugte Objekte; das Froschei und das Seeigelei und deren normale Entwicklung	17

Darstellung der Experimente.

A. Spezifische und innere Faktoren der Entwicklung.

VI. Kapitel. Die Experimente an Furchungsstadien. A. Eier mit späterer und fakultativer Regulation.	
Historisches. Isolierung und Verlagerung der Blastomeren. Experimente an Seeigeleiern bis zur animal-vegetativen Scheidung. Prinzipieller oder gradueller Unterschied? Experimente an Amphibieneiern. Gegensätzliche Resultate und deren Deutung. Wichtigkeit der plasmatischen Substanzen und ihrer Verteilung. Die Begriffe der prospektiven Bedeutung und der prospektiven Potenz	23
VII. Kapitel. Die Experimente an Furchungsstadien, Fortsetzung. B. Eier mit sofortiger und absoluter Regulation.	
Experimente an Meduseneiern. Einstellung der Plasmasubstanzen. Experimente an Amphioxuseiern. Allmähliche Einschränkung der Wertigkeit der Furchungszelle. Experimente an Knochenfischeiern. Doppelbildungen bei meroblastischen Eiern	42
VIII. Kapitel. Die Experimente an Furchungsstadien, Fortsetzung. C. Eier mit beschränkter und unbestimmter Regulation und Eier ohne Regulation.	
Experimente an Ascidieneiern. Verlagerung und Isolierung der Blastomeren bei Ctenophoreneiern. Die Plasmaverteilung und deren Starrheit. Die determinierte Normalfurchung bei Anneliden und Mollusken. Experimente an Mollusken- und Annelideneiern . . .	52
IX. Kapitel. Die Experimente am ungefurchten Ei und die Frage der Eistruktur.	
Die Bedeutung des Eibaues für die Entwicklung. Die sog. organbildenden Keimbezirke und die sog. Isotropie des Eies. Experimente der Plasmaentnahme am ungefurchten Ei in verschiedenen Tiergruppen. Nachweis eines verschiedenen Eibaues. Der Eibau und die Verteilung plasmatischer Substanzen eine „spezifische“ Eigenschaft. Eiorganisation, Furchung und Bau des Erwachsenen in ihrem event. Causalnexus. (Theoretisches, Kern und Plasma, und Unzulänglichkeit der Zelltheorie)	64

X. Kapitel. Die Verschmelzungsexperimente und das Problem der vitalistischen Proportionalität.

Die Bedeutung der Verschmelzung für die Fragen der Differenzierung und des Eibaues. Natürliche Verschmelzung bei *Ascaris*. Künstliche bei Seeigelkeimen. Verschiedener Grad der Einheit. Die Proportionalität der Zellenzahl in Doppel-, Einfach-, Halb-, Viertels- etc. Bildungen. Nötigung zu einer vitalistischen Erklärung? 76

XI. Kapitel. Das Differenzierungsproblem und die Experimente auf späteren Stadien.

Die Keime als aequipotentielle Systeme. Die allmähliche Einengung der prospektiven Potenz. a) Experimente bei Echiniden. Urdarm, Wassergefässsystem etc. b) bei Amphibien. Ectoderm, Medullarplatte. (Einschaltung der Born'schen Transplantationsversuche.) Die Zerlegung des Entwicklungsgangs in „celluläre Elementarprozesse“. Begriff der dadurch entstehenden primären, sekundären etc. Elementarorgane und deren Verhältniss zur Keimblätterlehre 84

XII. Kapitel. Die Experimente der Materialentnahme am ausgebildeten Körper und die Regeneration.

Verschiedene Fassung des Begriffs Regeneration. Das Wiedereinkrafttreten der prospektiven Potenz. A. Herkunft des regenerierenden Materials. Experimente an Würmern, Seesternen, Fischen, Amphibien. Die histologische Ausbildung des Regenerats. Gleiches aus Gleichem? Die Regeneration der Tritonlinse. Regeneration und Keimblatt, Regeneration und Elementarorgan 98

XIII. Kapitel. Die typische Regeneration und die Experimente der Heteromorphose.

B. Ausgestaltung des regenerierenden Materials. Abhängigkeit vom Ganzen. Korrelative Einflüsse. Unvollkommene Regeneration. Experimente bei Medusen, Reptilien, Vögeln. Atypische Regeneration (Heteromorphose). Experimente bei Würmern, Amphibien. Mehrfachbildungen. Die Augen resp. Antennenneubildung bei Crustaceen. Die Heteromorphosen bei der Linsenneubildung. Regenerationstheorien 113

B. Innere Faktoren der Entwicklung.

XIV. Kapitel. Die Korrelation der Teile und die Experimente an funktionierenden Organen. (A. Chemische Korrelationen).

Die Regeneration von Leber, Niere, Blutkörperchen. Die Wirkung der Experimente an der Schilddrüse auf den Körper. Die Sexualorgane und ihre Wirkung auf den Gesamtorganismus. Folgen der Kastration . 130

XV. Kapitel. Weitere gegenseitige Beeinflussungen der Teile. (B. Mechanische Korrelationen). Die „funktionelle Struktur“ und ihre Abänderung durch Natur und Experiment.

Die direkte und indirekte mechanische Beeinflussung von Geweben. Struktur des Bindegewebes und der Knochen bei Wirbeltieren. Die Hartgebilde bei niederen Tieren. Das Skelett der Spongien . . . 139

XVI. Kapitel. Die Korrelationen von Zellen und Zellkomplexen (Organanlagen) auf frühen Stadien der Entwicklung und ihre gestaltende Wirkung. Experimente und Theorie der formativen Reize.

Die Reiztheorie und ihr Verhältnis zur abhängigen und Selbstdifferenzierung. Experimente in der späteren Entwicklung der Echinodermenlarven und Amphibienembryonen. Weitere innere Faktoren der Entwicklung: Oberflächenspannung, ungleiches Wachstum, Faltenbildung, Zellteilung 152

C. Äussere Faktoren der Entwicklung.

XVII. Kapitel. Die Experimente an den äusseren Bedingungen der Entwicklung. a) Die physikalischen Vorbedingungen.

Die Schwerkraft. Der osmotische Druck. (Osmose und Wachstum.) Das Licht. Die Temperatur. (Maximum, Minimum, Optimum.) (Gestaltbildender Einfluss oder Energiequelle) 166

XVIII. Kapitel. Die Experimente an den äusseren Bedingungen der Entwicklung (Fortsetzung). b) Die chemischen Vorbedingungen.

Die notwendigen Gase (embryonale Atmung). Embryonale Nahrungsaufnahme. Die im Wasser, besonders im Seewasser notwendigen Stoffe 184

Literaturverzeichnis.

Das Verzeichnis enthält diejenigen Schriften, auf welche im Text Bezug genommen ist. Noch ausführlichere Litteraturangaben finden sich in den Driesch'schen Referaten (1899 und 1902), über einzelne Abschnitte (Regeneration) bei Przißram, über andere Kapitel bei Korschelt und Heider. Eine grosse Menge der einschlägigen Litteratur ist in dem von Roux 1895 gegründeten Archiv für Entwicklungsmechanik publiziert.

I. Schriften allgemeinen und theoretischen Inhaltes, Referate, Lehrbücher etc.

- Bergh, R. S. Über den Begriff der Heteromorphose. Arch. f. Entw. Mech. III. 1896.
Bütschli, O. Bemerkungen über die Anwendbarkeit des Experiments in der Entwicklungsmechanik. Ibid. V. 1897.
— Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1901.
Delage, Y. La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris 1895.
Driesch, H. Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.
— Die Maschinentheorie des Lebens. Biol. Centr. 16. 1896.
— Über den Wert des biologischen Experiments. Arch. f. Entw.-Mech. V. 1897.
— Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge, ein Beweis vitalistischen Geschehens. Ibid. 8. 1899.
— Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.
— Kritisches und Polemisches. Biol. Centr. 22. 1902. I—III.
Fischel, A. Entwicklung und Organdifferenzierung. Arch. f. Entw.-Mech. XV. 1903.
Haacke, W. Grundriss der Entwicklungsmechanik. Leipzig 1893.
Hahn, H. Anatomische und physiologische Folgeerscheinungen der Kastration. Sitzungsber. Ges. Morph. u. Phys. München 1902.
Heider, K. Das Determinationsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1900.
Herbst, C. Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. I. u. II. Biol. Centr. 14 u. 15. 1894/1895.
— Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.
Hertwig, O. Zeit- und Streitfragen der Biologie. I. Präformation oder Epigenesis. Jena 1894. II. Mechanik und Biologie. Jena 1897.
— Die Zelle und die Gewebe. II. Theil. Jena 1897.
— Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Einleitung. Jena 1901.

Daraus:

- Hertwig, R. Furchungsprozess. Jena 1903.
- His, W. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.
- Über mechanische Grundvorgänge tierischer Formbildung. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1894.
- Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaft der Gewebe. Ibid. 1901.
- Korschelt, E. und Heider, K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil I. Jena 1902.
- Loeb, J. On some facts and principles of physiological Morphology. Biol. Lect. Woods Holl 1893/94.
- Morgan, T. H. Regeneration. New-York und London 1901.
- Naegeli, C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.
- Przibram, H. Regeneration. Ergeb. Phys. I. Jahrg. Wiesbaden 1902.
- Experimentelle Biologie der Seeigel. Aus Bronn, Classen und Ordnungen, II. Bd. III. Abt. Echinod. Leipzig 1902.
- Rabl, C. Homologie und Eigenart. Verh. Deutsch. path. Ges. 1900.
- Reinke, F. Grundzüge der allgemeinen Anatomie. Wiesbaden 1901.
- Roux, W. Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Leipz. 1895. (s. u.)
- Über die Selbstregulation der Lebewesen. Arch. f. Entw.-Mech. XIV. 1902.
- Spencer, H. Die Prinzipien der Biologie. (Übers.) Stuttgart 1876.
- Zur Strassen, O. Über das Wesen der tierischen Formbildung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1898.
- Weismann, A. Das Keimplasma. Jena 1892.
- Vorlesungen über Descendenztheorie. Jena 1902.
- Whitmann, C. O. The Inadquacy of the cell theory of development. Journ. Morph. VIII. 1893.
- Wilson, E. B. The cell in development and inheritance. II. edit. New-York und London 1900.
- Wolff, G. Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1902.

II. Spezielle Arbeiten.

- Albrecht, E. Ein Fall von Pankreasbildung in einem Meckel'schen Divertikel. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München 1901.
- Barfurth, D. Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anat. Hefte 3. 1893.
- Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßeenteile bei Amphibien. Arch. f. Entwicklungsmech. I. 1894.
- Bataillon, E. Evolution de la fonction respiratoire chez les embryons d'Amphibiens et de Téléostéens. C. R. et Mém. Soc. Biol. 1896.
- La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie. Arch. Entw.-Mech. XI. 1901.
- Biedermann, W. Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Zeitschr. 36. N. F. 1901.

- Böck, M. von. Über die Knospung des *Chaetogaster diaphanus*. *Ibid.* 31, N. F. 34, 1897.
- Born, G. Über den Einfluss der Schwere auf das Froschei. *Arch. Mikr. Anat.* 14, 1885.
 — Über Druckversuche an Froscheiern. *Anat. Anz.* 8, 1893.
 — Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. *Arch. f. Ent. Mech.* 4, 1897.
- Boveri, Th. Über die Polarität des Seeigels. *Verh. phys. Ges. Würzburg*, N. F. 34, 1901.
 — Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*. *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat.* 14, 1901.
 — Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. *Verh. phys.-med. Ges. Würzburg*, N. F. 35, 1902.
- Bunge, H. S. Weitere Untersuchungen zur Atmung der Würmer. *Zeitschr. f. physiol. Chemie* Bd. XIV, 1890.
- Chabry, L. Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. *Journ. An. et phys.* 23, 1887.
- Chun, C. Die Dissogonie. *Festschrift für Leuckart*, 1892.
- Colasanti, G. Über den Einfluss der Kälte auf die Entwicklungsfähigkeit des Hühnereis. *Arch. Anat. Phys.* 1875.
- Conklin, E. G. Embryology of *Crepidula*. *Journ. Morph.* 13, 1897.
- Crampton, H. E. Experimental Studies on Gasteropod development. *Arch. f. Entw.-Mech.* 3, 1896.
- Darèste, C. Recherches sur la production artificielle des monstruosités. Paris 1901.
- Davenport, C. B. The role of water in growth. *Proc. Bost. Soc. Nat. Hist.* 28, 1897.
- Driesch, H. Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. *Zeitschr. wiss. Zool.* 53, 1891.
 II. Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der tierischen Formbildung. *Ibid.*
 III. Die Verminderung des Furchungsmaterials.
 IV. Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung.
 V. und VI. *Ibid.* 55, 1892.
 VII. Exogastrula und Aenenteria.
 VIII. Über die Vertretbarkeit der Anlagen von Ektoderm und Entoderm.
 X. Über einige allgemeine entwicklungsmechanische Ergebnisse. *Mitt. Zool. Stat. Neapel* 11, 1893.
 — Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren. *Arch. f. Entw.-Mech.* I, 1895.
 — Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. *Ibid.* II, 1895.
 — Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von *Echinus microtuberculatus*. *Ibid.* III, 1896.
 — Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese. *Ibid.* IV, 1896.
 — Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. *Ibid.* VI, 1898.
 — Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. *Ibid.* X, 1900.
 — Die isolierten Blastomeren des Echinideneis. *Ibid.*
 — Neue Ergänzungen zur Entwicklungsphysiologie des Echinidenkeims. *Ibid.* XIV, 1902.
 — und Morgan, T. H. Zur Analysis der ersten Entwicklungsstadien des *Ctenophoreneis*. *Ibid.* II, 1895.
- Van Doyne, J. Über Heteromorphose bei Planarien. *Pflüger's Arch.* 64, 1896.
- Endres, H. Anstichversuche an Eiern von *Rana fusca*. *Arch. f. Entw.-Mech.* II, 95/96,

- Fischel, A. Über Beeinflussung und Entwicklung des Pigments. Arch. f. Mikr. Anat. 47. 1896.
- Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenci. 1 u. 2. Arch. f. Entw.-Mech. 6. 1897.
 - do. 3. 4. Ibid. 7. 1898.
 - Über die Regeneration der Linse. Anat. Hefte 15. 1900.
 - Weitere Mitteilungen über die Regeneration d. Linse. Arch. f. Entw.-Mech. XV. 1902.
- Flemming, W. Über den Einfluss des Lichts auf die Pigmentierung der Salamanderlarve. Arch. Mikr. Anat. 48. 1896.
- Fraïsse, P. Die Regeneration von Geweben und Organen bei Wirbeltieren. Kassel und Berlin 1885.
- Godlewski, E. Über die Einwirkung des Sauerstoffs auf die Entwicklung von *Rana temporaria* etc. Arch. f. Entw.-Mech. XI. 1901.
- Goette, A. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- Gurwitsch, A. Über die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwicklung. Arch. f. Entw.-Mech. III. 1896.
- Haeckel, E. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht 1869.
- Heider, K. Über die Bedeutung der Furchung gepresster Eier. Arch. f. Entw.-Mech. V. 1897.
- Herbst, C. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. I. Versuche an Seeigeleiern. Zeitschr. f. wiss. Zool. 55. 1892.
- Experimentelle Untersuchungen etc. II. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Wirkung. Mitt. Zool. Stat. Neapel 11. 1893.
 - Experimentelle Untersuchungen etc. III.—VI. Arch. f. Entw.-Mech. II. 1896.
 - Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. Ibid. II. 1896. III. und IV. Ibid. IX. 1899.
 - Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen organischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. I. Die zur Entwicklung notwendigen Stoffe. Ibid. V. 1897.
 - II. Die Vertretbarkeit der notwendigen Stoffe durch andere ähnlicher chemischer Natur. Ibid. XI. 1901.
 - Über das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebszellen im kalkfreien freien Medium. Ibid. IX. 1900.
- Herlitzka, A. Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell'uovo di tritoni. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1895.
- Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritoni. Ibid. IV. 1897.
 - Nouvelles recherches sur le développement des blastomères isolées. Arch. Ital. Biol. 35. 1901.
- Hertwig, O. Experimentelle Studien am tierischen Ei, vor, während und nach der Befruchtung. Jen. Zeitschr. 24. 1890.
- Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. mikr. Anat. 42. 1893.
 - Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. I. Die Entwicklung des Froscheis unter dem Einfluss stärkerer und schwächerer Kochsalzlösungen. Ibid. 44. 1895.

- Hertwig, O. Beiträge etc. III. Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* und *R. esculenta*. Ibid. 51. 1898.
- Beiträge etc. IV. Über einige durch Centrifugalkraft in der Entwicklung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Ibid. 53. 1898.
- O. und R. Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jen. Zeitschr. 20. 1897.
- Hertwig, R. Über Correlation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centr. 23. 1893.
- Hescheler, K. Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden I. und II. Jen. Zeitschr. 30. 31. 1896 und 1898.
- Hürthle, K. Über den Einfluss der Bewegungsnerven auf das Wachstum der Muskeln und Knochen. Jahresb. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 71. 1893.
- Katheriner, L. Über die bedingte Unabhängigkeit des polar differenzierten Eies von der Schwerkraft. Arch. f. Entw.-Mech. XII. 1901.
- Weitere Versuche über die Selbstdifferenzierung des Froscheies. Ibid. XIV. 1902.
- King, Helen D. Regeneration in *Asterias vulgaris*. Ibid. VII. 1898.
- Further Studies on Regeneration in *Asterias vulgaris*. Ibid. IX. 1900.
- Kopsch, Fr. Die Organisation der Hemididymi und Anadidymi der Knochenfische. Internat. Monatschr. Anat. Phys. 16. 1899.
- Über das Verhältnis der embryonalen Achsen zu den drei ersten Furchungsebenen beim Frosch. Ibid. 17. 1900.
- Die Entstehung des Dottersacksentoblasts und die Furchung bei *Belone acus*. Ib. 18. 1901.
- Korschelt, E. Über Regenerations- und Transplantationsversuche bei Lumbriciden. Ber. Zool. Ges. 1898.
- Lillie, F. R. The Organisation of the Egg of *Unio*, based on a study of its Maturation, Fertilization and Cleavage. Journ. Morph. XVII. 1901.
- Differentiation without cleavage in the Egg of the Annelid *Chaetopterus pergamentaceus*. Arch. f. Entw.-Mech. XIV. 1902.
- Loeb, J. Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. I. Über Heteromorphose. Würzburg 1891. — II. Organbildung und Wachstum. Ibid. 1892.
- Investigations in physiological Morphology. III. Experiments on Cleavage. Journ. Morph. VII. 1892.
- Über die Entwicklung von Fischembryonen ohne Kreislauf. Pflüger's Arch. 54. 1893.
- Über die relative Empfindlichkeit von Fischembryonen gegen Sauerstoffmangel und Wasserentziehung in verschiedenen Entwicklungsstadien. Ibid. 55. 1894.
- Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels. Ibid. 62. 1895.
- Über den Einfluss des Lichts auf Organbildung bei Tieren. Ibid. 63. 1896.
- Über den Einfluss von Alkalien und Säuren auf die embryonale Entwicklung und das Wachstum. Arch. f. Entw.-Mech. VII. 1898.
- On Ion proteid Compounds and their Role in the Mechanics of Life Phenomena. 1. The poisonous character of a pure NaCl solution. Amer. Journ. Phys. 3. 1900.

- Rhumbler, L. Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle:
 I. Arch. f. Entw.-Mech. VII. 1898.
 II. und III. *ibid.* IX. 1899.
 — Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges, insbesondere der Invagination. *Ibid.* XIV. 1902.
 — Die Doppelschalen von Orbitolites und anderer Foraminiferen. Arch. Prot. I. 1902.
- Ribbert, H. Über Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma. Arch. f. Entw.-Mech. VII. 1898.
- Roux, W. Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Leipzig 1895. (Enthält Schriften seit 1878—1895). Seitdem:
 — Über die verschiedene Entwicklung isolierter erster Blastomeren. Arch. f. Entw.-Mech. I. 1895.
 — Bemerkungen über die Achsenbestimmungen des Froschembryos und die Gastrulation des Froscheies. *Ibid.* XIV. 1902.
 — Das Nichtnötigsein der Schwerkraft für die Entwicklung des Froscheies. *Ibid.*
- Samassa, H. Über die äusseren Entwicklungsbedingungen des Eies von *Rana temporaria*. Verh. deutsch. Zool. Gesellschaft 1896.
- Schultze, L. Die Regeneration des Ganglions von *Ciona intestinalis*. Jen. Zeitschr. 33. N. F. 26. 1899.
- Schultze, O. Über die unbedingte Abhängigkeit normaler tierischer Gestaltung von der Schwerkraft. Verh. Anat. Ges. 8. 1894.
 — Die künstliche Erregung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Ent.-Mech. I. 1894.
 — Die Notwendigkeit der richtenden Wirkung der Schwerkraft für die Entwicklung des Froscheies. Sitz.-Ber. Phys. med. Ges. Würzburg 1897.
 — Über die Einwirkung niederer Temperatur auf die Entwicklung des Frosches. Anat. Anz. 16. 1899.
 — Über das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwicklung. Arch. mikr. Anat. 55. 1899.
 — Zur Frage von der Bedeutung der Schwerkraft für die Entwicklung des tierischen Embryo. *Ibid.* 56. 1900.
- Seeliger, O. Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel. *Ibid.* III. 1896.
- Spemann, H. Experimentelle Erregung zweiköpfiger Embryonen. Sitz.-Ber. Phys. Med. Würzburg 1900.
 — Über Correlationen in der Entwicklung des Auges. Verh. Anat. Gesellsch. 15. 1901.
 — Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei.
 I. Arch. f. Entw.-Mech. 12. 1901.
 II. *ibid.* 1902.
- Zur Strassen, O. Über die Riesenbildung bei *Ascaris*-Eiern. Arch. f. Entw.-Mech. VII. 1898.
- Tornier, G. Über experimentell erregte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmaßen von Molchen. Zool. Arch. 29. 1897.
 — Über Operationsmethoden, welche sicher Hyperdactylie erregen etc. *Ibid.*
- Wagner, F. von. Beiträge zur Kenntnis der Reparationsvorgänge bei *Lumbriculus*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 13. 1900.

- Weinland, E. Über den Glykogengehalt einiger parasitischer Würmer. Zeitschr. f. Biologie, 41, 1901.
- Über Kohlehydratzersetzung, ohne Sauerstoffaufnahme bei *Ascaris*, einen tierischen Gärungsprozess. Ibid. 42, 1902.
- Wilson, E. B. The cell lineage of *Nereis*. Journ. Morph. VI, 1892.
- Amphioxus and the mosaic theory of development. Ibid. VIII, 1893.
- Experimental studies in Cytology. II. Some Phenomena of Fertilisation and cell division in etherized Eggs. Arch. f. Entw.-Mech. XIII, 1901.
- Wolff, G. J. Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin 1892.
- Wolff, G. Entwicklungsphysiologische Studien:
- I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entw.-Mech. I, 1895.
- II. Weitere Mitteilungen zur Regeneration der Urodelenlinse. Ibid. XII, 1901.
- Ziegler, H. E. Über Furchung unter Pressung. Verh. Anat. Ges. 1894.
- Experimentelle Studien über die Zellteilung. III. Die Furchungszellen von *Beroë ovata*. Arch. f. Entw.-Mech. VII, 1898.
- Zoja, R. Sullo sviluppo dei blastomeri isolati di alcune meduse. Arch. f. Ent.-Mech. I. und II. 1895.

Einleitung.

I. Kapitel.

Die verschiedenen Richtungen in der Entwicklungsgeschichte und die Entstehung der sog. Entwicklungsmechanik oder experimentellen Richtung.

Physiologische und morphologische Betrachtungsweise in der Entwicklungsgeschichte. Rückschlag auf die phylogenetische Richtung. Einführung des Experiments und Beanspruchung kausaler Erklärung. „Entwicklungsmechanik“. Entwicklungsphysiologie und experimentelle Embryologie.

Man pflegt in den biologischen Wissenschaften eine Scheidung zwischen physiologischen und morphologischen Disziplinen zu machen, also zwischen solchen, die die Lebensäusserungen der Organismen erforschen, und solchen, die ihre Formausprägung beschreiben und eventuell erklären. Die Entwicklungsgeschichte fügt sich dieser Scheidung nicht, sondern lässt sich je nach der Betrachtungsweise bald zur einen, bald zur anderen Seite rechnen. Wie ein Organismus einen neuen hervorbringt, wie dieser unfertige Organismus sich beständig ändert, wächst, das ist eine Lebenstätigkeit im ausgezeichnetsten Sinne, und somit wäre die Entwicklungsgeschichte den physiologischen Disziplinen einzureihen. Auf der anderen Seite legt man aber besonderen Wert auf die Formzustände, die während der Entwicklung durchlaufen werden, und die man miteinander und mit dem erwachsenen in Beziehung zu bringen sucht; die gestaltende Tätigkeit der Entwicklung wird Gegenstand der Forschung, und die Entwicklungsgeschichte somit eine morphologische Disziplin.

Je nach der allgemeinen oder individuellen Forschungsrichtung ist bald die eine, bald die andere Seite bevorzugt worden. In früheren Zeiten war naturgemäss die physiologische Betrachtungsweise im Vordergrund; die im Laufe der Einzelentwicklung zu

Tage tretende Lebenstätigkeit, das beständige Geschehen an sich erregte Interesse, und schon damals suchten Forscher, »jede einzelne Stufe der Entwicklung als Folge der vorangegangenen zu begreifen«. Je mehr aber sich die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über das ganze Tierreich ausdehnten, um so mehr gewann die morphologische Seite an Interesse. Die verschiedenen Gestalten der Entwicklungsstufen in einzelnen Tierklassen schienen entsprechende Verschiedenheiten zu zeigen, wie die Erwachsenen und so die Typenlehre Cuviers, die Idee verschiedener Baupläne im Tierreich zu stützen. Als nachher wieder umgekehrt die Idee einer allgemeinen Blutverwandtschaft der Tiere zur Vorherrschaft gelangte, und die Deszendenzlehre, gestützt auf Darwins Begründung, ihren letzten gewaltigen Vorstoss machte, da war es wieder die morphologische Seite der Entwicklungsgeschichte, die Beweismaterial zu liefern hatte. Die verschiedenen Formzustände, welche der Organismus in seiner Entwicklung zu durchlaufen hatte, wurden für geschichtlich bedeutsam erklärt, und der Parallelismus, der sich zwischen der Einzelentwicklung und der Stammesgeschichte zeige, von Haeckel als biogenetisches Grundgesetz proklamiert. Manche Larvenformen wurden geradezu als Rekapitulationen von Vorfahrenformen angesehen, und aus Einzelentwicklungen wurden nach Ausscheidung des »Unwesentlichen« oder »Gefälschten« ganze Stammbäume der betreffenden Tiergruppen konstruiert. Das Studium der Einzelentwicklung schien also nur dazu zu führen, Verwandtschaftsbeziehungen zwischen einzelnen Tiergruppen festzustellen, und die Entwicklungsgeschichte war dadurch zu einer blossen Hilfswissenschaft geworden.

Der Rückschlag hierauf konnte nicht ausbleiben; man wurde sich wieder bewusst, dass die Entwicklung auch ein »um seiner selbst willen« zu studierendes Problem sei, und dass man in die physiologischen Abhängigkeiten ihres Geschehens näher eindringen könne und solle. Hauptsächlich kam das zum Ausdruck auf dem rein physiologischen Gebiet der Entwicklungsgeschichte, nämlich in der Lehre von Zeugung und Befruchtung, die zur morphologischen Vergleichungs- und Verwandtschaftslehre niemals Beziehungen haben konnte, weil ja diese Vorgänge im ganzen Tierreich prinzipiell gleich verlaufen. Hier wurden durch die Brüder Hertwig, Boveri, Wilson u. A. bedeutsame Entdeckungen gemacht, und bei diesen Entdeckungen hatte nicht nur die blosse Beobachtung, sondern, wie in der Physiologie, auch das Experiment eine Rolle gespielt. Diese

Betrachtungsweise und Methodik begann dann auch bei den »gestaltenden« Wirkungsweisen der Entwicklung, bei den embryonalen Wachstumsvorgängen etc. Eingang zu finden, und so entstand, schon früher durch W. Roux inauguriert, jetzt von ihm programmartig festgelegt, eine bewusst entwicklungsphysiologische und experimentelle Richtung, die sich immer mehr ausgebreitet und schon fast zu einer ebenso grossen Menge von Einzelarbeiten geführt hat wie vorher die vergleichende Richtung. Als Hauptvertreter sind, ausser Roux selbst, H. Driesch, O. Hertwig, die Amerikaner E. B. Wilson, H. T. Morgan u. A. zu nennen.

Diese moderne Richtung der Entwicklungsgeschichte beansprucht, im Gegensatz zur früheren descriptiven, kausal zu sein, d. h. den Ursachen nachzugehen, welche den Entwicklungsprozess bewirken, sie sucht Abhängigkeitsfaktoren in demselben zu ermitteln und bedient sich hierzu des Experiments, indem sie solche Abhängigkeitsfaktoren in bewusster Weise variiert resp. ausschaltet. Die Endabsicht wäre die Zerlegung des Entwicklungsvorganges in immer einfachere Komponenten, die Zurückführung der Vorgänge auf die im Bereiche des Anorganischen erkannten Wirkungsweisen, so dass ein immer geringerer Rest von »Lebens«-Vorgängen unerklärt zurückbliebe. Ob und in wie weit dies möglich ist, darüber gehen selbst unter den Vorfechtern der neuen Richtung die Ansichten sehr auseinander. Die einen sind der Ansicht, dass auch die gestaltenden Wirkungsweisen des Organismus, wie sie sich in der Entwicklung äussern, in letzter Instanz, wenn auch heute noch nicht, so doch später und theoretisch, durch die Kräfte der Physik und Chemie erklärt werden könnten; dieser Anschauungsweise scheint das zuerst für die neue Richtung geprägte Wort »Entwicklungsmechanik« seinen Ursprung zu verdanken. Auf der andern Seite wird die Ansicht vertreten, dass dieses Ziel überhaupt nicht erreichbar ist, sondern selbst nach Abzug von wirklich als physikalisch-chemisch erkannten Vorgängen die Prozesse im Bereich der lebenden Natur ihre Besonderheiten hätten, die sich im Anorganischen nicht wiederfinden. Diese Ansicht ist als Lehre von der »Autonomie der Lebensvorgänge« oder als Neovitalismus bezeichnet worden.

Bei solcher Divergenz der Meinungen ist an Stelle des Wortes Entwicklungsmechanik das neutralere Entwicklungsphysiologie vorgeschlagen worden. Allein auch dieser Ausdruck erscheint zu weitgehend, da er ein viel grösseres Verständnis der komplizierten Vorgänge und zahlreichen ineinandergreifenden Komponenten des

Entwicklungsprozesses voraussetzt, als uns einstweilen, selbst nach Annahme und Abzug einer vitalen Komponente möglich ist. In vielen Fällen können wir nur die eine oder die andere kennen lernen und manchmal nicht einmal dies, sondern nur Zeit und Lokalisation ihres Eingreifens feststellen. Daher empfiehlt es sich, den indifferenten Ausdruck *Experimentelle Entwicklungsgeschichte*, anzuwenden und damit alle die Ergebnisse zusammenzufassen, die durch das Experiment an sich entwickelndem Material gewonnen wurden. Die Anwendung des Experiments ist das wesentliche Kennzeichen der neuen Richtung.

In das Bereich der Untersuchungen, die organisches Geschehen in einfachere Komponenten zu zerlegen suchen, gehören auch solche, die von der anorganischen Seite aus an die Fragen herantreten und durch chemisch-physikalische Versuche gewisse Strukturen und Vorgänge des Organismus verständlich zu machen suchen. Diese wichtigen Bestrebungen einer „Zellmechanik“ oder „Protoplasmamechanik“ haben jedoch zur Entwicklung keine direkten Beziehungen und können darum hier nur gelegentliche Erwähnung finden. Auch fallen ausserhalb dieses Rahmens diejenigen Experimente, die sich auf die Vorentwicklung, auf die Zeugung und Befruchtung, beziehen und die mit gestaltender Wirkung nur gelegentlich in Verbindung treten. Dagegen bieten die Vorgänge der Regeneration, also Experimente am Erwachsenen, mit „Wiederentwicklung“ von Material, zu den Experimenten während der Embryonalentwicklung so vielfache Beziehungen (s. p. 127), dass sie von einer Entwicklungsphysiologie untrennbar sind und hier mitbehandelt werden.

Trotz der erwähnten Beschränkungen haben die experimentell entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen schon bis jetzt zur Aufklärung zahlreicher biologischer Probleme beigetragen, andere Probleme wesentlich modifiziert und neue Fragestellungen gegeben. Es werden dadurch nicht nur Anatomie und Zoologie, sondern auch Physiologie und Pathologie, wie auch naturphilosophische Fragen sehr wesentlich berührt. Aber auch von Folgerungen abgesehen, sind zahlreiche der gewonnenen Tatsachen, wie auch die Art des Experimentierens selbst für den Naturforscher, Arzt und weitere Kreise von Interesse.

II. Kapitel.

Die Bedeutung des biologischen Experiments im Vergleich zur Beobachtung.

Unterschied des Organismus vom Anorganischen im Verhalten nach Eingriffen. Ausnutzung der vergleichenden Methode zur Erklärung der Form. Gegenseitige Unterstützung der vergleichenden und experimentellen Methode.

Das Experiment am lebenden Organismus, also die Hervorrufung anormaler Zustände zur Erkenntnis des normalen Geschehens, wird sehr verschieden beurteilt; denn ein Organismus verhält sich bei einem Eingriff nicht wie die anorganische Natur, sondern kann und wird Ausgleichsvorrichtungen in Kraft treten lassen, um sich mit den veränderten Verhältnissen abzufinden. Solche Vorgänge des Ausgleichs, ganz allgemein »Regulationen« genannt, können eintreten, ob der Eingriff in der äusseren Umgebung des Organismus oder am Organismus selbst erfolgt ist, und es fragt sich, ob dieses Geschehen dann noch dem unter gewöhnlichen Verhältnissen vergleichbar ist. Es ist dann zwar nicht mehr absolut normal, aber doch, wenn nur solche Faktoren dabei eine Rolle spielen, die auch in der ungestörten Entwicklung wirken, gesetzlich normal und zu Schlüssen auf das Normale geeignet. Es ist jedoch klar, dass die Entscheidung darüber, was dabei ein Faktor der ungestörten Entwicklung ist und was nicht, eine schwierige ist, und in der Tat sind auch bei einer Reihe selbst grundlegender Experimente, z. B. bei der Eiteilung, die Forscher in der Deutung auseinandergegangen. Vor allem ist hierbei eine möglichst genaue Kenntnis der normalen Entwicklung Bedingung.

Angesichts dieser kritischen Betrachtung und problematischen Bedeutung des Experiments wird auf der andern Seite für die beschreibende Forschung durch geeignete Methodik eine höhere Bedeutung erstrebt. Dieser Gedanke ist bereits von Cuvier ausgesprochen worden; er hat die Naturwissenschaften nach dem Grad der Exaktheit in drei Stufen eingeteilt: »sciences de calcul«, hierzu rechnet er Mathematik, Astronomie und einen Teil der Physik (Dynamik); »sciences d'experiment«, hierzu zählen bei ihm Chemie und der übrige Teil der Physik; »sciences d'observation«, die beschreibenden Naturwissenschaften. Cuvier sagt nun, dass man auch die letzteren durch geeignete Methode, nämlich durch den Vergleich, einen Grad höher in dieser Stufenreihe erheben und zu einer science d'experiment

machen könne. So wie der Physiologe im Laboratorium, so habe auch die Natur ihre Tiere in verschiedene Bedingungen gebracht, die einen in helles Licht, die andern in beständige Dunkelheit, die einen unter starken, die andern unter geringen atmosphärischen Druck etc., und so wie der Physiologe ein oder das andere Organ verkürze oder wegnehme, so sei beim einen Tier dies, beim andern jenes Organ stärker ausgebildet oder ganz verkümmert. Es lägen also von der Natur vorbereitete «espèces d'expérience» vor, und es bedürfe nur des Vergleichs mit Berücksichtigung der verschiedenen Lebensbedingung und Funktion, um daraus die geeigneten Schlüsse zu ziehen.

Diese Art der Vergleichung ist natürlich grundverschieden von dem morphologischen Vergleich, den die Entwicklungsgeschichte früher, selbst bei weit auseinander stehenden Formen, im Dienst der Verwandtschaftslehre betrieb. Als beispielsweise bei Wirbeltieren, Mollusken, Echinodermen, Coelenteraten u. a. in der Entwicklung ein ähnliches Stadium gefunden wurde, bestehend aus zwei Lagen, einer äusseren und inneren, da diene dies zum Beweis der gemeinsamen Abstammung aller dieser Tiergruppen, ja zur Rekonstruktion eines Vorfahrentiers. Nach einer rein physiologischen Betrachtungsweise jedoch kehren gewisse Formzustände in der Entwicklung verschiedener Tiere nur deshalb mit so grosser Konstanz wieder, weil «sie unter allen Verhältnissen die notwendigen Vorbedingungen liefern, unter denen sich allein die folgende höhere Stufe der Ontogenese hervorbilden kann». Nach der Cuvier'schen Methodik müssten zunächst eine Reihe von sehr nahe stehenden Tieren in Bezug auf ihre geringen Verschiedenheiten der Organisation untersucht werden, und erst wenn durch den Vergleich ein Einblick in die Gesetzlichkeit der Verschiedenheit gewonnen ist, sollte zu weiter auseinander stehenden Gruppen geschritten werden.

Wir können die Methodik, die Cuvier für die ausgebildeten Tiere anriet, in der Entwicklungsgeschichte anwenden, sei es, um direkt entwicklungsphysiologische Aufschlüsse zu erhalten, sei es indirekt, um die Schlüsse aus wirklichen Experimenten gegen die früher erwähnten Bedenken sicherer zu machen. Wir haben uns dabei aber von dem beim morphologischen Vergleich oft gemachten Fehler zu hüten, zu weit auseinander stehendes in Beziehung zu bringen. Wir dürfen zu solchen physiologischen Folgerungen nicht zwischen zwei Tiertypen, z. B. Mollusken und Wirbeltieren vergleichen, sondern müssen innerhalb der einen Gruppe z. B. der Mollusken bleiben und uns hier noch weiter, z. B. auf die Lamellibranchier

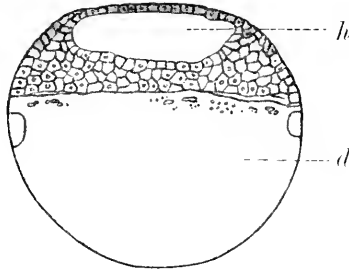
beschränken. Wenn wir bei einer Reihe von Muscheln gefunden haben, dass sie einen, deren Eier eine andere Quantität und Verteilung von Dottermaterial besitzen sich auch anders entwickeln, oder dass solche, die sich im süßen Wasser befinden, bestimmte Abweichungen des Entwicklungsganges von den im Meer lebenden zeigen, so wird geschlossen werden dürfen, dass im letzteren Fall der Unterschied im umgebenden Medium, im ersteren der in der Ei-Struktur an den beobachteten Unterschieden des Entwicklungsganges schuldige oder mitschuldig ist.

Noch bedeutsamer in anderer Hinsicht wird diese Methode der beobachtenden Entwicklungsgeschichte, wenn sie nicht mehrere Arten ins Auge fasst, sondern die Verschiedenheiten der Entwicklung zwischen Individuen ein und derselben Art feststellen kann, wie sie in zahlreichen Fällen auch ohne experimentelle Störung im Entwicklungsgang vorkommen können. Auch hier experimentiert die Natur gewissermaßen selbst, und es sind, wie man sich zutreffend ausgedrückt hat, die Endprodukte der individuellen Entwicklung konstanter als die Arten ihrer Herstellung. Namentlich bei niederen Tieren, z. B. Medusen, hat man solche weitgehenden Schwankungen innerhalb des normalen Entwicklungsganges kennen gelernt; aber auch bei hoch organisierten Wirbeltieren treten sie noch zu Tage. Ihr Studium, das bis jetzt noch etwas vernachlässigt ist, kann wesentlich zur Aufklärung darüber beitragen, was nach einem Experiment noch mit den gewöhnlichen Mitteln der Ontogenese reguliert (s. o. p. 5) wird, und so die aus dem Experimentverlauf zu ziehenden Schlüsse bedeutend festigen. Auf diese Weise stehen sich vergleichend-deskriptive und experimentell-kausale Entwicklungsgeschichte nicht so gegensätzlich gegenüber, wie es nach den Auslassungen mancher Forscher scheint, sondern können sich zu gemeinsamem Endziel in die Hände arbeiten.

Trotzdem werden beide nicht ganz gleichwertig erscheinen, sondern es wird, wenigstens für die Ermittlung kausaler Abhängigkeitsverhältnisse, das Experiment einen grösseren Wert haben, während die vergleichende Beobachtung, wie die obigen Ausführungen zeigen, mehr helfend dazutritt, sei es vorbereitend oder nachträglich sichernd. Manche Forscher gehen soweit den rein deskriptiven Untersuchungen die Berechtigung zu positiven Aussagen überhaupt abzusprechen; sie vermöchten höchstens ein Negatives zu leisten, nämlich zu zeigen, dass ein angeblich gefundenes Allgemeingesetz nicht allgemein gewesen sei und auch das nur bei relativ einfachen Dingen.

Dies scheint uns zu weit gegangen, namentlich wenn wir an den Vergleich verschiedener normaler Entwicklungsmöglichkeiten bei derselben Art denken. Es kommt z. B. bei Crustaceen vor, dass die gleiche Spezies einen verschiedenen Entwicklungsgang einschlägt, je nachdem sie sich im Seewasser oder im Brackwasser entwickelt. (*Palaeomonetes varians* nach Boas.) Der Schluss, dass also der Salzgehalt die Ursache dieser Verschiedenheit sei, ist wohl erlaubt. Durch das Experiment kann dies gesichert und nachgewiesen werden, dass dieses nicht nur die Mit-Ursache, sondern die bestimmende oder alleinige Ursache der betreffenden Veränderung war. Darin scheint uns die erhöhte Bedeutung des Experiments zu liegen, wie sie noch mehr bei Änderungen im Entwicklungsobjekt selbst zu Tage tritt. Wir sehen z. B. bei Amphibieneiern den Nahrungsdotter am vegetativen Pol reichlicher angehäuft, wie am animalen; die Furchungsteilungen gehen am animalen Pol schneller vor sich wie am vegetativen, wo die Teilstücke grösser bleiben, aber doch wird das Ei total gefurcht.

Fig. 1.



Froschei, durch den Einfluss der Centrifugalkraft während der Entwicklung gesondert in eine Keimscheibe und eine unentwickelt gebliebene Dottermasse (*d*), *h* = Furchungshöhle. Nach O. Hertwig.

Bei den Knochenfischen ist der Unterschied im Dottergehalt zwischen animaler und vegetativer Seite des Eies noch grösser; hier kommt es auch nur zu einer partiellen Furchung, indem sich am animalen Pol eine Keimscheibe ausbildet und der vegetative Pol ungefurcht zurückbleibt. Die vergleichende Methode, die nicht im Dienst der Deszendenzlehre sondern der physiologischen Erklärung arbeitet, wird den Schluss ziehen, dass die verschiedene Quantität und Verteilung des Dotters Schuld an der Verschiedenheit beider Furchungsarten sei. Doch könnten bei den komplizierten Bedingungen noch weitere Ursachen in Frage kommen. Durch das Experiment, nämlich durch Einwirkung der Zentrifugalkraft auf das sich entwickelnde Froschei (s. p. 170)

können dessen Dottermengen noch mehr nach dem vegetativen Pol zu verlagert, also der Gegensatz zwischen animaler und vegetativer Hälfte vergrössert werden, ähnlich wie beim Fischei; und das Froschei furcht sich alsdann nicht total wie sonst, sondern partiell wie ein Fischei (s. Fig. 1). Damit ist die ausschlaggebende Bedeutung der Dotterverteilung für den Verlauf der Furchung sicher erwiesen.

Die Bedeutung des Experimentes liegt also darin, dass es in bestimmter Weise gerichtet ist, dass es einen bestimmten Faktor der Entwicklung, der schon durch die Beobachtung auffiel, umändert resp. ausschaltet. Planlos angestellte Experimente dagegen, wie sie bei dem Anschwellen der neuen Richtung ebenfalls vorkommen, werden in ihrer Bedeutung für die kausale Erkenntnis der Entwicklungsvorgänge noch hinter der einfachen Beobachtung zurückbleiben. Vielfach haben auch die planmässigen Experimente dazu geführt, die vorherige Fragestellung ganz zu verändern und neue Probleme aufzustellen, an die man vorher, ohne experimentellen Eingriff gar nicht gedacht hatte.

III. Kapitel.

Die Möglichkeiten des Experimentierens. — Äussere und innere Faktoren der Entwicklung.

Eingriffe an der Umgebung des Entwicklungs-Objekts und an Objekt selbst. Äussere, innere und „spezifische“ Faktoren der Entwicklung und deren ungleiche Bedeutung für den Entwicklungsverlauf.

Die bisher erwähnten Beispiele, sowohl von Naturexperimenten, wie von bewusst angestellten Eingriffen, sind mit Absicht doppelt gewählt worden, um von vornherein auf die zwei verschiedenen Möglichkeiten hinzuweisen, die das Experiment in der Embryologie einschlagen kann. Dasselbe kann sich erstens auf die Umgebung des sich entwickelnden Objekts erstrecken, auf die äusseren Faktoren oder Vorbedingungen der Entwicklung, zweitens auf das sich entwickelnde Objekt selbst. Man kann im ersten Fall beispielsweise die Temperatur um das Entwicklungsobjekt verändern oder die Wirkung

der Schwerkraft modifizieren, oder, wenn es sich z. B. um ein Meeresstier handelt, die chemische Zusammensetzung des umgebenden Seewassers variieren; im zweiten Fall kann man Teile des sich entwickelnden Objekts aus ihrer normalen Lage bringen, so z. B. den Furchungszellen andere Lagebeziehungen geben, oder man kann dieselben ganz isolieren und einzeln zur Entwicklung zu bringen suchen, oder man kann mehr oder minder entwickelte Teilstücke verschmelzen und noch vieles andere.

Für die Ermittlung von Gesetzlichkeiten der Entwicklung sind beide Klassen von Experimenten verwendbar, jedoch von sehr verschiedener Bedeutung. Die Experimente an der Umgebung des Objekts richten sich auf die äusseren Faktoren der Entwicklung. Letztere sind, wie man sich ausgedrückt hat, nur Vorbedingungen, die zwar für das Entwicklungsgeschehen als solches unerlässlich sind, aber keine wirklich gestaltende Wirkung ausüben. Schon ein »Natur-experiment« beweist dies. Wir sehen im selben Meerwasser zahlreiche Eier sich unter den gleichen Bedingungen von Wärme, Licht, Salzgehalt etc. nebeneinander entwickeln, Eier, die sich äusserlich sogar sehr ähnlich sehen können, wie z. B. die verschiedener Medusen oder Echinodermen, und doch entwickeln sich ganz bestimmte spezifische Tierformen aus den einen und aus den andern.

Noch besser wird dies durch den Verlauf wirklicher Experimente erläutert. Man kann z. B. durch Änderungen der Schwerkrafteinwirkung oder durch Pressung beim Froschei wohl die Lage der ersten Furchungsebenen, überhaupt den Zellteilungsmodus, verändern, aber dennoch entsteht ein regulärer Embryo der betreffenden Froschspezies. Oder man kann durch Temperaturerniedrigung den Entwicklungsgang verlangsamen resp. völlig sistieren; wenn man dann aber wieder die geeigneten Temperaturen eintreten lässt, so erfolgt die Weiterentwicklung zur bestimmten Art. Wenn wirklich Abweichungen durch Änderung solch äusserer Faktoren hervorgebracht werden, so sind sie teratologischer, nicht formbildender Natur. Man kann durch Substituierung von Salzen im Meerwasser, z. B. indem man das Natrium der verschiedenen Salze durch Lithium ersetzt, die Entwicklung der Seeigel wesentlich beeinflussen und erhält dann charakteristisch veränderte sog. Lithiumlarven, aber diese sind Lithiumlarven der betreffenden Spezies.

Im Organismus selbst, und schon in seinem ersten Stadium, dem Ei, müssen also die »spezifischen Ursachen« für den Entwicklungs-

gang gelegen sein. Wir sagen absichtlich im Organismus und nicht Ei allein, weil wir diesen für das Wichtigere und Übergeordnete zu halten berechtigt sind. Dass die spezifischen Ursachen, wie Natur- und willkürliche Experimente lehren, schon im Ei enthalten sind, ist eine notwendige Folge davon, dass die Eizelle auf dieser Stufe den gesamten Organismus darstellt. Die Eizelle als solche muss also in einer für uns einstweilen unbekanntem Weise eine Beschaffenheit besitzen, vermöge deren sie Träger der Arteigenschaften ist und die für jede Spezies verschieden sein muss. Ob für diese Beschaffenheit auch eine besondere innere Struktur des Eies anzunehmen ist, ist eine Frage eigener Art, die ebenfalls zum Experiment Anlass bietet und noch besondere Besprechung finden wird. Ebenso ist es fraglich, ob die ganze Zelle oder nur ihr Kern vermöge der unbekanntem Beschaffenheit Träger der Arteigenschaften ist. Auch hier hat wieder das Experiment zur Entscheidung wesentlich beigetragen.

Da also die Eizelle die Fähigkeit, oder wie gesagt werden könnte, die Tendenz in sich trägt, bei entsprechenden äusseren Vorbedingungen den erwachsenen Organismus zu liefern, so stellt sich der Entwicklungsgang am Objekt selbst dar als ein Sichtbarwerden der vorher unsichtbaren Arteigenschaften« (O. Hertwig), oder als ein Eintreten »wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit« (Roux). Wie dies jedoch im Entwicklungsgang bewirkt wird, darüber existieren zwei ganz entgegengesetzte Theorien, die hier eine Darstellung erfordern, sowohl weil sie von weiter tragender biologisch-philosophischer Bedeutung sind, als auch, weil sie in besonders reichem Mafse Veranlassung zum Experimentieren gegeben haben.

IV. Kapitel.

Die Entwicklungstheorien und deren Anregungen zum Experiment.

Die evolutionistische oder Zerlegungstheorie von Weismann. Qualitativ ungleiche Kernteilung. Mosaikarbeit nach Roux. Die epigenetische Theorie nach O. Hertwig. Driesch. Vermittlungsmöglichkeit zwischen den Extremen. Die entscheidende Bedeutung des Experiments zwischen den Theorien. Stoffeinteilung des vorliegenden Buches.

Wenn sich der Entwicklungsgang, ganz allgemein gesprochen, als ein Eintreten wahrnehmbarer Mannigfaltigkeiten an sich entwickelnden Objekt darstellt, so fragt es sich, auf welche Weise — die Arteigenschaften der Zelle immer vorausgesetzt — diese Mannigfaltigkeiten zu Stande kommen. Nach der einen Ansicht, die besonders von Weismann durchgeführt worden ist, sind die Verschiedenheiten, die während des Entwicklungsgangs am Objekt auftreten und sich nach und nach als Anlage besonderer Bildungen zu erkennen geben, schon von allem Anfang vorhanden, nur eben noch nicht sichtbar. Die verschiedenen Qualitäten sind im Ei und zwar in dessen Kern vereinigt und werden im Lauf der Entwicklung nur zerlegt, indem die Qualitäten für vorn und hinten, rechts und links, für die verschiedenen Organsysteme und für die verschiedenen Gewebsarten auf die verschiedenen Zellen resp. Zellkerne verteilt werden. Es setzt dies eine qualitativ ungleiche Kernteilung voraus, trotzdem wir in der Ontogenese stets quantitativ genaue Karyokinesen eintreten sehen (abgesehen von wenigen für Keimzellen konstatierten Fällen), und ferner, dass die Beschaffenheit und Leistung einer Zelle von ihrem Kern beeinflusst resp. regiert wird. Wenn sich also im Lauf der Ontogenese gewisse Zellen oder Zellgruppen von andern unterscheiden und nach und nach zu besonderen Organen etc. werden, mit anderen Worten, wenn »Differenzierungen« eintreten, so hätten wir eine durch das Wesen der Zellen selbst, durch die Beschaffenheit ihres Kerns begründete Verschiedenheit, eine Selbstdifferenzierung« vor uns. Die ersten Stadien der Ontogenese, die Zerlegung des Eies in eine Anzahl von Zellen, die Furchung, hätte dann schon eine für das erwachsene Tier bestimmende oder determinierende« Bedeutung; jede Zelle wäre ein Baustein mit festgelegtem Schicksal und die Furchung demnach, nach Roux's treffendem Ausdruck, »Mosaik-Arbeit«.

Eine völlig entgegengesetzte Ansicht vom Wesen des Entwicklungsprozesses wird von O. Hertwig, Driesch (bis 1900) u. A. vertreten. Danach sind die Mannigfaltigkeiten, die im Lauf der Entwicklung immer mehr hervortreten, nicht von allem Anfang an vorhanden, sondern werden erst durch den Entwicklungsgang selbst erzeugt. Schon durch den Vermehrungsprozess an und für sich werden immer zahlreichere und verwickeltere Beziehungen zwischen den einzelnen Zellen untereinander und mit dem Ganzen hervorgebracht; es ergeben sich neue und verschiedenartige Berührungsf lächen und freie Flächen u. s. w., kurz, die Zellen geraten unter ungleiche Bedingungen, räumlich und zeitlich (O. Hertwig). Eine besondere Art der Kernqualitäten für die verschiedenen Zellen, eine qualitativ ungleiche Teilung wird hierbei nicht angenommen, sondern jede Zelle, auch in ihrer weitgehendsten Differenzierung, ist mit ihrem Kern Trägerin der gesamten Arteigenschaften. Wenn also im Lauf der Entwicklung sich Verschiedenartigkeiten unter den Zellen und Zellgruppen geltend machen, Differenzierungen eintreten, so sind diese durch die verschiedenen Verhältnisse bedingt, in die die Zellen geraten sind: wir haben eine abhängige Differenzierung vor uns. Auf die ersten Stadien des Entwicklungsprozesses angewandt, bedeutet dies: die Furchung ist nur eine einfache Zellteilung, eine Verkleinerung des Eies in gleichwertige Stücke, denen für den erwachsenen Zustand keine besondere Bestimmung zukommt. Oder anders ausgedrückt, das Schicksal, die prospektive Bedeutung, der einzelnen Blastomere ist eine Funktion ihrer Lage im Ganzen (Driesch).

Es ist einleuchtend, dass zwischen diesen beiden grundverschiedenen Ansichten das Experiment eine gewisse Entscheidung treffen resp. vermitteln kann. Wenn man ein Ei im zweiteiligen Stadium halbiert und mit Sorgfalt zur Weiterentwicklung bringt, so wird bei Richtigkeit der ersten Ansicht von der Selbstbestimmung der Zellen daraus nur ein halber Embryo hervorgehen; bei Richtigkeit der zweiten Ansicht von der Zerlegung in gleichwertige Stücke wird eine verkleinerte Ganzbildung entstehen. Dieses nicht ganz einwandfreie Raisonement (s. u. pag. 32) hat den ersten Anlass zu den zahlreichen Experimenten über die Eifurchung gegeben, die von Roux am Froschei inauguriert und dann an diesem Objekt sowohl, wie in vielen anderen Tiergruppen mittelst der verschiedenartigsten Technik angestellt wurden.

Es muss gleich gesagt werden, dass die Ergebnisse dieser Experimente zu keiner generellen Übereinstimmung geführt haben, sondern

dass zwischen einzelnen Tiergruppen sowohl wie zwischen einzelnen Stadien derselben Tierform recht beträchtliche Unterschiede in der Gleichwertigkeit der Zellen bestehen. Man könnte annehmen, dass dies auf einer schrittweisen Einengung der Tätigkeit der Blastomeren beruht, so dass die Ontogenie mit fortschreitender Furchung mehr und mehr den Charakter der Mosaikarbeit annimmt (Wilson), oder, es könnte sein, dass hierin die ersten allgemeinen Stadien der Ontogenese sich prinzipiell von den späteren der Organbildung unterscheiden, dass also die erste Herstellung der Anlage eines Organs durch abhängige Differenzierung bewirkt werde, die weitere Ausbildung desselben dagegen auf Selbstdifferenzierung beruhe (Driesch, Heider). Aber auch dies erscheint bei verschiedenen Tiergruppen verschieden, so dass die Frage vielleicht gar nicht generell gestellt werden darf, und das ganze Problem anders formuliert werden muss. Diese weiteren Fragen sollen noch ausführliche Erörterung finden, wenn wir von dem reichen Tatsachenmaterial von Experimenten Kenntnis genommen haben, das in fast allen Tiergruppen gewonnen worden ist.

Es erscheint danach nicht geraten, die beiden erörterten theoretischen Richtungen mit den Schlagwörtern Evolution und Epigenese zu bezeichnen; diese haben in der Geschichte der Entwicklungslehre früherer Jahrhunderte einen andern und viel schrofferen Sinn gehabt, indem die Evolutionisten in der Entwicklung nur ein »Aufrollen«, Grösserwerden von schon in der betreffenden Gestalt Vorhandenem erblickten, die Epigenetiker dagegen eine völlige Neubildung an einem vorher unorganisierten Stoff. Die obengenannte sog. evolutionistische Richtung von Weismann und Roux nimmt keineswegs an, dass die im Keim vorausgesetzten Mannigfaltigkeiten bereits eine bestimmte Form zeigen, ebensowenig, wie die sog. epigenetische verkennt, dass die Eizelle eine Organisation besitzt. Ja, die Gegensätze sind noch weiter überbrückt. Auch diejenigen Epigenetiker, die im ganzen Entwicklungsgang nur eine abhängige Differenzierung sehen, rechnen mit den im Organismus der Zelle enthaltenen Faktoren; »denn dieselben spielen ja schliesslich bei allem, was im Organismus geschieht die Hauptrolle.« (O. Hertwig.) Und auch die »Neoevolutionisten« können nicht verkennen, dass im Entwicklungsgang selbst gegebene Beziehungen der Teile untereinander wie zum Ganzen auf das Schicksal der Teile resp. der Zellen bestimmend einwirken, so dass nach Roux selbst das Wirken einer abhängigen oder korrelativen Differenzierung neben der Selbstdifferenzierung möglich ist.

Praktisch ergibt sich für uns hieraus die Notwendigkeit, die inneren, am Objekt selbst zu ermittelnden Ursachen schärfer zu sondern und ausser den spezifischen Ursachen innere Ursachen im engeren Sinn zu unterscheiden, d. h. solche, die nicht schon im Ei vorhanden, sondern sich aus Beziehungen zwischen den einzelnen Teilen erst während der Entwicklung ergeben. In der Eizelle sind sie als solche noch nicht vorhanden, resp. von den spezifischen Ursachen nicht trennbar, auch auf frühen Stadien des Entwicklungsprozesses oft nur schwer zu erkennen, werden aber dann immer deutlicher wirksam und sind im erwachsenen Zustand als Beziehungen zwischen einzelnen, auch entfernten Teilen des Organismus schon lange bekannt und als Korrelationen beschrieben.

Aus dieser Unterscheidung von 1. spezifischen, 2. inneren und 3. äusseren Ursachen des Entwicklungsprozesses ergibt sich auch eine, allerdings etwas gewaltsame Einteilung unseres Stoffes. Es werden zunächst die Experimente an Blastomeren, also frühen Furchungsstadien zu besprechen sein. Diese betreffen sowohl spezifische wie innere Ursachen, führen aber auch zu weiteren Problemen und stellen ein besonderes Gebiet dar, in das auch noch gewisse Experimente an späteren Entwicklungsstadien einzuschliessen sind. Diesem Gebiet reihen sich auch die Versuche über Regeneration beim Erwachsenen an, nicht etwa, als ob die Vorgänge nach Blastomerenentnahme ebenfalls als Regeneration anzusehen wären, sondern weil bei der Regeneration dieselben Probleme in Frage kommen, einerseits die Wirkung der spezifischen, im Zellmaterial selbst liegenden Faktoren und die Möglichkeit einer Selbstdifferenzierung, andererseits die inneren Faktoren, die durch die Lage des Regenerats im ganzen gegeben sind, also die abhängige Differenzierung. Es wird dann versucht werden, in diese Wirkung des Ganzen auf die Teile, der Teile auf einander, also in die inneren Faktoren, eine Einsicht zu gewinnen, indem sie zunächst am Erwachsenen betrachtet werden. Das Studium dieser Korrelationen führt zu den Reizwirkungen, die von Teil zu Teil, sowohl direkt, als auch indirekt durch die Funktion ausgeübt werden. Dabei wird die Roux'sche Anschauung von der funktionellen Anpassung und die Herbst'sche Theorie der formativen Reize Erörterung finden. Vom erwachsenen Zustand wird dann in der Ontogenese rückwärts gegangen und dann an die früher erörterten inneren Faktoren, also die, welche sich durch den Entwicklungsgang selbst ergeben, auf Grund der Reiztheorie angeknüpft und so der Anschluss an die Experimente in Furchungs- und späteren Stadien hergestellt. Bei

der allgemeinen Fassung, die man dem Begriff »Reiz« geben kann, lassen sich hier diejenigen Wirkungen anreihen, die nach Änderung der äusseren Ursachen, also der Umgebung des Objekts eintreten. Diese äusseren Faktoren müssen aber, da die zahlreichen Experimente zu anderen Fragen und Disziplinen in Beziehung stehen, gesondert behandelt werden.

Die vielfachen Einflüsse, die die entwicklungsphysiologischen Experimente auf allgemein biologische Fragen wie Keimblätterlehre, Deszendenztheorie, das Lebensproblem gehabt haben, sollen dagegen, um Theoretisieren zu vermeiden, nicht in einem eigenen Abschnitt, sondern jeweils im Anschluss an die betreffenden Tatsachen kurz erörtert werden.

Praktische Vorbemerkungen.

V. Kapitel.

Die verschiedenen Phasen und Arten der Entwicklung in ihrer Beziehung zum Experiment.

Sonderung des Entwicklungsverlaufs in Einzelprozesse. Terminologie. Direkte und larvale Entwicklung. Technik des Eingriffs. Bevorzugte Objekte: das Froschei und das Seeigellei und deren normale Entwicklung.

Bei allen Eingriffen in den normalen Gang der Entwicklung, mögen dieselben an den äusseren Bedingungen oder am Objekt selbst stattfinden, ist die Entwicklungsphase, in der das Objekt gerade steht, von grosser Bedeutung für den Verlauf des Experiments. Es sind daher einige Vorbemerkungen über die verschiedenen Stadien zu machen, welche in jeder Entwicklung unterschieden werden können. Vom Standpunkt der reinen Entwicklungsphysiologie, die jedes Stadium als notwendige Folge des vorhergehenden zu begreifen sucht, ist eine solche Scheidung eine künstliche zu nennen; dennoch aber macht sich in jedem Entwicklungsgang eine solche Scheidung in aufeinander folgende Einzelprozesse nach besonders markanten Stadien bemerkbar, ob man darin einfach einen »Entwicklungsrythmus« oder einen Hinweis auf die Stammesgeschichte sieht, und schon aus praktischen Gründen, um eine kurze Terminologie für einzelne Zeitpunkte der Entwicklung zu gewinnen, müssen sie unterschieden werden.

Die erste Phase ist notwendigerweise eine fortschreitende Zellteilung, die Zerlegung des Eis in einzelne Teilstücke, die sogenannte Furchung, ein Ausdruck, der noch aus der Zeit herrührt, bevor die Zellenlehre aufgestellt war. Das Ende dieses ersten Abschnittes ist schwer zu definieren, da es sich mit den Anfängen des zweiten durchdringt, und ist in verschiedenen Tiergruppen früher oder später

zu legen. Es wird als Keimblasenstadium oder Blastula bezeichnet, ein Name, der indifferent auch da anzuwenden ist, wo keine Blasenform vorliegt.

Die zweite Periode kennzeichnet sich durch die Anordnung des gefurchten Materials in verschiedene Schichten, die sog. Keimblätter, eine Bezeichnung, die ebenfalls aus einer Zeit lange vor Entdeckung der Zelle stammt, da man das Blatt als ein Ganzes ansehen musste und wo man vom Hühnchen her die Anlage nur in blattförmig ausgebreiteter Gestalt kannte. Diese Schichten, die sonst übrigens in den seltensten Fällen die Form von Blättern haben, zeigen zu einander wie zur Aussenwelt verschiedene Lagebeziehungen und werden als äusseres Keimblatt, Ectoderm, und inneres Keimblatt, Entoderm, unterschieden. Das betreffende Stadium heisst mit einem für uns indifferenten Namen Gastrula. Schon vor dessen Erreichung kann sich eine mittlere Schicht, Mesoderm, anlegen, sei es in einzelnen Zellen zwischen die ersten beiden Schichten wandernd und dann als Mesenchym bezeichnet, sei es als Ganzes schicht- resp. blattartig sich abhebend. Wenn man in der Entwicklung einfach eine Folge von Vorgängen zur Erreichung des fertigen Zustandes sieht, so sind diese verschiedenen Schichten nur eine Vorbereitung der nummehr folgenden Anordnung des Zellmaterials für die verschiedenen Organsysteme. Als selbständiger Komplex kann eine Summe von solchen Organanlagen noch vor der Organdifferenzierung auftreten, »zusammengesetzte Primitivanlage«; diese kann mit dem zusammenfallen, was wir Keimblatt nennen, braucht es aber nicht zu tun (Meisenheimer). Ebenso können umgekehrt die Anlagen eines und desselben Organsystems in topographisch verschiedenen Schichten stehen. Es wird uns der Keimblattbegriff noch nach Kenntnisaufnahme von Experimenten zu beschäftigen haben (s. p. 97 und 112).

Das folgende Stadium ist das der Organbildung und zwar müssen wir hier die blosse Anlage, die organologische Sonderung, und die weitere Ausbildung bis zum geweblich differenzierten Zustand, die histologische Sonderung, trennen. Diese Unterscheidung ist mit der Roux'schen vom embryonalen Leben, der organbildenden Periode, im Gegensatz zum funktionellen Leben nicht ganz identisch, sondern es fallen die organologische und histologische Sonderung meistens noch beide unter den Roux'schen Begriff des embryonalen Lebens. Nur in den wenigsten Fällen wird nach Sonderung des Zellmaterials die Funktion allmählich einsetzen und damit die histologische Ausprägung Hand in Hand gehen; meistens wird die histo-

logische Ausprägung schon sehr weit gediehen sein, ehe die Funktion eintritt und eintreten kann. Für die Betrachtung von gestaltenden Wirkungen der Funktion in der Ontogenese und die hierher gehörigen Experimente ist dies von Wichtigkeit.

Am weitesten ist die gewebliche Ausprägung vor Einsetzen der Funktion bei denjenigen Tieren gediehen, die sich innerhalb des mütterlichen Körpers entwickeln, also bei der sog. direkten oder zusammengedrängten Entwicklungsweise, während bei Tieren, die schon in sehr frühen Stadien oder sogar schon vom Ei an frei werden und ihre Lebenstätigkeiten ausüben müssen, die Funktion so früh wie möglich eintreten wird. Allerdings ist dieselbe dann meist weder qualitativ noch quantitativ der beim Erwachsenen gleich, wie denn im Jugendstadium auch meist sich besondere Formausprägungen geltend machen, die vom Erwachsenen verschieden, wieder rückgängig gemacht werden. In diesem Fall ist noch eine weitere Phase der Entwicklung, das Larvenleben, zu unterscheiden. Dies wird immer dann eintreten, wenn die Jugendstadien unter anderen äusseren Bedingungen leben wie die Erwachsenen. Diese äusseren Verhältnisse zeigen sehr mannigfache Abstufungen der Verschiedenheit, so z. B. bei Larven und Imagines der Insekten oder bei den Amphibien; bei vielen Meerestieren z. B. Echinodermen bestehen die Verschiedenheiten darin, dass die Jugendstadien eine schwebende, planktonische Lebensweise führen, die Erwachsenen dagegen am Grund sitzen oder kriechen. Die Jugendzustände bilden dabei verschiedene Vorrichtungen für diese schwebende Lebensweise aus, die nachher wieder eingehen. Bei der Betrachtung etwaiger gestaltender Wirkungen der äusseren Bedingungen sind solche larvalen, adaptiven Formverhältnisse von denen der eigentlichen Organisation begrifflich zu unterscheiden; dies ist z. B. bei der Verwertung der Herbst'schen Befunde über die Einwirkung äusserer Bedingungen an Seeigellarven wohl zu berücksichtigen. Auch ist, was Larven und Larvencharakter genannt wird, in verschiedenen Tiergruppen nicht immer dasselbe und bei der Deutung von Experimenten auseinander zu halten.

An Tieren mit sog. direkter Entwicklung ist im allgemeinen weniger Gelegenheit zum experimentellen Eingriff geboten. Wenn sie sich innerhalb einer festen Hülle entwickeln, so kann wenigstens noch Veränderung der äusseren Faktoren, wie der Temperatur, einwirken, z. B. bei Vogeleiern; der Eingriff am Objekt selbst ist dagegen wesentlich erschwert. Nahezu oder ganz unmöglich wird

derselbe, wenn die Entwicklung vollständig innerhalb des mütterlichen Körpers vor sich geht, wie bei Säugetieren. Immerhin sind auch bei deren schon geborenen Jungen nicht alle Organsysteme voll entwickelt: ein wichtiges System, die Geschlechtsorgane und was mit ihnen zusammenhängt, sind noch weit zurück und hier ist in der Tat noch Gelegenheit zu sehr wichtigen Eingriffen gewesen (s. p. 136).

Im ganzen wird sich aber die experimentelle Embryologie an solche Objekte halten, die in jeder Phase einen Eingriff gestatten, also an die mit freier, meist larvaler Entwicklung, wie sie in allen Tiergruppen in einzelnen Vertretern vorkommen. Einige dieser Objekte werden aber ganz besonders bevorzugt, sind sozusagen zu Versuchskaninchen der Entwicklungsphysiologie geworden, nämlich das Froschei und Seeigelei. Es spielen hierbei zunächst rein äusserliche Gründe mit, nämlich dass Material von beiden in verschiedenen Spezies leicht und in grosser Menge erhalten werden kann, sowie dass die normale Entwicklung hier aufs beste bekannt ist. Ausserdem sind aber auch innere Gründe maßgebend, die den Entwicklungsgang bei diesen Formen dem Experiment und das Experiment der Deutung zugänglicher machen.

Das Froschei ist von ansehnlicher Grösse (bei *Rana fusca* von etwa 1,5 mm Durchmesser) und besitzt eine ziemlich reichliche Einlagerung von Dottermaterial in Form kleiner Plättchen besonders nach dem vegetativen Pol zu. Dadurch werden die Teilstücke der Furchung am animalen Pol merklich kleiner und zahlreicher als am vegetativen (vergl. Fig. 2—4); jedoch ist der Unterschied nicht so beträchtlich, dass es zur Bildung einer gesonderten kleinen und schwer angreifbaren Keimscheibe käme, sondern noch das ganze Ei tritt in Furchung ein. Eine sehr starke braune Pigmenteinlagerung kennzeichnet die animale Seite bis weit nach der vegetativen Seite hin; diese selbst bleibt rein weiss. Die Gastrulaeinstülpung findet an einer schon dadurch leicht kenntlichen Stelle (Fig. 5 *u*), am Übergang der animalen in die vegetative Hälfte, der sog. Randzone statt. Damit ist dann auch die Richtung für die Chorda gegeben und ferner die Lage für Rückenrinne und Hirnplatte. Dies schafft Verhältnisse, die bei und nach einem Eingriff gut zu übersehen sind. Auch der allmähliche Schluss des Nervenrohrs, der Zusammenhang mit dem Urmund ist in dieser Hinsicht für den Experimentator von Bedeutung, ebenso wie das ausgezeichnete Heilungsvermögen, das noch auf späteren Stadien ausgeschnittene Stücke besitzen.

Das Seeigelei (verschiedener Spezies) ist klein und verhältnismässig durchsichtig; es lässt daher vieles schon im Leben ohne Auf-

Fig. 2.

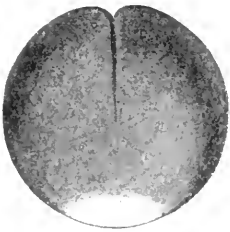


Fig. 3.

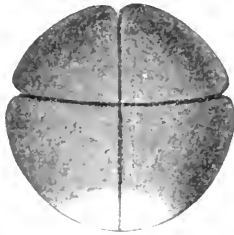


Fig. 4.

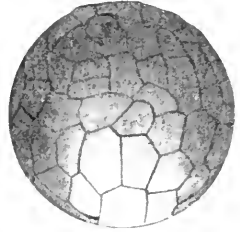


Fig. 2, 3, 4. Normale Furchung des Froscheis (*Rana fusca*). Nach O. Schultze.

Fig. 2. Einschneiden der ersten Fureche. Ei in der Ansicht von vorn.

Fig. 3. Ei in normaler Achteilung (dritte Fureche) Ansicht von vorn.

Fig. 4. Vorgeschrittene Teilung. Ansicht von hinten.

Fig. 5.

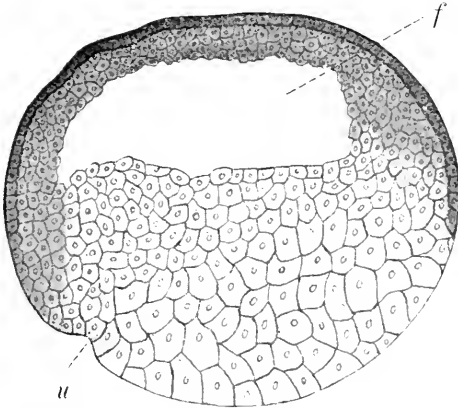


Fig. 6.

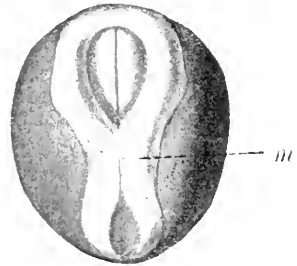


Fig. 5. Sagittalschnitt des Ei nach beendeter Furchung mit beginnender Urmundeinstülpung (*u*), Furchungshöhle (*f*) (nach O. Schultze).

Fig. 6. Rückenfläche eines normalen Froschembryos mit noch auseinanderstehenden Medullarwülsten (*m*) nach Roux.

Fig. 7.

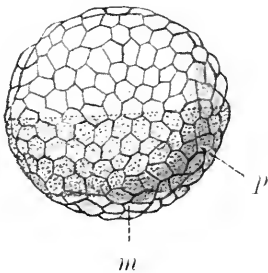


Fig. 8.

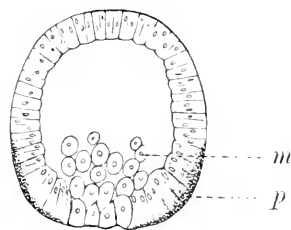


Fig. 7. Abgefurchtes Seeigelei (*Strongylocentrotus lividus*) nach Boveri. Die Polarität spricht sich im Pigmentring (*p*) aus.

Fig. 8. Schnitt durch ein späteres Stadium (nach Boveri). Bildung des primären Mesenchyms (*m*) aus den unpigmentierten Zellen des vegetativen Pols.

hellungs- und Färbungsmittel sehen und nach einem Experiment kontrollieren. An der Blastula mit weitem Hohlraum macht sich eine Einwanderung von Mesenchymzellen ins Innere bemerkbar, die bald eine charakteristische Anordnung einnehmen. Die primäre Urdarm-einstülpung ist zeitlich gesondert von dem folgenden Prozess der Abspaltung von Wassergefäßsystem und Leibeshöhle. Besonders bemerkenswert sind die Larvenanhänge, die durch Skeletstäbe aus kohlensaurem Kalk gestützt werden und bei den einzelnen Spezies eine charakteristische Form haben. Diese Kalkstäbe entwickeln sich sehr früh; es lassen sich also an ihnen leicht Einwirkungen erkennen, besonders nach Änderung der chemischen Zusammensetzung des Meerwassers; ausserdem geben sie durch Zahl und Anordnung einen Anhalt zur Beurteilung der Individualität bei Halb-, Viertel- und Doppelbildungen etc. Auch die Weiterentwicklung bietet durch die frühe Ausprägung des Wassergefäßsystems und dessen Dreiteilung gut zu übersiehende Verhältnisse.

Fig. 9.

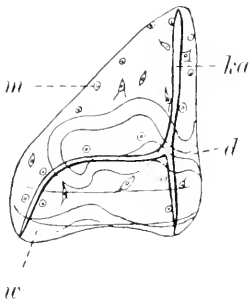


Fig. 10.

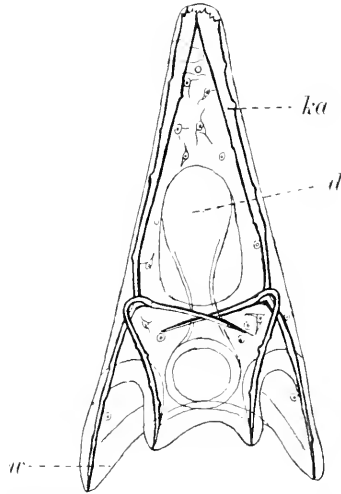


Fig. 9 u. 10. Normale Pluteuslarven von *Echinus microtuberculatus* nach Seeliger.

Fig. 9. Nach 2 Tagen Profilansicht.

Fig. 10. Nach 4 Tagen, Ansicht von vorn. *ka* = Kalkstäbe, *m* = Mesenchymzellen, *w* = Wimpernschür an den Armen, *d* = Darm.

So sind diese beiden Objekte zum Experiment besonders tauglich, und wenn auch natürlich nach und nach sehr zahlreiche und verschiedenartige Tiergruppen zur Verwendung kamen, so haben doch bei Aufstellung neuer Fragen Froschei und Seeigellei stets wieder zuerst erhalten müssen.

Darstellung der Experimente.

A. Spezifische und innere Faktoren der Entwicklung.

VI. Kapitel.

Die Experimente an Furchungsstadien.

A. Eier mit späterer und fakultativer Regulation.

Historisches. Isolierung und Verlagerung der Blastomeren. Experimente an Seeigeleiern bis zur animal-vegetativen Scheidung. Prinzipieller oder gradueller Unterschied? Experimente an Amphibieneiern. Gegensätzliche Resultate und deren Deutung. Wichtigkeit der plasmatischen Substanzen und ihrer Verteilung.

Die Begriffe der prospektiven Bedeutung und der prospektiven Potenz.

Den Experimenten an Furchungsstadien kommt, wie schon einleitend erörtert, eine besondere Bedeutung zu, insofern als sie mit prinzipiellen Fragen und Theorien der Entwicklungsgeschichte nahe verknüpft sind. Wenn während des Entwicklungsganges die im Ei vorhandene Erbmasse nach Qualitäten auf die verschiedenen Zellen verteilt wird, so wird ein Teilstück, ein Blastomer, wenn es isoliert wird, weil nur mit begrenzten Fähigkeiten ausgestattet, nur einen bestimmten Teil (¹/₂, ¹/₄ etc.) des Embryo liefern können. Wenn aber alle Zellen zunächst gleichwertig sind, und das Schicksal derselben nur durch die Lage bestimmt wird, so muss sich ein isoliertes Blastomer, weil es sich ja dann nicht in Beziehung zur Nachbarhälfte resp. zu Nachbarzellen entwickelt, sondern allseitig frei als Ganzes, zu einem ganzen, nur verkleinerten Embryo ausbilden. Ferner muss bei Richtigkeit dieser Ansicht die Lage der Teilstücke zu einander wesentlich verschoben werden können, ohne dass, wenn sie wirklich gleichwertig sind, eine Abnormität als Endresultat eintritt. Man hat also zweierlei Methoden um die Wertigkeit der Blastomeren zu prüfen; man kann sie 1) isolieren, entweder einzeln, im ¹/₂, ¹/₄ und mehrteiligen

Stadium oder in Gruppen (Isolierungsexperimente) oder 2) man kann ihre gegenseitige Lage ändern, ihren Verband lockern (Verlagerungsexperimente). Da die ersteren Versuche wegen der dem Organismus zukommenden Ergänzungsfähigkeit öfters sehr verschiedenartigen Deutungen ausgesetzt ist, so bildet die zweite eine notwendige Ergänzung dazu.

Solche Isolierungsexperimente können in einzelnen seltenen Fällen von der Natur selbst angestellt werden. Es ist bei Meduseneiern wiederholt bemerkt worden, dass während der Furchung sich Zellen soweit vom Verband der übrigen entfernten, bis eine völlige Continuitätstrennung eintrat, ohne dass allerdings das Endresultat dieser freiwilligen Trennung zur Beobachtung kam. Bei einer anderen Tiergruppe, den Ctenophoren, hat die Natur gelegentlich einem Forscher die Resultate solcher Isolationen unter die Augen gebracht, zu einer Zeit allerdings, wo die oben erwähnten Entwicklungstheorien noch nicht in dieser Schärfe formuliert waren. Chun fand im Plankton Keime der *Eucharis* von nur halber Normalgrösse und mit nur 4 anstatt 8 Rippenanlagen. Er war schon damals der Meinung, dass solche Keime nur der Hälfte des Blastomerenmaterials ihre Entstehung verdanken, und dass Brandung und Wellenschlag die Ursache solcher Blastomeren-trennung sein könnten. Er hat deren Einfluss künstlich nachzualmen versucht, indem er die gefurchten Eier schüttelte, und ist dadurch — von ganz gelegentlichen Eingriffen Haeckels bei Siphonophoreneiern abgesehen — der erste erfolgreiche Experimentator am tierischen Ei gewesen. Die von ihm angewandte Technik, die Schüttelmethode, ist dann auch bei vielen anderen marinen Tieren mit Erfolg geübt worden.

Versuche an Seeigeleiern.

Es sind besonders die Eier der Seeigel, die aus den früher ausführlich erörterten Gründen hier zum bevorzugten Objekt geworden sind. Driesch hat mit verschiedenen Methoden deren Blastomeren zur Isolation gebracht, durch Wärme, durch Schütteln im Reagensglas, am besten aber nach einem durch Herbst entdeckten Verfahren (s. p. 193) durch Übertragung in kalkfreies Seewasser. Nach dessen Einwirkung werden die isolierten Blastomeren wieder herausgefischt und in gewöhnlichem Seewasser zur Weiterzucht gebracht.

Die isolierten Blastomeren (von *Echinus microtuberculatus*) setzten darauf ihre Zellteilungen in reger Weise fort, lieferten aber zunächst Produkte, an denen die Unvollkommenheit des Ausgangsmaterials

($\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$) etc. Blastomer) noch deutlich zu erkennen war. In besonders ausgesprochenen Fällen war das Endresultat der Furchung eine halbe Blastula, also eine offene Halbkugel von Zellen; in anderen Fällen zeigte sich nur anfangs eine mehr oder minder deutliche Defektfurchung (Fig. 13). Stets aber wurde der Defekt wieder nachträglich ausgeglichen, indem sich die Zellen einander näherten und einen vollkommenen Schluss der Öffnung herstellten. Das Eintreten dieses

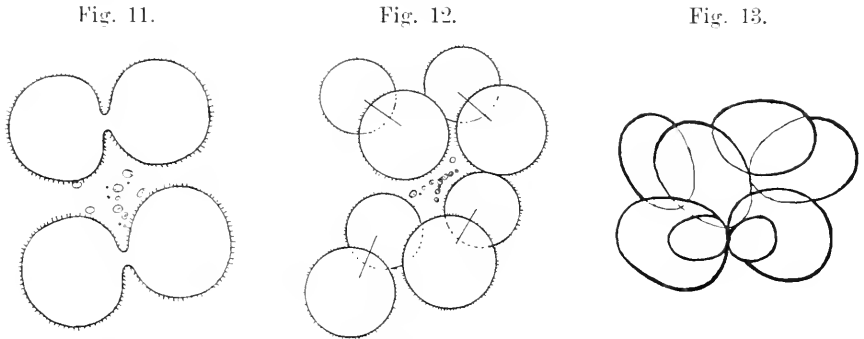


Fig. 11 u. 12. Auseinandergehen der Furchungszellen von *Echinus* in Ca freiem Medium (nach Herbst). Fig. 11 vierzelliges, Fig. 12 achtzelliges Stadium. Fig. 13. Defektfurchung des Seeigeleis (nach Driesch) aus $\frac{1}{2}$ Blastomer gezogen. 8 Zellen (halbes $\frac{1}{16}$ Stadium). Vgl. Fig. 22.

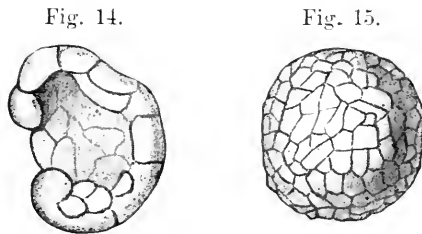


Fig. 14. Unvollkommene Blastula (aus Halbbildung), die sich aber zu schliessen beginnt (nach Driesch).
Fig. 15. Vollkommen geschlossene, nur verkleinerte Ganzblastula aus $\frac{1}{2}$ Blastomer.

Ausgleichs kann zeitlich sehr verschieden, früher oder später, erfolgen; manchmal sind die Zellen schon zu einer kompakten Gesamtform zusammengelitten, lange ehe die Furchung zu Ende ist. Diese Regulationsfähigkeit hängt, wie Driesch beobachtet hat, mit der Saison und Reifezeit zusammen, wo für jede Spezies ein entsprechendes Optimum wahrzunehmen ist, und ist ausserdem auch bei verschiedenen

1) $\frac{1}{2}$ Blastomer bedeutet eine der Blastomeren im Zweizellenstadium der Furchung, $\frac{1}{4}$ Blastomer eine der Blastomeren im Vierzellenstadium, $\frac{2}{8}$ Blastomer zwei zusammenhängende Blastomeren des achteiligen Stadiums u. s. w.

Spezies verschieden; so z. B. ist bei *Sphaerechinus granulosis* der Furchungszellhaufen, auch bei Halbprodukten, von vornherein kompakt und geschlossen. Allen Formen aber gemeinsam ist die mit resp. nach Zusammenschluss erfolgende reguläre Weiterbildung. Die verkleinerten Blastulae (Fig. 15) erhalten ihren Urdarm, und die aus $\frac{1}{2}$ und aus $\frac{1}{4}$ Material gezogenen gelangen auch noch zu einem ganz normalen, nur entsprechend verkleinerten Pluteusstadium.

Analoge Resultate ergeben sich bei resp. trotz willkürlich veränderten Ablauf der Furchung. Ein solcher kann nach E. B. Wilson z. B. durch vorübergehende Einwirkung von Äther auf die befruchteten Eier erfolgen. Die dabei entstehenden Furchungsbilder sind von den normalen ganz verschieden, brauchen nicht die reguläre Verteilung in zwei Kränze (wie Fig. 22) zu zeigen, sondern können eine ganz unregelmässige Zahl und Lagerung der Mikromeren aufweisen (Fig. 16), und doch entstehen aus diesen irregulären Zellhaufen bei nachheriger Übertragung in gewöhnliches Seewasser normale Larven.

Fig. 16.

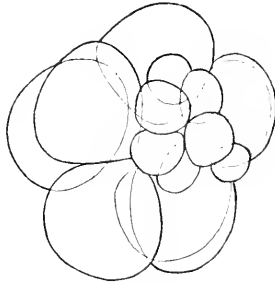


Fig. 16. Verlagerung der Furchungszellen durch Aetherinwirkung (nach E. B. Wilson).

Eine andere Methode, um die Furchungszellen schon von vornherein in eine atypische gegenseitige Lagerung zu bringen, hat Driesch angewandt, indem er die Furchung vom Ei ab unter Druckwirkung vor sich gehen liess. Dies kann einfach auf dem Objektträger unter dem Deckglas geschehen, das durch eine Borste am völligen Aufliegen verhindert wird; der Verdunstung muss durch Einschluss der Präparate in eine feuchte Kammer (der mit Wasserdampf gesättigte Raum einer Glasglocke) während der Entwicklung entgegengewirkt werden. Noch besser geschieht die Einwirkung des Druckes in dem Ziegler'schen Durchströmungskompressorium, das eine stete Zufuhr frischen Seewassers und Regulierung des Druckes erlaubt. Durch den Druck kann man alsdann bewirken, dass die

Zellen sich vermöge der Einstellungsrichtung ihrer Spindeln (s. p. 164) so teilen, dass sie nicht in mehrere Kränze, sondern von vornherein in eine Ebene zu liegen kommen. Das 8- und das 16-Zellenstadium repräsentiert dann eine Platte von Zellen, bei denen also »dasjenige, was unten hin gehört, seitlich liegt, sowie ferner das, was zusammen gehört, getrennt liegt«. Wenn man nun den Druck zeitig genug wieder aufhebt, nämlich noch im 16-Zellenstadium, so entwickeln sich aus diesen 16 von der Normalentwicklung so verschieden gelagerten Zellen dennoch normale Larven.

Fig. 17.

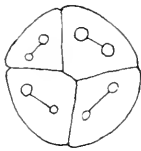


Fig. 18.

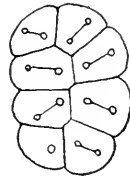


Fig. 17 u. 18. Änderung der Lage der Furchungszellen durch Pressung (nach Driesch) im 4- und 8-Zellen-Stadium; Zellen in einer Ebene.

Diese prägnanten Resultate hat man natürlich zur Entscheidung zwischen den eingangs erwähnten Entwicklungstheorien zu verwerten versucht. Daraus dass man »die Konstituenten des gefurchten Keims beliebig verlagern kann, ohne die Erzielung normaler Endprodukte zu stören«, wird geschlossen, dass keine Verteilung der Fähigkeiten auf verschiedene Zellen resp. deren Kerne stattfindet, sondern dass die Furchungszellen zunächst gleichwertig sind; ebenso weist darauf hin, dass eine Zelle von zweien oder vierten, unter die Bedingungen als Ganzes gebracht, auch fähig ist, ein Ganzes zu liefern. Zur Erklärung dieser Tatsachen muss die entgegengesetzte Ansicht, die von der ungleichen Kern- und Qualitätenteilung, besondere Hilfs-hypothesen von Reservefähigkeiten machen, die im Idioplasma enthalten sind und nur in besonderen Fällen zu Tage treten. Diese Anschauung legt besonderes Gewicht auf die zuerst noch erkennbare »Halbheit« der Produkte, sowie darauf, dass die Fähigkeit der Ganzbildung keine absolute ist.

Bis zu welcher Etappe der Teilung den einzelnen Furchungszellen noch die Möglichkeit der Ganzbildung innewohnt, kann ebenfalls experimentell geprüft werden durch sorgfältige Aufzucht von $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{8}$, $\frac{1}{16}$, $\frac{1}{32}$ Blastomeren, die auf eine möglichst schonende Methode isoliert wurden, wie es Driesch mit kalkfreiem Seewasser

gelang. Es ergab sich, dass kleinere Teilstücke wie $\frac{1}{4}$ Blastomere es nicht mehr zur Pluteuslarve bringen konnten; die $\frac{1}{8}$ Blastomere lieferten noch Gastrulae mit Darmgliederung und Andeutung von Skelet, die $\frac{1}{16}$ Blastomere noch in günstigen Fällen eine Gastrula, aber ohne Darmteilung, die $\frac{1}{32}$ Blastomere brachten es meist nur zur Blastula, und noch kleinere Teilstücke vollführen nach der Isolierung nur noch einige Zellteilungen aus, ehe sie eingehen.

Es fragt sich, ob diese Unterschiede der Entwicklungsfähigkeit nur quantitativ begründet sind, indem die Produktion einer ganzen Pluteuslarve nicht unter einer Minimalquantität von Plasma möglich wäre, oder ob wirkliche Unterschiede vom vierzelligen Stadium ab zwischen den Blastomeren (s. Fig. 21) eintreten, ohne dass man deswegen an eine qualitativ ungleiche Kernteilung zu denken brauchte. Die Normalentwicklung, sowie verschiedene weitere Experimente geben hierüber Aufschluss.

Das Seeigeelei (*Strongylocentrotus liooidus*) zeigt nach den neuesten Ermittlungen von Boveri von allem Anfang eine polare Struktur, die auch äusserlich sich in einem Pigmentring an der vegetativen Seite bemerkbar macht, der den Pol selbst freilässt (Fig. 19). Im Vierzellenstadium, das durch zwei meridionale, also den Axenverhältnissen entsprechende, Teilungen entsteht, sind alle vier Zellen noch gleichmässig mit Plasma- und Pigmentverteilung bedacht (Fig. 20); das Achtzellenstadium dagegen entsteht durch eine Quertfurche, so dass Pigment etc. fast ausschliesslich auf die vegetative Seite entfallen (Fig. 21). Die vier animalen Zellen teilen sich nun noch einmal meridional, so dass ein Kranz von acht Zellen entsteht, die vier vegetativen dagegen so, dass ein kleiner pigmentloser polarer Teil zu einer besonderen Zelle wird (Fig. 22). Diese vier Mikromeren kennzeichnen also im Gegensatz zur bisherigen Ansicht den vegetativen Pol. Sie vermehren sich weiter und bilden durch Einwanderung das Mesenchym (Fig. 24); die pigmentierten Zellen liefern den Urdarm und seine Derivate, die animale Hälfte den Ektoblast und seine Differenzierungen (Fig. 25).

Es ist danach verständlich, wie auch abgesehen von der Plasmamenge durch die Plasmapverteilung eine Verschiedenheit der $\frac{1}{8}$ -Blastomere, von der $\frac{1}{4}$ -Blastomere entsteht. So wenig wie an eine qualitativ verschiedene Kernteilung braucht dabei an eine dem Erwachsenen entsprechende Mikrostruktur des Eies gedacht zu werden; auch nicht daran, dass die Plasmasubstanzen in den beiden Ei- resp. Furchungshälften prinzipiell und absolut verschieden seien, sondern nur

Fig. 19.



Fig. 20.

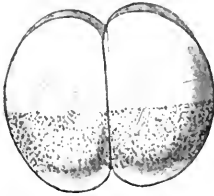


Fig. 21.

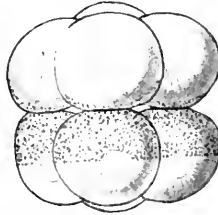


Fig. 22.

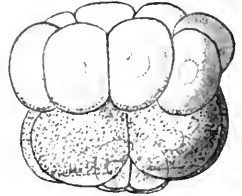


Fig. 23.

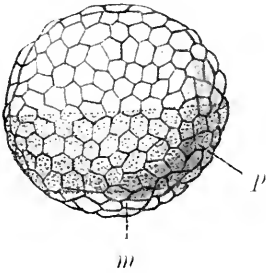


Fig. 24.

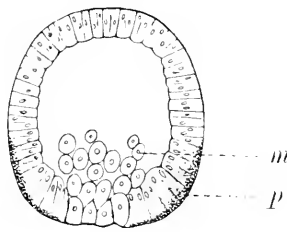


Fig. 25.

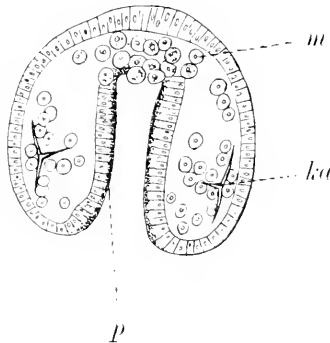


Fig. 19—25. Entwicklungsstadien des *Strongylocentrotus lividus* (nach Boveri), um die vom Ei herrührende Polarität zu zeigen, die sich in der Lage des Pigmentrings (*p*) ausspricht.

Fig. 19. Befruchtetes Ei.

Fig. 20. 4-Zellenstadium.

Fig. 21. 8-Zellenstadium (obere animale, untere vegetative Hälfte).

Fig. 22. 16-Zellenstadium mit den Mikromeren am vegetativen Pol.

Fig. 23. Junge Blastula (in der Zellgrösse spricht sich die Polarität nicht mehr aus, wohl aber im Pigmentring).

Fig. 24. Bildung des primären Mesenchyms *m*.

Fig. 25. Gastrula mit den Skeletanlagen *ka* und sekundärem Mesenchym.

daran, dass von der einen Protoplasma- oder Deutoplasmaart mehr in der einen, von der anderen mehr in der anderen Hälfte liegt. Dass es kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied ist, geht aus weiteren Isolierungsversuchen, die ebenfalls Driesch angestellt hat, hervor.

Man muss sich fragen, ob bei den $\frac{1}{8}$ -Blastomeren, die es, wie oben erwähnt, bis zur Gastrula mit Darmgliederung und Skelettandeutung bringen können, ein Unterschied hervortritt, je nachdem solche der animalen oder vegetativen Hälfte zur Aufzucht verwandt werden. Dies ist in der Tat der Fall. Bei den Produkten der vegetativen Hälfte herrscht eine viel grössere Sterblichkeit, die überlebenden aber gastrulieren fast sämtlich und zwar normal; die aus den animalen Blastomeren gezogenen Blastula sind zwar langlebiger, aber bringen es viel seltener zur Gastrula, bleiben auch öfters ohne

Fig. 26.

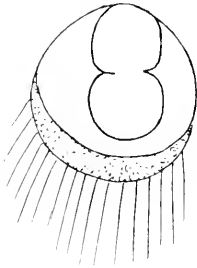


Fig. 26. Echinusgastrula. Aus einer animalen Zelle des Achterstadiums gezogen. Mit nur 2gliederigem Darm, ohne Mesenchym. Lange Wimpern am einen Pol (nach Driesch.)

Fig. 27.



Fig. 27. Gastrula aus Makromere des $\frac{1}{16}$ Stadiums gezogen mit Mesenchym und Dreistrablern.

Mesenchym; meistens verbleiben sie als Blastula mit klaren Zellen und langen Wimpern, ohne einen Urdarm auszubilden. Der Unterschied ist sonach zwar kein absoluter, in dem sowohl die animalen wie die vegetativen Achterblastomeren es bis zur Gastrula bringen können, ist aber doch merklich vorhanden, indem die einen eine viel grössere Neigung zur animalen Betätigung (Ausbildung langer Wimpern), die anderen zur vegetativen (Gastrulation etc.) zeigen.

Die Ermittlung dieser Verhältnisse hat nicht in der geschilderten Reihenfolge, zuerst Erforschung der Normalentwicklung, dann Experiment stattgefunden, sondern umgekehrt; es ist dies ein gutes Beispiel dafür, wie die experimentelle Entwicklungsgeschichte die Kenntnis der Normalentwicklung fördern kann. Es galt bis vor

kurzem als ausgemacht, dass die Mikromerenbildung, gerade weil sich hier zahlreichere kleinere Zellen zuerst zeigten, den animalen Pol kennzeichnete. Dies war von Selenka beschrieben und in alle Lehrbücher mit Abbildungen übergegangen. Da es ohne Widerspruch geblieben war, so musste auch noch Driesch dies annehmen und im Gegensatz zur obigen Darstellung beschreiben, dass die animalen Zellen besser gastrulieren, die vegetativen vorwiegend nur Langwimperblastulae bilden. So verwunderlich dies ihm schien, liess er sich doch bei der Zahl und Genauigkeit seiner Experimente in seinem Befund nicht irre machen und sprach die Ansicht aus, im Gegensatz zu Selenka's herrschender Angabe, dass der Mikromerenpol der wahre vegetative, d. h. darmbildende sei. Dies ist dann von Boveri in einer ausgezeichneten Untersuchung der Normalentwicklung bestätigt und weiter ausgeführt worden.

Driesch hat damals aus seinen Versuchen geschlossen, dass eine »gewisse Differenz des Eiplasmabaus in animal-vegetativer Richtung besteht, welche der Sonderentwicklung einzelner Elemente derselben Widerstände verschiedener Intensität entgegengesetzt. Boveri war geneigt eine durch die stoffliche Verteilung im Ei begründete (s. u. p. 69) prinzipielle Verschiedenheit der animalen und vegetativen Blastomeren anzunehmen; er hat hervorgehoben, dass Zoja aus animalen Blastomerenhaufen von *Strongylocentrotus* niemals Gastrulae erzielt habe, und Driesch aus einem einzelnen animalen Blastomer nur höchst selten. Driesch hat darum seine Versuche etwas abgeändert, indem er neuerdings ganze animale Gruppen, im Achter- und Sechszehnerstadium zur Entwicklung zu bringen suchte und damit ein günstigeres Resultat erzielte als mit einzelnen: von 21 Fällen verblieben 15 Langwimperblastulae, 6 aber gastrulierten und 5 davon brachten es noch bis zum Pluteus. Er schliesst also, dass der Unterschied zwischen animaler und vegetativer Hälfte kein prinzipieller sein könne, sondern dass das Stehenbleiben isolierter Einzelzellen auf früherem Stadium mehr auf allgemeinem Zellmangel als auf ihrer exklusiv animalen Natur beruht. Er erkennt den Einfluss der stofflichen Verschiedenheit im Plasma an, betont aber, dass diese unter normalen Umständen wohl »determinierend«, aber nicht absolut »fixierend« auf das Schicksal der Zellen wirke.

Auch wirkliche Verlagerung ganzer Zellen und Zellgruppen beweist einerseits eine grosse Vertauschungsfähigkeit, also eine grosse Gleichwertigkeit der Konstituenten, andererseits aber doch eine gewisse Einschränkung dieser Gleichmässigkeit in späteren Stadien. Frühere Experimente von Driesch ergaben, dass man z. B. im Achtzellenstadium, das normaler Weise in zwei Ebenen zu je vier Zellen gelagert ist (s. Fig. 21), durch Schütteln diesen Verband lockern und

das Furchungsbild wesentlich verändern kann; die auftretenden kleinen Zellen am vegetativen Pol zeigten dann eine abweichende Lagerung; das Endresultat war aber dennoch eine normale Larve.

In Rücksicht auf die Ergebnisse an *Strongylocentros* und die dort erscheinende Bedeutung der »stofflichen Sonderheit« hat Driesch diese Lockerungsversuche auf späteren Stadien bei *Echinus* erneuert. Wenn im entsprechenden Stadium die vegetativen Achterzellen auseinander gedrängt wurden und in dieser anormalen Lage verblieben, so ergaben sich Larven mit zwei Därmen und zwei Skeleten, also partielle Doppelbildungen, ähnlich wie bei Amphioxus und den Fischen (s. p. 50). Wenn der animale Teil sehr verzerrt wurde, der entgegengesetzte Mikromerenpol aber zusammenblieb, so entstand zwar zunächst eine sehr unregelmässige äussere Form, aber doch eine Einheitsbildung des Darms und aller Teile und schliesslich ein normaler Pluteus.

Es ergeben sich also bei den Echinodermen zwar keinerlei Anzeichen für eine qualitativ ungleiche Verteilung des Kernmaterials in den ersten Stadien der Entwicklung, aber doch Verschiedenheiten, die weiterhin zwischen den Blastomeren nach und nach eintreten; diese sind ohne eine solche Hypothese, lediglich aus der Verschiedenheit der vom Ei übernommenen stofflichen Verteilung abzuleiten. Ob das prinzipiell und für alle folgenden Phasen der Entwicklung giltig ist, wird noch bei Experimenten an späteren Stadien zu erörtern sein.

Versuche an Amphibieneiern.

Die Experimente an Amphibieneiern lassen sich, weil bei ihnen gewisse Verschiedenheiten in der Verteilung plasmatischer Substanzen eine augenfällige Rolle spielen, am besten hier anschliessen, obschon sie, wenigstens die von Roux am Froschei, zeitlich vorangegangen sind. Bei letzterem war auch Gegenstand der Fragestellung, ob durch die ersten Ebenen der Furchung bereits bestimmte Richtungen des Embryo festgelegt werden. Die erste Ebene kann, wie die Beobachtung des normalen zeigt, in den meisten Fällen mit der Medianebene des zukünftigen Tieres zusammenfallen, so dass die beiden ersten Blastomeren das Material für rechts und links darstellen, muss es aber nicht. Diese Frage steht in engem Zusammenhang mit der Frage von der Wertigkeit der Blastomeren, ist aber nicht mit ihr identisch, was zu manchen Missverständnissen Veranlassung gegeben hat; denn auch bei Annahme einer Qualitätsverteilung würden bei einem symmetrischen Bau rechte und linke

Körperhälfte, also im obigen Fall die beiden ersten Furchungskugeln noch mit gleichen Qualitäten ausgestattet sein, und eine qualitative Scheidung erst darnach eintreten, wenn vorn und hinten oder dorsal und ventral festgelegt würde.

Roux hat eine Alleinentwicklung eines Blastomeren beim Froschei dadurch herbeizuführen gesucht, dass er im zweizelligen Stadium eine der beiden Blastomeren mit einer heissen Nadel anstach, um sie durch diese Schädigung an der weiteren Entwicklung zu hindern. Da es möglich ist, dass durch die Hitze hierbei auch die andere Blastomere geschädigt wird, so wurde dieselbe Nadel, ohne sie wieder zu erwärmen, zur Kontrolle noch in mehrere andere Eier gebohrt. In der Tat zeigten sich dreierlei Möglichkeiten des Experimentverlaufs; einmal konnten beide Blastomeren so verletzt sein, dass die Entwicklung überhaupt unterblieb, ein anderes Mal, wie gewünscht,

Fig. 28.

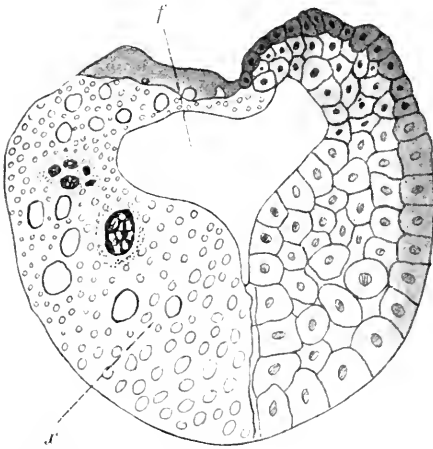


Fig. 29.

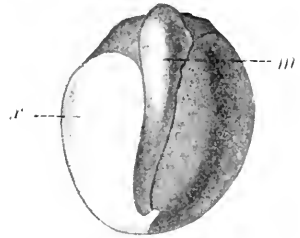


Fig. 28. Halbe Blastula am Frosch im Querschnitt, durch Anstechen einer Furchungskugel des zweiteiligen Stadiums erhalten (nach Roux). *f* = Furchungshöhle.

Fig. 29. Halbembryo auf gleiche Weise erzielt, in Rückenansicht. Vgl. Fig. 6.

m = Medullarwulst, *x* = geschädigte Hälfte.

nur eine, und in dritten Fällen konnte auch die angebohrte sich an der Entwicklung wie die normale beteiligen. Hier kommt nur der mittlere Fall in Betracht. Die allein gebliebene Blastomere entwickelte sich ungestört weiter und zwar so, wie wenn die andere noch intakt dabei läge, es kam zu einer halben Morula, einer halben Gastrula etc.; Bildungen, die stets einer medianen Hälfte entsprechen und schliesslich auch zu einem halben Embryo (s. Fig. 29), Hemiembryo lateralis. Solche Embryonen verbleiben aber, wie Roux

selbst weiter beobachtet hat, nicht in ihrer Halbheit, sondern ergänzen sich nach und nach aus verschiedenen Quellen, sowohl durch Verwendung der abgestorbenen Eihälfte wie durch Hinüberwachsen der entwickelten Partie zu einem ganzen Tier. Dabei wird nach der Roux'schen Auffassung gewissermaßen die fehlende Hälfte an die schon vorhandene nachträglich angesetzt, ein Prozess, den Roux Postgeneration benennt.

Ganz andere Deutungen nicht nur, sondern auch teilweise andere Resultate ergaben sich am gleichen Material für O. Hertwig. Er hat ebenfalls eine der beiden ersten Blastomeren abzutöten gesucht, sowohl mittelst der heissen Nadel als auch mittelst des galvanischen Stroms. Nach dem Experiment zeigten seine Eier eine freiwillige Drehung derart, dass die unverletzte Hälfte anstatt seitlich nach

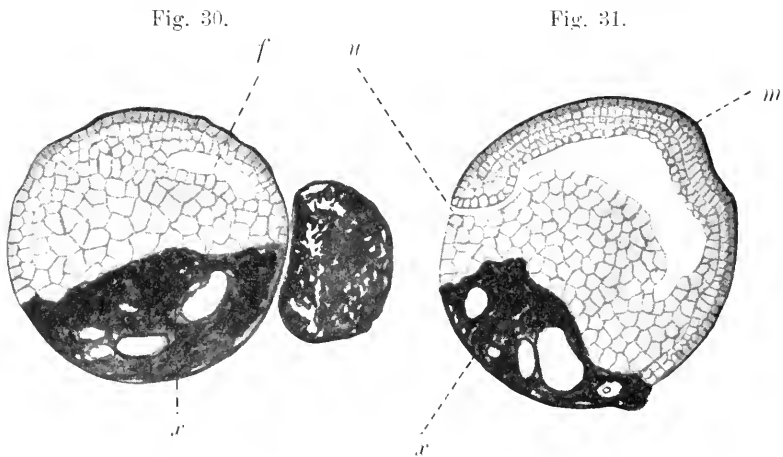


Fig. 30 u. 31. Verkleinerte Ganzbildungen, trotz Anstichs einer Furchungskugel (nach O. Hertwig). Das Ei hat sich so gedreht, dass die unverletzte Furchungshälfte nach oben gelagert ist

Fig. 30. Auf dem Blastulastadium.

Fig. 31. Gastrulastadium (Sagittalschnitt).

f = Furchungshöhle. *x* = geschädigte Hälfte. *u* = Urmund.

oben zu liegen kam. O. Hertwig beobachtete niemals Halbbildungen, sondern erhielt als Endresultat stets Embryonen, die zwar mitunter untergeordnete Defekte aufwiesen, aber doch nur als Ganzembryonen aufgefasst werden konnten. Die Prozesse, die diese Ganzbildung bewirken, sind in seinen Augen kein nachträgliches Ansetzen der fehlenden Körperhälfte, sondern von vornherein die der normalen Ontogenese unter bedeutenden Materialumlagerungen und Regulationen.

Da bei der Beurteilung dieser Vorgänge die Zeitfolge eine grosse Rolle spielt, der Entwicklungsgang in der unberührten und die Ergänzungen in der geschädigten Hälfte aber nur auf Schnittserien studiert werden können, so ist es klar, dass hier der Interpretation ein grosser Spielraum geöffnet ist, und dass das, was als «Postgeneration», und das, was als «direkte Entwicklung mit Umlagerung» anzusehen ist, sehr verschieden beurteilt werden kann. Damit sind aber die Verschiedenheiten der Resultate selbst nicht aufgeklärt; denn einerseits ist die Möglichkeit der Ganzbildung, wie man auch immer den Prozess dabei benennen mag, erwiesen; andererseits aber ist auch die Möglichkeit des Eintretens einer Halb- bildung unzweifelhaft, und letztere ausser von Roux noch von Barfurth, Walter und Endres beobachtet worden. O. Hertwig hat darum die Ansicht ausgesprochen, dass bei Roux u. A. der Halbbembryo deshalb zu Stande gekommen sei, weil auch die geschädigte Hälfte noch vorhanden ist, und darum die überlebende wie im Verband des Ganzen sich entwickelt. Wenn es gelänge, diese Halbheit aufzuheben, so müsste von vornherein eine Ganzbildung eintreten. Beim Froschei ist aus mechanischen Gründen eine wirklich völlige Isolierung der beiden Blastomeren nicht möglich, da sie auseinander gebracht beide kollabieren. Auch O. Hertwig musste darum die «getötete» Hälfte am Ei belassen und es fragt sich daher aufs neue, warum bei seinen Versuchen die Halbheit aufgehoben war. Die Drehung, die er an seinen Eiern nach Eintritt des Versuchs beschreibt, sowie weitere Experimente von anderer Seite geben hierzu einige Aufklärung.

O. Schultze hat Froscheier zwischen horizontalen Glasplatten gepresst und nach der ersten Furchungsteilung umgedreht. Es machte sich dann in beiden Furchungszellen das Bestreben geltend, die Teilchen wieder in die normale, der Schwerkraft entsprechende Lage zu bringen, also die pigmentierten Teile wieder nach oben, die Dottermenge mehr nach unten. Nach kurzer Zeit waren so, ähnlich wie bei den Versuchen von Wetzel, s. u. (Fig. 32) die beiden Furchungszellen in ihrem Verband etwas auseinander gerückt, was sich durch Scheidung der pigmentierten Partie in zwei Teile ausspricht, zwischen die sich ein weisser Streifen Dottermasse trennend hineinschiebt. Aus diesen Eiern gingen dann Doppelblastulae und Gastrulae und sodann Zwillingsembryonen von halber Grösse hervor (Fig. 33). In dieser komplizierten und sinnreichen Versuchsanordnung ist schliesslich nur eine Methode zur möglichst besten Isolierung der

Blastomeren zu sehen, wie sie auf andere Weise beim dotterreichen Frosehei nicht zustande zu bringen ist. Der eine Teil bildet für den anderen gewissermaßen den heilenden Schluss einer nicht durchgreifend gemachten Wunde; es besteht zwischen den beiden Teilen nur mehr eine äusserliche Verbindung, so wie bei den Experimenten von Born mit künstlich aufeinander gesetzten Stücken, die sich innerlich unabhängig von einander weiter entwickeln (s. p. 95). Ebenso sind hier die Teilehen innerlich von einander getrennt, indem, wie Wetzell näher beobachtet hat, eine Umordnung aus dem ursprünglich halbseitigen Lageverhältnis in ein doppelseitiges eintritt (Fig. 32), und also nicht mehr gleichartige Protoplasmapierten in beiden Blastomeren neben einander

Fig. 32.

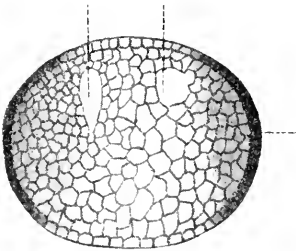


Fig. 33.

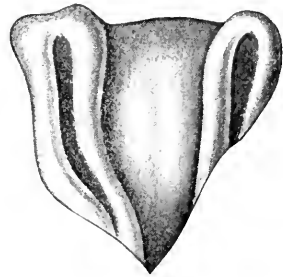


Fig. 32. Doppelblastula des Frosches. Schnitt durch ein komprimiertes und nach Beginn der ersten Furchung gedrehtes Ei (nach Wetzell).

Fig. 33. Doppelbildung (nach O. Schultze) mit offenen Medullarwülsten.

liegen. Bei den Roux'schen Versuchen mit Halbbembryonen ist also wahrscheinlich die ursprüngliche Lagerung der Plasmateilchen im Ei der beiden Blastomeren zu einander erhalten geblieben, während bei den O. Hertwig'schen mit Ganzbildung, wie die Drehung schon andeutet, eine Umordnung eingetreten ist, und sich dadurch das überlebende Blastomer als Ganzes von dem daneben liegenden zerstörten abgeschlossen hat. Ähnliches beweisen Experimente von Morgan, der nach Schädigung einer Blastomere eine Anzahl solcher Eier umgekehrt, die anderen zur Kontrolle in der Lage belassen hat. Die ersteren entwickelten sich dann zu einer ziemlich vollkommenen Ganzbildung wie bei O. Hertwig, die letzteren dagegen zu Halbbembryonen wie bei Roux; im letzteren Fall war die Anordnung der Plasmateilchen die gleiche geblieben, wie im ungestörten Ei, im ersteren Fall war durch die Schwerkraft eine Umordnung eingetreten,

so dass die gesunde Blastomere ihre innere Beziehung zu der geschädigten aufgegeben hatte.¹⁾

Es geht aus allen diesen Versuchen hervor, abgesehen von der Gleichwertigkeit der beiden Blastomeren, dass das Ei eine bestimmte polare Anordnung der plasmatischen Substanzen besitzt, und dass wenn Verschiedenheiten im Schicksal der Zellen eintreten, diese durch verschiedene Verteilung und Einstellung der plasmatischen Substanzen bewirkt werden.

Roux ist nun in seinen Experimenten über das Zweizellenstadium hinausgegangen, das doch schliesslich nur symmetrische, aber gleichwertige Hälften bietet, und hat auch nach der zweiten Furchung, also im Vierzellenstadium, Teilentwicklungen versucht, wo sich im Normalfall vordere und hintere Hälfte scheiden. Seine Ergebnisse hier sind nicht so präzise und zahlreich; einmal wurde nach Abtötung einer von 4 Blastomeren ein $\frac{1}{4}$ Embryo erhalten, in andern Fällen aus 2 Blastomeren von 4 ein Hemiembryo anterior; ein Hemiembryo posterior aus den beiden andern Blastomeren gelangte nicht zur Beobachtung. Roux schliesst immerhin aus seinen Befunden, dass eine qualitative Scheidung des Materials während der Furchung stattfindet und dass die Entwicklung von der zweiten Furchung an Mosaikarbeit ist.

Dementgegen sind auch hier Verlagerungsexperimente zu erwähnen, die O. Hertwig angestellt hat. Es wurden Froscheier zu Beginn der Furchung durch Druck von Glasplatten dorsoventral oder seitlich zusammengepresst und dadurch sehr verschiedenartige, von der normalen Scheidung abweichende Bilder bis zu späteren Stadien hervorgerufen. Wenn nun wirklich eine qualitative Scheidung des Materials stattfände, und die Erbmasse sich auf verschiedene Kerne verschieden verteilte, so müssten aus solchen Furchungsabnormitäten auch ganz absonderlich zusammengestückte Embryonen hervortreten. Dies ist aber durchaus nicht der Fall; vielmehr tritt, wenn die Pressung zeitig wieder aufgehoben wird, eine ganz normale Endbildung ein. Wenn also Verschiedenheiten in den Fähigkeiten

¹⁾ Durch eine sinnreiche Variierung des Schultze'schen Experiments hat neuerdings Moszkowski trotz der Drehung in Zwangslage nach der Zwei- resp. Vierteilung noch normale Einzellarven erzielt. Er liess die Entwicklung bei sehr erniedrigter Temperatur vor sich gehen; dadurch werden die Teilungen sehr verzögert, und es können sich in den Blastomeren die leichteren und schwereren Teile dem normalen entsprechend anordnen, ehe weitere Furchen eintreten. So wird alsdann ein normales Ganzes als Endprodukt erzielt (vergl. auch die Experimente über die Schwerkraft p. 169).

der einzelnen Zellen oder Zellcomplexe sich geltend machen, so können dieselben nicht durch eine qualitativ ungleiche Scheidung, spez. des Kernmaterials bedingt sein, sondern durch ungleiche Plasma-verteilung erklärt werden. Diese ist schon vom Ei ab vorhanden, und die einzelnen Zellen werden je nach dem Verlauf der Furchung verschiedenartig bedacht. Im Zusammenhalt des Ganzen, der ja bei den erwähnten Druckexperimenten erhalten bleibt, ist diese Ungleichheit der einzelnen Elemente ohne Bedeutung; es zeigt sich dies auch darin, dass die Normalentwicklung vielfach in Verlauf und Anordnung der Furchen variiren kann, wie besonders Kopsch durch photographische Festlegung verschiedener Stadien bewiesen hat; einzelne Zellen oder Zellkomplexe aber werden sich verschieden verhalten, je nachdem sie durch die Furchen verschiedenartig mit Plasmasubstanzen ausgestattet sind.

Eine Bestätigung dieser Anschauungen und Ergänzung in mancher Hinsicht bieten Experimente, die an *Tritoneiern* (*Triton taeniatus*) von verschiedenen Forschern angestellt worden sind. Hier ist im Gegensatz zum Froschei Isolirung von Blastomeren unter besonderen Cautelen möglich. Dieselbe ist Endres dadurch gelungen, dass er in der Richtung der ersten Furchungsebene eine feine Schlinge anbrachte, diese allmählich zusehnürte und dann die letzte Substanzbrücke, die beide Blastomeren verband, mit der heissen Nadel durchstach. Herlitzka hat die Durchschnürung ohne Schädigung dadurch bewirkt, dass er eine Schlinge aus desinfiziertem Frauenhaar an einem Apparat anbrachte, der eine allmähliche und gleichmässige Zuziehung erlaubte. Man kann sich nach dem über die Plasmaverteilung beim Froschei gesagten vorstellen, dass bei den Experimenten hier eine Umordnung der plasmatischen Substanzen während des Schnürens eintritt, derart, dass sich an der frei werdenden Fläche eine Art Rindenplasma ausbildet, während das freigelegte Plasma ins Innere tritt und so das Blastomer nach der inneren Anordnung ein isoliertes Ganze wird (vergl. auch die Maas'schen Versuche an Medusen). Die Produkte der Versuche von Herlitzka und Endres waren nicht immer gleich. Eine Weiterentwicklung trat zwar stets an beiden Teilprodukten ein, vielfach wurden auch beide Blastomeren zu normalen Embryonen, in andern Fällen aber nur der eine, während die andere Hälfte wenig über die Gastrulation hinaus kam.

Diese Unterschiede hat Spemann durch weitere besonders sorgfältig angestellte Experimente aufzuklären gesucht. Er hat nicht nur in frühen Stadien, sondern auch noch bei der Blastula

Gastrula etc. Durchschnürungen vorgenommen. Dazu ist es nötig, die Schlinge bereits bei der ersten Furche sanft anzulegen, um sie erst im späteren gewünschten Stadium zuzuziehen und eine vollkommene Sonderung herbeizuführen. Auf diese Weise gewinnt die Ligatur eine neue Bedeutung, sie wird zu einer Marke, die die erste Furche so festlegt, dass sie noch am Nervenrohrstadium und Embryo in ihrem Verhältnis zu den Achsen kontrolliert werden kann. Es hat sich in der Mehrzahl der Fälle gezeigt, dass beim

Fig. 34.

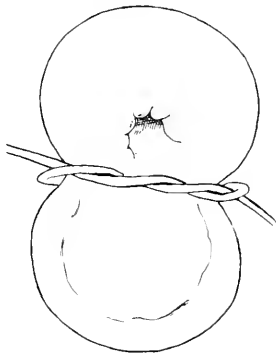


Fig. 34. Ei von *Triton* unter mittelstarker frontaler Schnürung (nach Spemann).
An der dorsalen Hälfte UrmundEinstülpung, an der ventralen Abgrenzung
des Dotterteldes.

Triton die erste Furche nicht gleichwertige symmetrische Hälften scheidet, sondern vorn und hinten trennt, indem die Längsaxe des Embryo quer zur Ligatur fiel; in anderen Fällen allerdings lag auch hier, wie beim Frosch, die erste Furche in der Symmetrieebene des Embryo. Aus diesen Variationen der Normalentwicklung würden sich die Unterschiede in den experimentellen Ergebnissen sehr einfach erklären. Wenn der Ausgangspunkt des Versuchs wie im letzten Fall gelagert war, also die Furchungszellen symmetrisch, gleichwertig waren, so konnten aus beiden kleine Ganzembryonen erzielt werden; wenn aber wie in den meisten Fällen der Normalentwicklung die erste Furche eine ungleiche Scheidung vornimmt, so konnte nur ein Teilstück zur Ganzbildung kommen; das andere entwickelte sich zwar auch weiter, gelangte aber, analog den Versuchen an Seeigeln mit ungleichen Blastomeren, nicht bis zur gleichen Phase. Nach den neuesten sehr eingehenden Ermittlungen Spemanns entspricht diese erste resp. zweite Furche, durch welche wirklich ungleichwertiges

Material gesondert wird, nicht der Scheidung in vorn und hinten, sondern in Rücken und Bauchhälfte. Das Resultat ist aber das entsprechende, nämlich dass nur eine Hälfte einen verkleinerten Ganzembryo hervorbringt, die andere dagegen eine Bildung mit merklichen Defekten. Spemann schliesst darauf neuerdings auf eine verschiedene Fähigkeit der beiden Blastomeren. Rich. Hertwig dagegen hält trotzdem beide Blastomeren für gleich potent und glaubt, dass nur in der einen Hemmungen eintreten durch die Verhältnisse des Nahrungsdotters, der in der unteren Hälfte sich im Vergleich zum üblichen Zellmaterial reichlicher aufstaut.

Fig. 35.

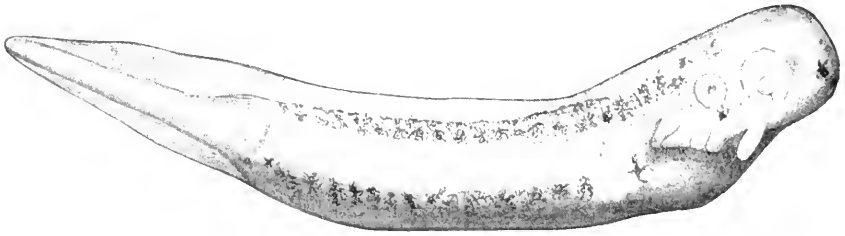


Fig. 36.



Fig. 35 u. 36. Halbembryonen von *Triton* nach Spemann aus „verschiedenwertigen“ Furchungskugeln erhalten.

Fig. 35. Embryo von etwa halber Grösse und normalen Proportionen, entstanden aus der dorsalen Keimbälfte.

Fig. 36. In mehrfacher Beziehung defekter Embryo, entstanden aus der ventralen Keimbälfte.

Es kommt also für das Schicksal der einzelnen Blastomere, sowohl in der Normalentwicklung, als nach Isolation, wesentlich in Betracht, in welcher Weise durch die Furchen das protoplasmatische Material verteilt wird. Diese Verteilung ist morphologisch nicht immer genau festgelegt und kann ohne das Endergebnis zu stören sowohl in der normalen Entwicklung erheblich variieren, als auch durch Experiment (Druck s. o., Schwerkraft s. p. 167) erheblich abgeändert

werden. Schon daraus geht hervor, dass es sich nicht um prinzipielle qualitative Unterschiede zwischen den Furchungszellen handeln kann. Wie man sich die quantitativ verschiedene Verteilung verschiedener Substanzen im Ei und in den Blastomeren vorzustellen hat, das bildet den Gegenstand vielfacher Diskussion und weiterer Experimente, die noch an besonderer Stelle zu besprechen sind.

Als ganz allgemeines Ergebnis sämtlicher bisher erwähnter Experimente ist noch hervorzuheben, dass die Leistung, die die einzelne Furchungszelle unter besonderen Umständen ausführen kann, durchaus nicht gleich zu setzen ist der Leistung in der ungestörten Entwicklung, sondern letztere meist erheblich übertrifft. Man hat, nach Driesch, um einen kurzen und treffenden Ausdruck zu haben, das Schicksal einer Zelle in der Normalentwicklung als ihre *prospektive Bedeutung*, das alles aber, was unter besonderen Umständen (Isolierung etc.) aus ihr werden kann, als ihre *prospektive Potenz* bezeichnet. Auch diese ist, wie die letzterwähnten Experimente beweisen, Einengungen unterworfen, die in gewisser Proportion zum normalen Schicksal, zur *prospektiven Bedeutung* stehen. Diese Verhältnisse sind in den einzelnen Tiergruppen verschieden; daher sind vor ihrer Erörterung noch die Furchungsexperimente zu besprechen, die in zahlreichen andern Tiergruppen angestellt worden sind.

VII. Kapitel.

Die Experimente an Furchungsstadien. (Fortsetzung.)

B. Eier mit sofortiger und absoluter Regulation.

Experimente an Meduseneiern. Einstellung der Plasmasubstanzen. Experimente an Amphioxuseiern. Allmähliche Einschränkung der Wertigkeit der Furchungszelle. Experimente an Knochenfischeiern. Doppelbildungen bei meroblastischen Eiern.

Versuche an Meduseneiern.

Die Eier der Medusen bieten für Isolierungsversuche günstige Objekte, da sie schon im natürlichen Zustand eine gewisse Neigung zum Auseinandergehen der Blastomeren und danach wieder eine grosse Abrundungs- und Regulierfähigkeit zeigen. R. Zoja hat bei einer Reihe von Medusenarten, deren Eier dazu gross genug waren, Versuche der Durchtrennung mit einer scharfen lanzettförmigen Nadel gemacht. Dadurch ist natürlich eine bessere Möglichkeit zur willkürlichen Erzielung von Teilstücken bestimmter Kleinheit, ($\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{16}$) gegeben, als bei den Zufällen der Schüttelmethode. Aus grösseren Teilstücken wurden von Zoja durchaus normale Larven erzielt, die die Fähigkeit zum Ansetzen hatten. Die isolierten Blastomeren rundeten sich sofort ab, auch die Furchungsstadien zeigten keine Halbheit oder Defekte, sondern einen allseitigen Zusammenschluss der Zellen. Interessante Unterschiede ergaben sich in der Fähigkeit der Weiterentwicklung zwischen grösseren und kleineren Teilstücken bei verschiedenen Arten. Bei *Clytia flacidula* entstand aus $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{8}$ und noch $\frac{1}{16}$ Blastomer eine Planularlarve, die sich ansetzte und zur Hydroidbildung anschickte, bei *Laodice cruciata* gelangte noch $\frac{1}{16}$ Blastomer bis zum Larvenstadium, jedoch nicht zum Ansetzen, dagegen brachte es das $\frac{1}{4}$ Stadium noch bis zum Hydroiden. Bei *Mitrocoma annae* gelangte nur das $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{4}$ Stadium bis zur Larve; bei *Liriope mucronata*, einer Meduse, die keinen Hydroidpolypen ausbildet, sondern direkt wieder zur Meduse wird, gelangte das $\frac{1}{4}$ Blastomer nur zum zweiblättrigen Stadium, das $\frac{1}{2}$ Material bildete aber eine vollkommene, nur verkleinerte Meduse. Es besteht also hier wie bei Echinodermen, eine Abnahme in der Fähigkeit der Ganzbildung, je nach der Grösse des Blastomers. Dass diese Abnahme

bei verschiedenen Medusen-Arten verschieden und nicht an eine bestimmte Teilung gebunden ist, weist auch hier darauf hin, keinen prinzipiellen Unterschied anzunehmen, sondern plasmatische Verteilungen verantwortlich zu machen.

Darüber, wie über die Ursache der guten Regulierungsfähigkeit hat Maas Versuche bei einer andern Meduse, *Aequieta fluorescens*, angestellt, deren auffallend grosse Eier leichtes Manipulieren, besonders Verlagerungen gestatten. Die bei Echinodermen und Amphibien erwähnten Versuche einer Umordnung der Furchungsteilungen in Folge von Pressung der Eier sind in ihrer Deutung nicht ganz einwandfrei. Man könnte vom Standpunkt der qualitativ ungleichen Kernteilung sich vorstellen, dass hier ebenfalls die Qualitäten zerlegt werden, nur in einer anderen Folge und nach einem anderen Schema wie in der Normalentwicklung, aber dennoch mit ähnlichem Resultat. Das ist wohl eine künstliche Hilfsannahme, die aber doch nicht ganz abzuweisen ist: die Furchung geschieht ja hier von vornherein unter Druck; von einer wirklichen Verlagerung einer beliebige Vertauschung der Furchungskugeln kann nur dann die Rede sein, wenn bereits gebildetes Blastomerenmaterial auseinander geschüttelt wird, und solche Versuche haben ja auch bei Echinodermen keine einheitliche Ergebnisse geliefert (s. p. 32). Bei den Furchungsstadien von *Aequieta* ist eine totale Verlagerung leicht zu bewerkstelligen, indem man die Eier mehrmals in eine weite Pipette herein saugt und mit einiger Kraft unter Wasser wieder herausspült. Es lassen sich alsdann alle möglichen Abweichungen von der normalen Lage hervorbringen, im extremen Fall sogar eine Kette hintereinanderliegender Zellen, wie bei einer Fadentalge (Fig. 37). Die Zellteilung schreitet aber ruhig weiter vorwärts, und indem sich kleinere Teilstücke um die grösseren herumlegen, tritt allmählich Absonderung und Zusammenschluss ein¹⁾. Wenn die einzelnen Kerne hier besondere Qualitäten enthielten, müsste aus derartig wirklich durcheinandergeschütteltem Material gar nichts oder eine Monstrebildung hervorgehen; statt dessen werden aber Medusen mit Gallerte, Schirmrand und Tentakeln erzielt (Fig. 38), die kaum irgendwelche Unregelmässigkeit erkennen lassen.

¹⁾ Dem von Driesch und Fischel gemachten Einwand gegenüber, dass möglicherweise da die Zellen in eine der natürlichen Lagerung ähnliche Position zurückkehren, möchte ich bemerken, dass die Experimente so zahlreich und die Verlagerungen und nachfolgenden Teilungen so verschiedenartig sind, dass es nach aller Wahrscheinlichkeitsrechnung fast ausgeschlossen ist, dass auch nur in einigen Fällen eine Normallagerung wieder hergestellt wurde.

Fig. 37.

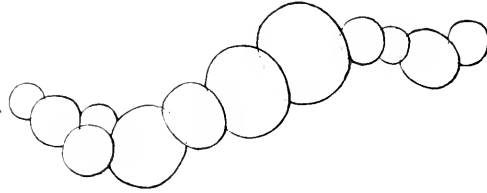


Fig. 38.

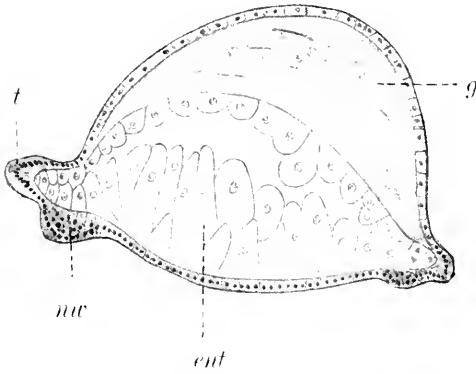


Fig. 37. Verlagerung der Blastomeren der Meduse *Aegineta* zu einer einzigen Zellreihe (nach Maas)

Fig. 38. Schnitt durch die daraus gezüchtete normale Meduse (nach Maas).

Fig. 39 u. 40.

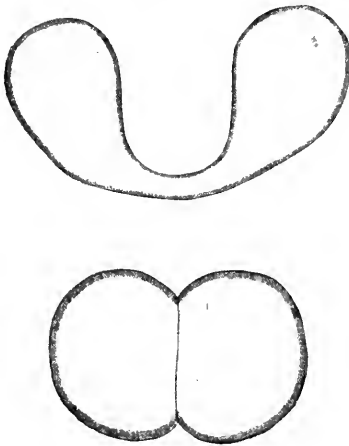


Fig. 41.

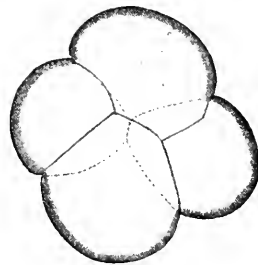


Fig. 39, 40, 41. Furchungsstadien der Meduse *Aegineta*, um die verschiedene Einstellung des Exoplasmas, je nach freier Fläche und Berührungsfläche zu zeigen. (Nach Maas.)

Bei diesen Umlagerungen machen sich an den einzelnen Blastomeren auch Veränderungen in der Verteilung der plasmatischen Substanzen geltend. Jedes Blastomer zeigt wie das Ei an seiner freien Aussenfläche eine dicke Schicht von Rinden- oder Exoplasma, im Innern dagegen ein Endoplasma von anderem chemischem und optischem Verhalten, das nur von einem feinen Exoplasmanetz durchzogen wird (Fig. 40); ebenso ist auch die Beschaffenheit der einem anderen Blastomer zugekehrten Fläche. Wenn nun diese Flächenberührung durch Verlagerung aufgehoben wird, so bekleidet sich die dadurch entstehende freie Fläche sehr schnell mit einer ansehnlichen Schicht von Rindenplasma; umgekehrt zieht sich dies, wenn wieder nachträglich ein Kontakt zweier Zellen eintritt, von der Grenzfläche zurück, und das Endoplasma dringt wieder vor. Auch in der normalen Entwicklung, wo die Zellen während ihrer Teilungen oft weit von einander geraten, können solche Plasmaverschiebungen im Leben wie an fixiertem Material beobachtet werden (Fig. 40, 41 u. 42). Ähnliche Vorgänge hat man sich jedenfalls auch beim Tritonei vorzustellen, wenn infolge der Durchschürung eine freie Fläche geschaffen wird, nur dass da die Verteilungsänderung nicht so prompt eintritt; beim Froschei tritt sie noch schwerer und nur unter besonderer Nachhilfe ein, in anderen Fällen gar nicht. (s. p. 59).

Dieser schnellen Plasmaregulierung ist jedenfalls hier die Abrundung der verlagerten Furchungsstadien zu danken; ebenso ist sie bei Isolierungsversuchen wirksam. Maas hat seine Isolierungen derart angestellt, dass er auf dem 4teiligen Stadium die Blastomeren zu je 2 und 2, auf dem 8teiligen zu je 4 und 4 mit der geschliffenen Nadel von einander trennte. Im ersteren Fall resultierten stets Ganzbildungen, im zweiten Fall hing dies davon ab, ob die beiden Teilhälften von je 4 Blastomeren gleich gross waren. In der Normalentwicklung variiert dies; es kann die dritte Furche entweder das eine oder das andere Bild liefern. Waren die 4 Blastomeren in beiden Kränzen gleich, so resultierten nach der Zerschneidung aus beiden Hälften Ganzbildungen in einem überraschend guten Prozentsatz der Aufzucht; waren aber 4 grosse und 4 kleine Blastomeren vorhanden, so waren die Zuchtprodukte aus beiden verschieden. Aus den kleineren gingen nur Zellplatten hervor, die nach einiger Zeit abstarben; aus den grösseren jedoch entstanden nach einer sehr unregelmässigen Weiterfurchung Larven; allerdings in einem viel ungünstigeren Prozentsatz der Zucht, wie oben.

Auch diese Unterschiede hängen jedenfalls mit Unterschieden in der Plasmaverteilung zusammen. Die kleineren Zellen, die zudem noch kugelig abgerundet sind, enthalten zu wenig Endoplasma im Verhältnis zu ihrer Oberfläche und zum Gesamtvolumen, um die Entodermbildung auszuführen; die grossen enthalten im Verhältnis etwas zu viel, daher wird die Teilung unregelmässig und es bleiben oft und lange im Inneren grosse deutoplasmahaltige Stücke zurück; manche gehen zu Grunde, aber die Entwicklung ist immerhin möglich. Der Fall hier bietet Analogien zu dem Unterschied der Entwicklungsfähigkeit der $\frac{1}{8}$ Stücke bei Echinodermen, je nachdem diese aus der animalen oder vegetativen Hälfte stammen (s. p. 30). Hier können die Hälften nicht als animale und vegetative bezeichnet werden, und der Unterschied ist kein prinzipieller, sondern ein quantitativer, was vielleicht auch für die Verhältnisse bei Echinodermen einen Hinweis gibt.

Versuche an Amphioxuseiern.

Die Eier von *Amphioxus* zeigen ähmliche weitgehende Fähigkeiten der einzelnen Blastomeren; die Experimente haben aber ihre besondere Bedeutung dadurch, dass der normale Furchungsmodus hier nicht variiert, sondern ein ganz bestimmtes und genau bekanntes Bild liefert, sodass von vornherein schon in den ersten Stadien der Furchung gesagt werden kann, ob sich ein isoliertes Stück wie ein Ganzes verhält oder als ob es im Verband geblieben wäre. Die Normalfurchung wie der Experimentverlauf ist von E. B. Wilson beobachtet worden.

Fig. 42.

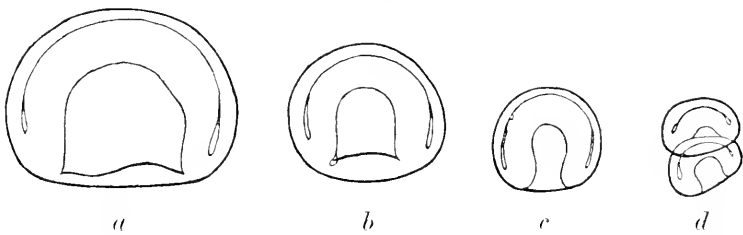


Fig. 42. Gastrulae am *Amphioxus*, aus dem ganzen Ei und aus der $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{8}$ Blastomere gezüchtet (nach Wilson).

Die isolierten $\frac{1}{2}$ Blastomere furchen sich sofort so weiter, wie es ein ganzes Ei tut und zeigen keine Andeutung einer Halbbildung. Sie entwickelten sich zu kleinen Larven, die, abgesehen von kleinen Unregelmässigkeiten am Schwanzende, vollkommen normal waren.

Die $\frac{1}{4}$ Blastomeren variieren etwas in ihrer Furchung, die Mehrzahl furcht sich ebenfalls noch wie ein Ganzes, andere aber zeigen Teilfurchung, um sich erst später abzuschliessen und zu regulieren. Sie gelangten dann noch über das Gastrulastadium hinaus, aber nur in einem Fall bis zur Larve. Wenn die beiden ersten Furchungszellen nicht völlig getrennt, sondern nur etwas verlagert werden, so entstehen Furchungsbilder am einzelnen Blastomer, die zwischen Ganzbildung und Teilfurchung in der Mitte stehen und schliesslich entwickeln sich Doppelbildungen, die teilweise zusammen hängen. Die Orientierung der Zwillinge hing von der Lage ab, die die auseinandergedrängten Blastomeren eingenommen hatten. Wir haben somit eine unvollkommene Isolierung, ähnlich wie bei den Amphibienversuchen von Wetzell und Schultze vor uns und ebenfalls einen Abschluss durch andere plasmatische Substanz. In solcher schneller und regulierender Abschliessung ist auch jedenfalls der Grund zu suchen, warum hier von vornherein die Furchung der isolierten Stücke wie ein verkleinertes Ganzbild darstellt.

Fig. 43.

Fig. 44.

Fig. 45.

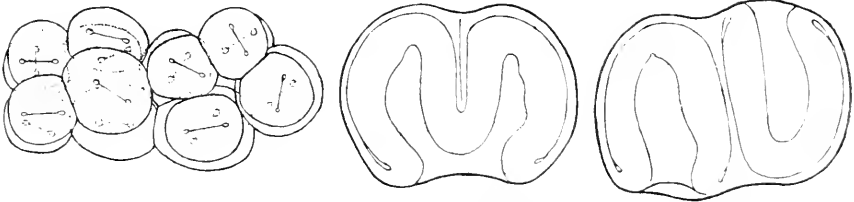


Fig. 43. Verlagerung der Blastomeren des *Amphioxus* (nach Wilson). In diesem 16er Stadium sind zwei Hälften, jede aus 8 Zellen im annähernden Bilde einer Ganzfurchung zu sehen.

Fig. 44 u. 45. Aus solchen Verlagerungen hervorgegangene Doppelgastrulae (nach Wilson).

Noch kleinere Teilstücke, $\frac{1}{8}$ Blastomeren, zeigten sehr verschiedene Furchungsbilder, aber immer der Teilfurchung zuneigend. Das Resultat variierte von einer Zellplatte bis zu einer Blastula, ein Gastrulastadium kam Wilson dabei nie zu Gesicht, soll jedoch von Driesch noch mitunter erzielt worden sein. Die $\frac{1}{16}$ Stücke bildeten meist nur gekrümmte Zellplatten, seltener mehr geschlossene Blastulae.

Es ist bemerkenswert, dass hier trotz so grossen Regulierungsvermögens eine so rasche Abnahme der Entwicklungsfähigkeit, besonders vom $\frac{1}{4}$ bis zum $\frac{1}{8}$ Blastomerenstadium eintritt. Dies kann verschieden gedeutet werden, je nachdem man der einen oder anderen

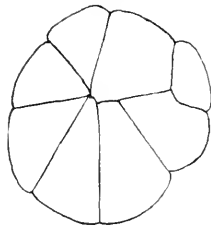
Entwicklungstheorie zuneigt. Der Unterschied, der während der Furchung hervortritt, könnte hier ein prinzipieller sein, nach Weismann's Anschauungen, indem die 2, resp. 4 ersten Blastomeren noch gleichwertig sind, dann aber eine Scheidung der Fähigkeiten (Idioplasmen), also Selbstdifferenzierung einträte. Wilson selbst hat sich dahin ausgesprochen, dass die Furchung in späteren Stadien den Charakter einer Mosaikarbeit annehme, also jedes Teilstückchen seine Bestimmung in sich trage. »In frühen Stadien mag die morphologische Bedeutung einer Zelle durch ihre Lage bestimmt sein, in späteren Stadien trifft dies weniger zu, und am Ende kann die Zelle mehr oder minder völlig unabhängig von ihrer Lage werden, indem ihre Substanz sich endgültig und dauernd geändert hat.« Schon aus diesen Worten geht hervor, dass auch Wilson dabei keine prinzipielle Scheidung der Kernqualitäten im Sinn von Weismann im Auge gehabt hat, sondern eine Determinierung der Zelle durch die Einwirkungen des Entwicklungsganges selbst auf die schon vom Ei an vorhandenen Eigenschaften. Er betont auch, dass die Abweichungen von der Normalfurchung, welche $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{16}$ Blastomeren bei der Einzelentwicklung zeigen, schrittweise zunehmen, fast proportional dem Alter (resp. der Kleinheit) der Ausgangsform. Es ist somit anzunehmen, dass auch die Unterschiede in der Entwicklungsfähigkeit keine prinzipiellen sind, sondern graduelle, die durch verschiedene Plasmaverteilung genügend erklärt werden können. Dass sich die $\frac{1}{8}$ Blastomeren in den Experimenten von Wilson und Driesch etwas verschieden verhalten, rührt vielleicht daher, dass sie von verschiedenen Teilhälften stammen, die in dieser Hinsicht, ähnlich wie bei Echinodermen und Medusen erläutert, verschieden bedacht worden sind. Auch hat Driesch an dem Achtzellenstadium von *Amphioxus* noch eine Verlagerung der Zellen in eine Ebene ausführen können, ohne dadurch die Bildung normaler Larven zu stören. Wilson hat auch zuerst darauf hingewiesen, dass die Teilung, nach welcher ein solcher Unterschied in der Entwicklungsfähigkeit der Blastomeren eintrete, bei verschiedenen Tiergruppen früher oder später stattfindet; schon dadurch also ist ein Hinweis gegeben, keinen plötzlichen prinzipiellen Unterschied anzunehmen.

Versuche an Eiern von Fischen.

Die Experimente, die an Eiern der Teleostier, spez. an *Fundulus heteroclitus*, von Morgan gemacht wurden, zeigen ebenfalls eine grosse Regulierungsfähigkeit und Ersatzmöglichkeit der Einzelzellen. Sie sind

darum besonders zu erwähnen, weil es sich um meroblastische Eier handelt, also solche, bei denen durch die grosse Menge des Dotterplasmas sich dieses vollständig von dem sich furchenden Keim scheidet, der wie eine Kappe darüber liegt. Die heisse Nadel schädigt hier, wohl wegen der Dünne der Plasmaschicht, beide Anfangsblastomeren; man kann aber hier auch durch blosses Anstechen und nachfolgenden Druck das Protoplasma zum Ausspritzen bringen und dadurch eine Blastomere isolieren. Deren Grenzfläche nach dem verschwundenen Blastomer zu rundet sich dann sofort ab, und die Furchungsteilungen gehen an dem Teilstück von vornherein vor sich an einem Ganzen; auch wird ein normaler, nur etwas kleinerer Embryo daraus geliefert. Die durch das Experiment übrig gebliebene Blastomere hat die Aufgabe, den ganzen Dotter zu unwachsen, was ihr auch gelingt; der entstehende Embryo ist dadurch auch bedeutend grösser wie $\frac{1}{2}$ normal.

Fig. 46.



Furchung eines *Fundulus* nach Abtötung einer Blastomere des 2-Zellenstadiums. Im 8-Zellenstadium begriffen nach sofortiger Abrundung (nach Morgan).

Dies beweist die Abhängigkeit der Grösse von der Gesamtmenge des Plasmas, nicht nur des gefurchten Materials. Gewöhnlich scheidet die erste Furche zwei gleich grosse Hälften; diese sind aber, wie Morgan durch Markierungsversuche gezeigt hat, durchaus nicht immer den beiden symmetrischen Hälften des Embryo entsprechend. Für das Resultat der Halbentwicklung ist diese verschiedene prospektive Bedeutung der Teilstücke in der Normalentwicklung ohne Einfluss, anders also wie bei Amphibien (s. p. 40) von Spemann angenommen wurde; auch kann, wenn die erste Furche ungleich grosse Blastomeren geliefert hat, das Experiment mit dem gleichen Endresultat gemacht, und aus der grösseren sowohl wie der kleineren ein ganzer normaler Embryo erzielt werden, ebenso nach Zerstörung von 3 der 4 ersten Blastomeren. Ferner können, auch wenn die Furchung weiter vorgeschritten ist, einzelne Teilstücke in der geschilderten Weise

durch Ausfliessen entfernt, also gewissermassen Stückchen des Mosaikbildes entfernt werden (vergl. hierzu das Bild der Furchung eines anderen Fisches, Fig. 47). Es tritt sehr bald ein Zusammenschluss der Zellen ein und der entstehende Embryo zeigt keinerlei Miss-

Fig. 47.

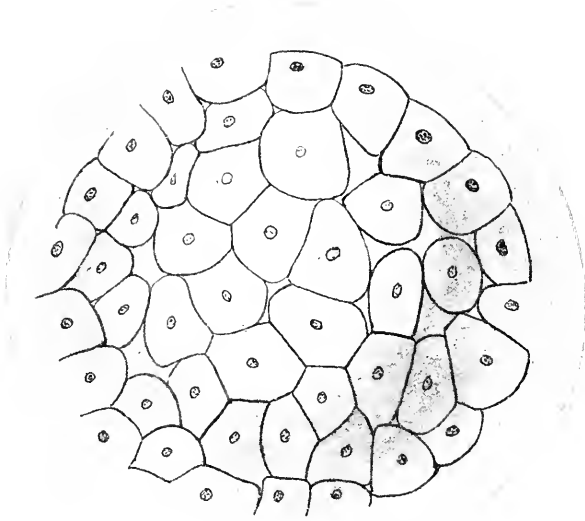


Fig. 47. Furchung von *Belone acus* (nach Kopsch).

bildung. Auch sonst können mit diesen Eiern in frühen wie späteren Stadien sehr beträchtliche Form- und Materialveränderungen vorgenommen werden, ohne den Ablauf der Entwicklung zu stören. Einiges daran, wie die Dotterentnahme am ungeteilten Ei wird noch in anderem Zusammenhang zu besprechen sein.

Es sind mehrfach Doppelbildungen an meroblastischen Eiern, sowohl in der Natur, als nach Experimenten beobachtet worden, bei Forelle, Eidechse, Vögel etc. Dieselben finden zum Teil ihre Erklärung wohl darin, dass sich das Material zweier Blastomeren, resp. Hälften gegeneinander verschoben und durch Plasmaveränderungen wie in den oben erwähnten Fällen experimenteller Erzeugung abgegrenzt hat. Dadurch ist dann eine unvollkommene Isolierung (s. p. 36) eingetreten, und jedes der isolierten Stücke versucht eine Ganzbildung.

Bei *Leuciscus* hat Bataillon gelegentlich von Versuchen über den osmotischen Druck (s. p. 172) solche Doppelbildungen und überhaupt monströse Mehrfachbildungen erhalten, wenn er die Eier in Salz- oder Zuckerlösung von bestimmter Konzentration brachte und dann zur Weiterentwicklung in gewöhnliches Wasser übertrug. Es hatte sich dabei offenbar auf frühem Stadium der Verband der Blastomeren gelockert, und nachher wurden die einzelnen Partien als verkleinerte Ganzbildungen entwickelt, jedoch zusammengehalten durch den gemeinsamen Dotter. Es geht dies auch daraus hervor, dass er bei einem holoblastischen Fischei, wo also die Furchung völlig die Kugeln trennt, bei *Petromyzon plaweri*, mittelst der gleichen Methode zwei völlig getrennte Embryonen erhielt. Solche »Blastotomie«, wie es Bataillon nennt, konnte auch mitunter freiwillig zu Stande kommen, und die Entwicklung der Zwillingslarven von der ersten Furche bis zum Ausschlüpfen verfolgt werden. Für die Frage von der Gleichartigkeit des Eibaus (s. p. 65) ist dies natürlich von besonderer Bedeutung.

Dass Mehrfachbildungen an solchen meroblastischen Eiern auch noch auf andere Weise und auf späteren Stadien zu Stande kommen, geht auch aus den Versuchen von Kopsch hervor (s. p. 94); immer aber ist das gleiche Prinzip zu konstatieren, dass ein Teil, aus seiner Lagebeziehung als Teil gebracht, sich vermöge seiner Fähigkeiten, entsprechend der neuen Situation, als ein Ganzes entwickelt.

VIII. Kapitel.

Die Experimente an Furchungsstadien. (Fortsetzung.)

C. Eier mit beschränkter und unbestimmter Regulation und Eier ohne Regulation.

Experimente an Ascidienciern. Verlagerung und Isolierung der Blastomeren bei Ctenophorenciern. Die Plasmaverteilung und deren Starrheit. Die determinierte Normalfurchung bei Anneliden und Mollusken. Experimente an Mollusken- und Annelidenciern.

Versuche an Ascidienciern.

Bei den Ascidien werden schon während der normalen Furchung ganz bestimmte Teile des Tieres festgelegt; die erste Furche entspricht der späteren Medianebene, die zweite, die 2 grössere von 2 kleineren Blastomeren trennt, scheidet vordere und hintere Körperhälfte. Da sich hier sehr frühzeitig eine charakteristische Larve mit Sinnesorganen, Schwanz und stützender Chorda ausbildet (Fig. 51), so lag es nahe, experimentell zu prüfen, ob diese Mosaik der Furchung auch einer Mosaikverteilung der Fähigkeiten entspreche, oder mit anderen Worten, ob die Zellen gleichwertig seien und ihr Anteil am Bau des Körpers durch ihre Lage bestimmt werde, oder ob sie ihr Schicksal, für alle Fälle bestimmt, in sich tragen. Die bereits früh von Chabry ausgeführten Experimente schienen der letzteren Ansicht im Sinne Weismanns Recht zu geben. Es gelang ihm durch Anstechen eine Blastomere von zweien abzutöten und daraus nach unvollkommener Furchung und Gastrulation defekte Larven zu erzielen, die er geradezu als Halbindividuen bezeichnet. Diese Halbblarven verbleiben innerhalb der Hülle, besitzen eine einreihige, aus wenigen Zellen zusammengesetzte Chorda, nur eine (von zwei symmetrischen) Cloakenöffnungen und eine von drei Haftpapillen; ferner fehlt von den Sinnesorganen bald der Otolith und bald das Auge (*oc*), was auf den Ausfall des hierzu bestimmten Blastomerenmaterials zurückgeführt wird.

Driesch und später Crampton haben ebenfalls Isolierungen angestellt, aber eine andere Auslegung gegeben. Schon die Furchung ist nach ihnen keine Half-furchung, sondern zeigt eine gewisse Regulierung. Von der eines ganzen Eies mit seinem regelmässigen Teilungsverlauf ist sie zwar sehr verschieden, aber doch tritt früh ein Zusammenschluss zu einem regellos soliden Typus ein. Die Gastrula ist danach ebenfalls

keine Halbbildung, sondern zeigt einen kreisrunden Blastoporus mit allmählichem Schluss. Die erste Chordaanlage ist, worauf Driesch besondere Aufmerksamkeit gelegt hat, mehrschichtig, wie in der normalen Larve; erst später wird ein nur einreihiger Zellstrang daraus, was aber auch in der Normalentwicklung der Fall ist, nur dass hier die Anzahl der ihn zusammensetzenden Zellen entsprechend geringer ist. Den kleinen Larven fehlen die Haftpapillen entweder

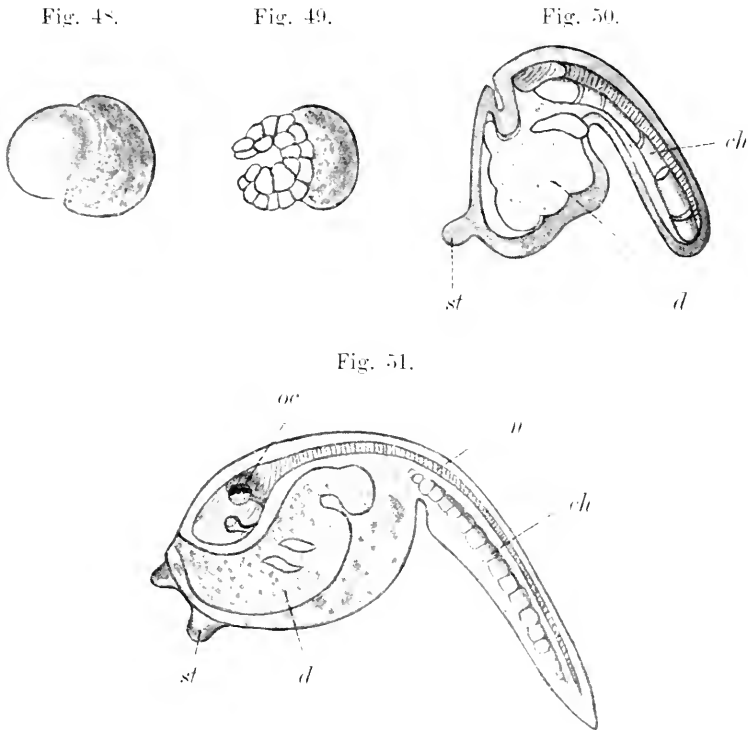


Fig. 48. Asciden-Furchung; Abtötung einer Blastomere des zweiteiligen Stadiums (nach Chabry).

Fig. 49. Daraus hervorgehende Gastrula, an der zerstörten Eihälfte ansitzend.

Fig. 50. Daraus gezüchtete defekte Ascidenlarve (nach Chabry). *ch* = Chorda, *d* = Darm, *st* = Stirnpapille, *n* = Nervenrohr.

Fig. 51. Normale Larve zum Vergleich damit.

ganz oder sind nur in Ein- oder Zweizahl vorhanden, der Otolith fehlt häufig ganz, der Augenfleck ist meistens ausgebildet, wenn auch nicht so vollkommen wie beim normalen. Driesch hat danach seine Larven, wie bei Echinodermen, als Ganzbildungen von halber Grösse gedeutet, denen nur gewisse Organe von minderer Bedeutung fehlen. Diese Defekte sind nicht durch das Ausbleiben bestimmt qualifizierter

Blastomeren im Sinn der qualitativ gleichen Kernteilung zu deuten; sie können auch hervorgerufen werden, wenn man das ungefurchte Ei durch Verunreinigung des Wassers oder grelle Belichtung schädigt und dann zur Weiterentwicklung bringt; sie beruhen demnach auf plasmatischer Grundlage.

Man wird aber die Eier der Ascidien bezüglich ihrer Fähigkeiten nicht ohne Weiteres mit denen der Echinodermen zusammenstellen dürfen. In den ersten Stadien gehen sie bezüglich ihrer Regulierung darüber hinaus und zeigen, wenn auch keine ganz normale, so doch keine Defektfurchung und Halbgastrulae, wie die Echinodermen; später bleiben sie umgekehrt in ihrem Ausgleichsvermögen weit hinter den Echinodermeneiern zurück und zeigen zahlreiche Defekte, während bei Echinodermen trotz Halfurchung etc. ein ganz normaler Pluteus mit seiner komplizierten Wimperschmür und all seinen Kalkstäben entsteht. Auch wenn die Defekte nicht durch die Mosaiktheorie erklärt werden dürfen, so sind sie als typisch wiederkehrend doch sicherlich nicht so bedeutungslos, dass man den Ascidienkeim in allen seinen Teilen als gleichwertig, *aquipotentiell* bezeichnen dürfte. Hier müssen jedenfalls noch weitere Experimente angestellt werden, sowohl an Ascidien selbst, wie an anderen Tiergruppen, die sich bezüglich der Furchung ähnlich verhalten.

Versuche an Ctenophoreneiern.

Bei den Ctenophoren nimmt die Normalfurchung ebenfalls einen sehr genau gerichteten Verlauf, indem von allem Anfang bestimmte Körperebenen und Quadranten festgelegt werden. Die ersten beiden Furchen schneiden das Ei meridional; die dadurch entstehenden 4 Blastomeren entsprechen den späteren 4 Quadranten des Körpers; die dritte Furche verläuft ebenfalls meridional, schneidet aber 4 etwas kleinere und höher gelagerte Blastomeren von den 4 grösseren ab. Diese 4 kleineren sind in einer Ebene einander paarweise genähert, in der anderen paarweise durch die grösseren entfernt, so dass hierdurch die doppelte oder 2strahlige Symmetrie des Ctenophorenkörpers bereits angedeutet ist.

Alle 8 Blastomeren unterscheiden sich mehr durch Lagerung als durch Volumen und können als Makromeren bezeichnet werden. Dann aber scheiden sich am Pol durch Querteilung 8 viel kleinere Mikromeren ab, die eine den Makromeren entsprechende Verteilung zeigen (Fig. 55). Die Zahl der Mikromeren wird dann sowohl durch

Selbstteilung wie durch weitere Abschnürung aus Makromeren vermehrt. Schon bei der Normalfurchung muss der geringe Zusammenschluss der Blastomeren, die grosse Formselbstständigkeit und Abrundung, die das einzelne Teilstück zeigt, auffallen.

Die Isolierungsversuche, die hier gelegentlich von Chittan an *Bolina* angestellt worden waren und zu Halbbildungen geführt hatten (s. p. 24), stehen in ihrem Resultat im Gegensatz zu den Ganzbildungen bei Echinodermen und anderen Objekten. Sie wurden deshalb an *Beroë orata* von Driesch und Morgan wiederholt, nicht mit der Schüttelmethode, sondern indem die Eier mittelst feiner Scheren samt der Hülle in günstigen Stadien zerschnitten wurden. Es zeigte sich dann während der Furchung eine ausgesprochene Halbheit, es entstanden nur vier Mikromeren, die auch bei weiterer Vermehrung eine Halbanordnung noch beibehielten; erst später trat eine allseitige Unwachsung der Makromeren ein, die ebenfalls noch länger ihre Halbanordnung zeigten. Das Resultat war eine Larve, die anstatt 8 Wimperplatten nur deren 4 besass, bei der jedoch der Magen nicht halb war, sondern ein geschlossenes Rohr bildete und anstatt der normalen 4 Entodermstücker deren 2 und einen kleinen unsymmetrischen zeigte.

Besonders sorgfältige Experimente sind durch Fischel angestellt worden; es gelang ihm durch Pinzette und Messer die Isolierung und sodann auch die Aufzucht isolierter Stücke innerhalb der unverletzten Eihülle; event. konnte sogar die Eihülle selbst an bestimmter Stelle als isolierende Falte zwischen die Teilstücke geschoben werden. Es wurden nicht nur auf dem 2-, sondern auf dem 4-, 8- und 16teiligen Stadium Isolierungen vorgenommen (Fig. 52) und zwar sowohl in gleich grosse wie in ungleiche Stücke, z. B. $\frac{3}{16}$, $\frac{2}{16}$, $\frac{1}{16}$ etc. Blastomeren. Es konnten so innerhalb einer Eihülle 2, 3 und 4 Lärvchen zur Entwicklung kommen; alle aber waren in bezug auf die Ausbildung der Wimperrippen nur Teilbildungen, und die Zahl der Rippen an allen Lärvchen zusammen betrug nie mehr wie 8, also die Normalzahl des einzelnen unverletzten Tieres. In einem Fall z. B. konnten ein Lärvchen mit vier, eines mit drei und eines mit einer Rippe (Fig. 54), im anderen Fall zwei mit drei Rippen, eine mit zwei, in wieder anderen Fällen zwei von je vier Rippen (Fig. 53), oder vier von je zwei Rippen innerhalb einer Eihülle zur Aufzucht kommen. Bei genauer Verfolgung des Einzelstückes ist zu konstatieren, dass $\frac{1}{2}$ Blastomer eine Larve mit vier, ein $\frac{1}{4}$ eine Larve mit zwei Rippen und $\frac{1}{8}$ eine Larve mit einer Rippe bildet. Einzelne $\frac{1}{16}$ Blastomeren konnten nicht gezüchtet werden, weder von der grossen noch von der kleinen Zellenhälfte; wenn

man aber auf diesem Stadium Teilungen so vornimmt, dass immer Makromeren und Mikromeren zusammen bleiben, so ergibt sich immer eine Larve mit entsprechender Rippenzahl je nach der Anzahl der verwendeten Makro- und Mikromeren. Dass die Larve kein halbes,

Fig. 52.

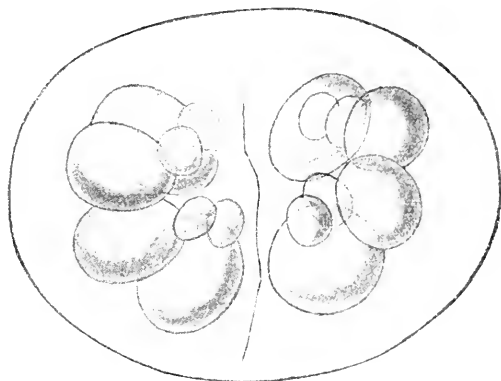


Fig. 53.

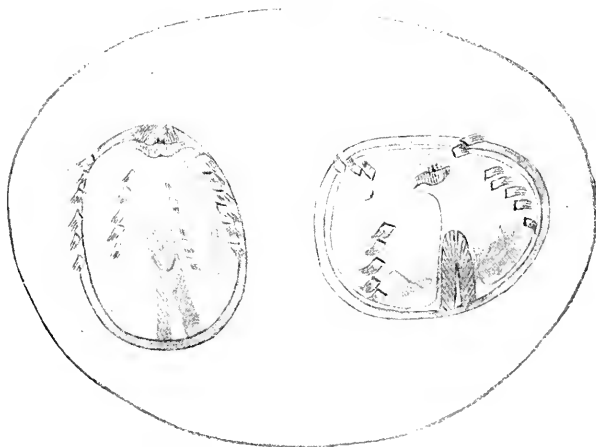


Fig. 52. Ausmilderdrängung des Blastomerenmaterials der Ctenophore *Beroë orata* (nach Fischel), innerhalb der Eihülle

Fig. 53. Die daraus hervorgehenden Larven, jede mit Darm und Sinnespol, aber nur je 4 Rippen (nach Fischel)

sondern ein allseitig geschlossenes Magenrohr besitzt, giebt Fischel zu, betont aber mit Recht dessen Assymetrie; die nach der Isolierungsseite zugekehrte Wand bleibt in Dicke wie histologischer Ausprägung sehr hinter der normalen zurück und stellt kaum mehr vor

als ein verschliessendes Narbengewebe. Dass noch etwas mehr wie die Hälfte der Entodermtaschen vorhanden ist, kann nach Fischel rein mechanisch durch andersartige Einstülpung des gleichen Materials aufgefasst werden, nicht als ein Beweis der gegenseitigen Vertretbarkeit der entodermalen Zellen. Von Fischel und A. wurden daher diese Versuche als ein Beweis einer durch die Furchung gegebenen fortschreitenden Spezifikation im Sinne der Mosaiktheorie aufgefasst. Auch die Anhänger der entgegengesetzten Theorie können hier nicht von einer »Ganzbildung mit nur untergeordneten Defekten« reden,

Fig. 54.



Fig. 54. Drei aus einem Ei hervorgegangene Larven, die eine mit 4, die andere mit 3, die dritte mit 1 Rippe nach Fischel.

sondern erkennen, wenigstens in den ectodermalen Organen, spez. den Rippen die ausgesprochene Halbbildung an. Sie erklären dieselbe aber auf Grund plasmatischer Verschiedenheiten, etwa so dass schon vom Ei das für die Ausbildung der Rippen besonders notwendige Plasma lokalisiert sei und entsprechend gelagert auch auf die einzelnen vier resp. acht Blastomeren übergehe.

Laut Fischel's Anschauung enthalten dann die von den acht Makromeren stammenden Mikromeren das Material für die Rippen-elemente ganz allein und bringen es ganz selbständig, unabhängig von Ort und Nachbarschaft zur Entwicklung, als selbständig arbeitende Mosaikteilchen. Er hat hierzu Verlagerungsversuche angestellt. Im 16 zelligen Stadium wurden die 8 Mikromeren aus ihrer normalen

Lage (Fig. 55) heraus auf zwei verschiedene Seiten des Eies verschoben (Fig. 56), und es ergab sich eine Larve, die eine der Verschiebung der Mikromeren ganz analoge Verteilung ihrer Rippen aufwies: anstatt in einem Pol liefen die acht Rippen in zwei verschiedene Sinnespole zu je vier Rippen zusammen (Fig. 57). Auch bei Verlagerung einzelner Mikromeren zeigen sich entsprechende Verschiebungen einer Rippe. Wenn man Verschiebungen vornimmt, nachdem bereits die Mikromeren zahlreicher geworden sind, verlagert man nicht das Anlagematerial einer ganzen Rippe, sondern nur das einzelner Elemente. Infolgedessen treten keine Verlagerungen ganzer Rippen (außer wenn grosse Gruppen von Mikromeren verschoben wurden) ein, wohl aber Unregelmässigkeiten an der einzelnen Rippe, Zickzackverlauf und andere Unordentlichkeiten.

Fig. 55.

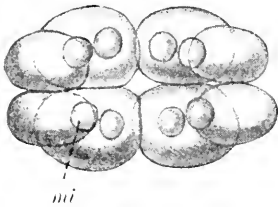


Fig. 56.

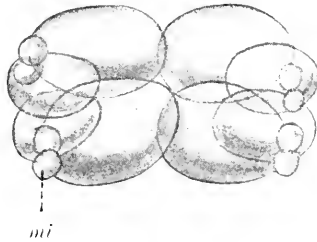


Fig. 57.

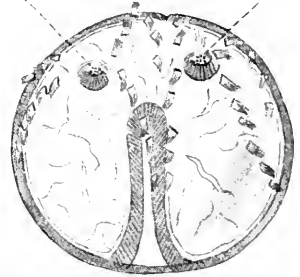


Fig. 55. Normales 16zelliges Furchungsstadium.

Fig. 56. Dasselbe nach Vorlagerung der Mikromeren (*mi*) (nach Fischel).

Fig. 57. Daraus hervorgehende Doppelbildung mit einem Darm und zwei Sinnespolen *p*, von deren jedem 4 Rippen ausgehen (nach Fischel).

Diese Versuche entsprechen also durchaus den Forderungen der Mosaiktheorie, aus durcheinander gewürfeltem Material einen in entsprechende Unordnung geratenen Keim aufzubauen. Dennoch ist es nicht nötig, hierfür eine qualitativ ungleiche Kernteilung anzunehmen, auch nicht eine solche, die erst auf einem späteren Stadium, dem der Mikromerenbildung, hier also bei den 1_{16} Blastomeren einsetzt.

Die Anhänger der Mosaiktheorie haben ja mehrfach eine Gleichwertigkeit der ersten Furchungsstücke noch zugegeben, z. B. wenn dadurch bilateral-symmetrische Hälften geliefert werden, und die qualitative Scheidung erst darnach eintreten lassen. Hier bei den Ctenophoren sind in diesem Sinne nicht nur die beiden ersten Teilhälften, sondern auch noch die vier Quadranten in Bezug auf alle späteren Organsysteme gleichmässig bedacht, und in Bezug auf die

Rippen sind dies sogar noch die acht ersten Blastomeren. Dennoch aber sind die Blastomeren der Ctenophoren in ihrer Ergänzungsfähigkeit durchaus beschränkt und diese Beschränkung, die bei anderen Tiergruppen allmählich eintritt, ist hier schon von allem Anfang an vorhanden, trotz der viel länger wie bei anderen, den bilateral symmetrischen, Tieren bestehenden innerlichen Gleichwertigkeit des Blastomerenmaterials. Es können auch nicht die plasmatischen Unterschiede allein sein, die den Ctenophoren eine Sonderstellung zuerteilen, denn die zwei, vier, resp. acht Blastomeren sind mit der Verteilung der plasmatischen Substanzen noch gleichmässig bedacht, sondern es liegen hier noch besondere Verhältnisse vor. Diese bestehen in der mangelhaften Ausgleichsfähigkeit der Plasmapverteilung nach Störungen, im Gegensatz zum Verhalten der Medusen. Im Hinblick auf die Verschiedenheiten, die für die Ausgleichsfähigkeit der plasmatischen Substanzen innerhalb der Amphibien beobachtet sind, hat die Annahme einer derartigen Verschiedenheit auch bei Coelenteraten keine Schwierigkeiten und sie wird auch durch die tatsächliche Beobachtung bestätigt. Es bleibt auch bei Ctenophoren nach der Isolierung im Gegensatz zur schnellen Ausgleichsfähigkeit der Medusen die relative Lagebeziehung der verschiedenen Plasmaarten erhalten. Auch in der Normalentwicklung zeigt jeder Quadrant, Octant eine grössere Unabhängigkeit von der Nachbarschaft als in anderen Tiergruppen; es kann z. B. in einem Quadranten die Furchung unregelmässig sein, ohne dass die anderen Quadranten dadurch betroffen werden; ebenso setzt der Quadrant oder Octant seine Entwicklung unbeirrt als solcher fort, wenn ihm die Nachbarschaft genommen und eine freie Fläche gegeben ist. Natürlich ist diese »Starre« der Plasmaorganisation keine absolute, ebensowenig wie die Unabhängigkeit der Teile in der Normalentwicklung. Aus einem »rippenbildenden« Blastomer des $\frac{1}{16}$ Stadiums allein ohne das zugehörige Makromer ist noch keine Wimperplatte erzielt worden, und ebenso wird auch bei Isolierung die entstandene freie Fläche nach und nach wenigstens etwas ausgeglichen. Aber die Plasmarinde ist hier sehr dünn im Vergleich zur normal freien Fläche; die Umwachsung durch die Mikromeren geht hier langsamer und ungleichmässiger vor sich, und noch an der Larve ist die Defektseite, auch ausser dem Fehlen der Rippen durch die dünne und mangelhafte histologische Ausprägung der betreffenden Magenwand gekennzeichnet.

Wenn man demgemäß bestimmte Plasmaunterschiede und ihr Verharren an derselben Stelle für die Teilfurchung und Teilausbildung

der Ctenophoren verantwortlich macht, so darf man doch das Bildungsplasma für die Rippen nicht ausschliesslich in den acht ersten Mikromeren und vorher an ganz bestimmten Stellen der Blastomeren resp. des Eies annehmen. Man würde sonst den gleichen Fehler allzu scharfer Lokalisation machen, den in anderer Weise die Idioplasmentheorie begeht. Dass keine so scharfe Begrenzung besteht, zeigt sich schon darin, dass in der Normalentwicklung das Mikromerenmaterial nicht allein von den acht ersten Mikromeren durch Teilung stammt, sondern auch durch weitere Abschürfung von den Makromeren aus vervollständigt wird; ferner sprechen Versuche der Plasmaentnahme am ungefurchten Ei dagegen, das Rippenmaterial derart lokalisiert zu denken (s. p. 67). Wie man sich eventuell die Eistruktur vorstellen kann, wird im Zusammenhang mit anderen Experimenten, die an ungefurchten Eiern verschiedener Tiergruppen angestellt worden sind, noch später zu erörtern sein.

Versuche an Eiern von Mollusken, Anneliden etc.

Bei den Anneliden, Mollusken und anderen verwandten Tiergruppen hat die Furchung einen sehr bestimmten Charakter; die einzelnen Zellen konnten bei sehr vielen verschiedenen Formen in übereinstimmender Weise von den ersten Teilungen bis zu ihrem definitiven Schicksal verfolgt werden und besitzen eine ganz scharf umschriebene prospektive Bedeutung. Wir sehen im allgemeinen vier Mikromeren a, b, c, d , und vier Makromeren A, B, C, D , auftreten, die ersten vermehren sich weiter durch Teilung, die letzteren geben noch weitere Mikromeren ab, die aber untereinander nicht gleichwertig erscheinen, je nach dem Makromeren, aus dem sie stammen. Die Abspaltungsprodukte von den drei gewöhnlichen Makromeren A, B, C ($a_1, b_1, c_1; a_2, b_2, c_2; a_3, b_3, c_3$) zeigen nichts auffallendes, sondern reihen sich den übrigen Mikromeren, resp. ihren Abkömmlingen an; die Abspaltungszellen aus dem vierten Makromeren (D) dagegen sind in meist zwei Generationen (d_2 und d_1) durch Grösse und Lagerung von den übrigen verschieden und haben für den Aufbau des Embryo besondere Bedeutung. Sie werden darum Somatoblasten genannt und liefern zusammen die Mehrzahl der ecto- und besonders mesodermalen Organe (Nervensystem, Exkretionsorgane, Coelom etc.), die Masse der kleinen Mikromeren bilden die Larvenhaut und deren Organe (Polplatte etc.) und die Makromeren A, B, C und was von D bleibt, den Darm und seine Derivate. Die vier ersten Furchungszellen sind also

Fig. 58.

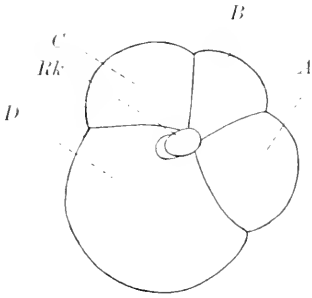


Fig. 59.

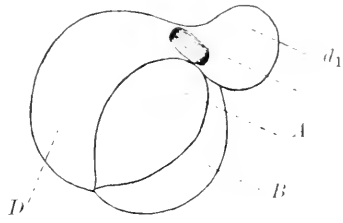


Fig. 60.

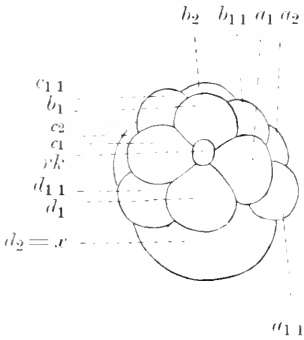


Fig. 61.

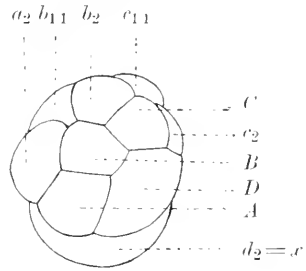


Fig. 62

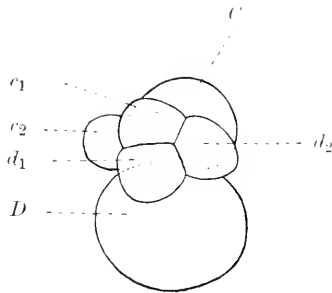


Fig. 58, 59, 60, 61. Normale Molluskenfurchung (*Dreissensia polymorpha*) nach Meisenheimer.

Fig. 58. 4zelliges Stadium vom animalen Pol aus, *Rk* = Richtungskörper.

Fig. 59. Abschnürung des ersten Mikromers (Übergang zum 5zelligen Stadium).

Fig. 60. 16zelliges Stadium (12 Mikro-, 4 Makromeren) vom animalen Pol.

Fig. 61. Dasselbe vom vegetativen Pol aus.

Fig. 62. Defektfurchung einer Mollusken (*Hymanassa*) nach Crampton, aus isolierter Blastomere hervorgegangen, mit 6 Zellen, also der Hälfte des 12-Zellenstadiums entsprechend.

untereinander in der Normal-Entwicklung nicht von gleicher Bedeutung, da eine derselben durch die Lieferung der Somatoblasten bedeutend mehr zu leisten hat und sich auch schon durch Grösse und Gehalt von Deutoplasma vor den drei andern auszeichnet.

Bei vielen Schneckeneiern ist dies schon äusserlich erkennbar, indem eine lokasierte Dottermenge, nur durch eine Substanzbrücke mit dem übrigen Plasma zusammenhängend und darum «Dotterlappen» genannt, dem Blastomer anhängt (Fig. 63, 64, 65). Dadurch wird schon bei der ersten Teilung eine Verschiedenheit zwischen den ersten beiden Blastomeren bedingt, bei der zweiten Teilung bleibt der Dotterlappen in dem vierten Blastomer *D* zurück, eben dem, dessen sich abschmürende Mikromeren eine besondere Bedeutung haben.

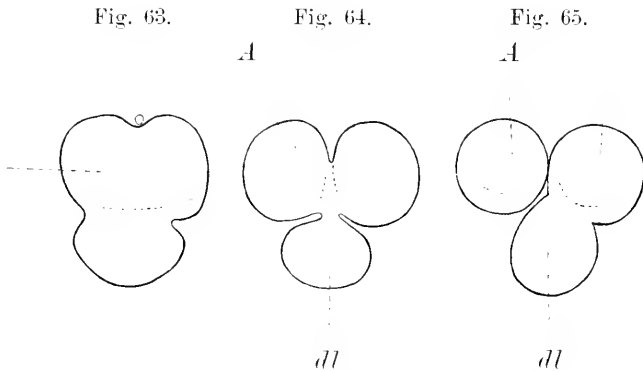


Fig. 63, 64, 65. Frühe normale Furchungsstadien an *Hymanassa* (nach Crampton).
 Fig. 63 und 64 zeigen die Einschnürung des Dotterlappens vor und während der ersten Furche und damit die Möglichkeit der Abtrennungsoperation.
 Fig. 65 zeigt den Dotterlappen wieder mit der einen Zelle ganz vereinigt (so wie später mit *D* Fig. 61).

Bei diesem ausgesprochenen Mosaikcharakter der Normalfurchung verdienen Isolierungen der Blastomeren erhöhtes Interesse. Crampton hat bei der Schnecke *Hymanassa* u. a. Formen solche dadurch bewirkt, dass durch einen Wasserstrom im Zuchtaquarium die Teilungsstadien zum Auseinandergehen gebracht wurden. Wenn im Zweizellenstadium getrennt wurde, so furchte sich jedes $\frac{1}{2}$ Blastomer genau so weiter, als wenn es im Verband des Ganzen geblieben wäre. Die Furchung war deutlich nur halbseitig (Fig. 62), und ausserdem zeigte sich ein wichtiger Unterschied zwischen den beiden Blastomeren, indem nur das mit dem Dotterlappen versehene die besonders gelagerte und

ausgezeichnete Mesodermmikromere zu liefern vermochte. Bei beiden trat später stets eine Abrundung und ein kompakterer Zusammenschluss der Zellen ein; doch starben die Produkte vor der Weiterentwicklung ab. Isolierte $\frac{1}{4}$ Blastomeren zeigten deutliche Viertelfurchung; die Produkte aus den drei gewöhnlichen Zellen *A*, *B*, *C* bildeten ihre Mikromeren, die es schliesslich zu einer gewissen Umwachsung der Mikromeren und sogar zu einer teilweisen Bildung des Wimperringes brachten; bei dem vierten, mit dem Dotterlappen versehenen Blastomer ging es ebenfalls zunächst im Sinn der Teilfurchung weiter; doch reichte Teilungs- und Lebensfähigkeit nicht aus, um es noch bis zur charakteristischen Generation der Mesodermmikromere zu bringen. $\frac{2}{4}$ und $\frac{3}{4}$ Blastomeren zeigten entsprechende Halb- resp. Dreiviertelsbilder der normalen Furchung. Wenn man im 8 Zellenstadium isoliert, wo also 4 Makromeren und 4 Mikromeren vorhanden sind, so furchen sich die $\frac{1}{4}$ Mikromere als Teile weiter, gehen aber bald ein, die einzelnen $\frac{1}{8}$ Makromere sind überhaupt nicht mehr teilungsfähig; ein $\frac{2}{8}$ Stadium, aus einem Mikromer und einem Makromer bestehend, verhält sich dagegen wie im Viertel. Die isolierten $\frac{1}{16}$ Zellen sind allesamt nicht mehr teilungsfähig; nur dann, wenn nachträglich wieder einige zusammen geraten, können auch noch weitere Teilungen erfolgen. Hier liegt also von der allerersten Furche ab eine ganz begrenzte Leistungsfähigkeit der Blastomeren vor; die Unterschiede, die in den einzelnen Stadien und Blastomeren zu erkennen sind, zeigen deutliche Beziehung zum plasmatischen Gehalt, wie dies noch mehr bei Versuchen am ganzen Ei hervortritt (s. p. 65).

Bei Anneliden ist dies ebenfalls wahrzunehmen. Leider liegt gerade hier, wo die Normalfurchung geradezu Zelle für Zelle bis zur Organbildung des Embryo resp. der Larve verfolgt werden konnte, kein einziger Isolierungs- und nur ein Verlagerungsversuch vor. E. B. Wilson liess bei *Nereis* die Furchung unter Pressung vor sich gehen und erhielt ein 8 Zellenstadium, bei dem die Blastomeren in einer Ebene lagen und nicht 4 Makro- und 4 Mikromeren, sondern durch Deutoplasmagehalt 8 etwas kleineren Makromeren entsprachen. Dann wurde die Pressung aufgehoben, und es schnürten sich 8 Mikromeren von den 8 Makromeren ab. Da das normale 16-zellige Stadium 12 Mikromeren und 4 Makromeren besitzt, die 16 ersten Kerne also sonst 12 Mikromeren- und 4 Makromerenkerne sind, so schliesst Wilson, dass auch hier von einer qualitativ ungleichen Kernteilung nicht die Rede sein könne, sondern der Plasmagehalt

bestimmend wirke. Mit der Anhilfsannahme einer zeitlichen Verschiebung der ungleichen Kernteilung und eines späteren Ausgleichs (Anachronismus) können deren Anhänger hier nicht durchdringen, da sich noch in der Larve beim normalen Tier 4, hier dagegen 8 Makromeren erhalten. Die Unterschiede, die Mosaik der Normalfurchung, sind also auch durch Plasma bedingt und diese »cytoplasmic localisation« muss schon in der Eizelle vorhanden sein.

IX. Kapitel.

Die Experimente am ungeführten Ei und die Frage der Eistruktur.

Die Bedeutung des Eibanes für die Entwicklung. Die sog. organbildenden Keimbezirke und die sog. Isotropie des Eies. Experimente der Plasmaentnahme am ungeführten Ei in verschiedenen Tiergruppen. Nachweis eines verschiedenen Eibaus. Der Eibau und die Verteilung plasmatischer Substanzen eine „spezifische“ Eigenschaft. Eiorganisation. Furchung und Bau des Erwachsenen in ihrem event. Causalnexus. (Theoretisches. Kern und Plasma. und Unzulänglichkeit der Zelltheorie.)

Die in den vorangehenden Kapiteln geschilderten Versuche an Furchungsstadien zeigen, dass sowohl zwischen den einzelnen Tiergruppen als auch zwischen verschiedenen Stadien derselben Tierform beträchtliche Unterschiede in der Wertigkeit der Blastomeren und der Regulationsfähigkeit zum Ganzen bestehen. Diese Unterschiede konnten in Beziehung gebracht werden zu Unterschieden in der Quantität, Verteilung und Ausgleichsfähigkeit von plasmatischen Substanzen und bis zum Ei selbst zurück verfolgt werden. Es liegt daher nahe, den Beweis für die Bedeutung des Eibaus in der Entwicklung, der durch die Furchungsexperimente indirekt erbracht wurde, auch direkt zu führen durch Experimente der Plasmaentnahmen und Verlagerungen am ungeführten Ei, und dadurch der Frage der Eistruktur näher zu treten.

Wenn man bei vielen Tieren sieht, wie schon im Ei gewisse Axen- und Symmetrieverhältnisse gegeben sind, die auf die Furchungsstadien und dann auf den Embryo übergehen, so könnte man sich vorstellen, dass das Ei eine ganz bestimmte, zu den Teilen des erwachsenen Tieres in Beziehung stehende Organisation besäße. Natürlich nicht im Sinne der Präformationstheorie des 18. Jahrhunderts so,

dass das Ei nur ein verkleinertes Abbild des Erwachsenen sei, und die einzelnen Teile nur zu wachsen brauchen, aber doch so, dass räumlich ganz festgelegte Beziehungen beständen zwischen Anlagesubstanzen im Ei und den Organen des Erwachsenen.

Diese Anschauung wurde früher von His als Prinzip der organbildenden Keimbezirke in die Embryologie eingeführt; sie zeigt Verwandtschaft zu den Anschauungen von Weismann und Roux; nur dass die mosaikartige Verteilung der Ungleichheiten nicht im Kern, sondern im Plasma gedacht wird und schon von vornherein im Ei vor jeglicher Kernteilung vorhanden ist.

Dass eine solche Lokalisation der Anlagesubstanzen, wenn überhaupt einmal vorhanden, doch nicht Regel sein kann, wurde schon früh durch Experimente am ungefurchten Ei bewiesen. Den Brüdern Hertwig gelang es, durch Schütteln etc. unbefruchtete Echinideneier noch zu zerlegen und kleinere Bruchstücke zu befruchten und bis zur Gastrulation aufzuziehen; Boveri und später Delage erzielten sogar noch Pluteuslarven daraus. Pflüger glaubte beim Froschei eine völlige Umordnung der Substanzen herbeigeführt zu haben und schloss daraus, wie aus den obigen Experimenten, auf eine Gleichwertigkeit aller Teile des Eiplasmas, wofür er den wenig glücklichen Namen Isotropie des Eies einführte. Es hat sich später gezeigt, dass bei den Pflüger'schen Versuchen gar nicht die vermutete Umordnung der plasmatischen Substanzen eingetreten war (s. p. 168), und dass auch bei anderen Tiergruppen wie bei Echiniden selbst nicht eine solche Gleichwertigkeit, sondern nur eine Isotropie um eine bestimmte Axe herum besteht. Zwischen den beiden zu extremen Ansichten von der Isotropie einerseits, der Präformation im Ei andererseits, sind die Experimente in der Lage zu vermitteln.

Bei der Schnecke *Hymanassa*, wo die Furchungsexperimente schon eine gewisse Beziehung zum »Dotterlappen« erkennen liessen (s. p. 62), hat Crampton diesen Dotterteil noch vor dem Einschneiden der ersten Furche abgetrennt, einer Operation, die wegen der schon normal vorhandenen Einschnürung (s. Fig. 64) leicht gelingt. Das Makromer *D*, das sonst diesen Dotteranteil behält, war somit den übrigen Makromeren gleichgestellt; im normalen Fall bildet dieses Makromer ein besonders ausgezeichnetes Mikromer, dem die Mesodermbildung obliegt; hier blieb die ganze Mesodermbildung völlig aus. Nicht dass auch die betreffende Zelle (d_4) ausgeblieben wäre; dieselbe unterschied sich jedoch weder durch Lagerung noch Schicksal von

den anderen Mikromeren. Es wurden daraus noch Embryonen mit Wimperstreifen gezüchtet, die aber vor der Erreichung des Veligerstadiums abstarben.

Bei *Myzostoma* hat Driesch am lebenden Ei eine deutliche Schichtung des Plasmas in drei durch Färbung und Konsistenz verschiedene Zonen beobachtet, die von der Schwerkraft ganz unabhängig ist (Fig. 66). Im weiteren Verlauf der Furchung gehen dann in die durch besonderes Schicksal ausgezeichneten Mikromeren, die „Somatoblasten“ (d^2 und d^1 , s. o. p. 60), auch besondere Deutoplasmateile über, die in die anderen Mikromeren nicht eintreten. Auch mit den übrigen plasmatischen Substanzen werden die verschiedenen Furchungszellen ungleich bedacht, besonders nach Auftreten der Mikromeren (Fig. 68, 69). Dies stimmt mit den experimentellen Ergebnissen an *Hyamassa* gut überein, und Driesch, der sich hier ausnahmsweise mit der blossen Beobachtung des Normalen begnügt hat, spricht geradezu von „organogenen Substanzen“.

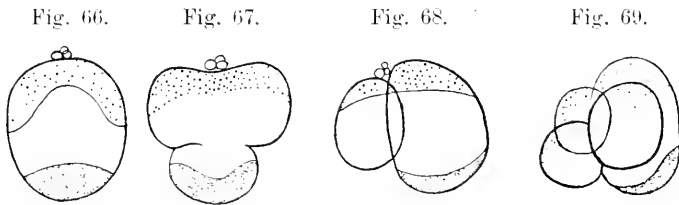


Fig. 66. 67. 68. 69. Furchung von *Myzostoma* (nach Driesch).

Fig. 66 zeigt die Schichtung des Eies in drei Zonen, die in ungleichmässiger Verteilung auf die Blastomeren übergeht.

Fig. 69. Nur eine der 4 Blastomeren enthält die sog. Dottersubstanz.

Dass man sich solche Substanzen nicht streng lokalisiert zu denken braucht, beweisen Experimente der Plasmaentnahme an *Ctenophoreneiern*, die zunächst zu einem anderen Zweck angestellt waren. Um zu zeigen, dass die früher erwähnten Teilbildungen, die aus einzelnen Blastomeren von *Beroë* hervorgehen, nicht durch ungleiche Kernqualitäten bedingt sind, schnitten Driesch und Morgan solche Eier sofort nach Befruchtung auseinander. Das kernhaltige Stück teilte sich weiter und lieferte (entsprechend der Schmittrichtung längs der Eiaxe) eine Teilbildung, trotzdem es ja den Kern resp. alle dessen Abkömmlinge wie ein normales Ei enthielt. Asymmetrisch defekte Eier lieferten auch asymmetrisch defekte Larven mit nur 4 oder 6 Rippen. Diese offenbare Beziehung der plasmatischen Verteilung im Ei zur späteren Organisation bringt

das His'sche Prinzip der organbildenden Keimbezirke in Erinnerung; jedoch kann dies nur in sehr modifiziertem Sinn angewandt werden. Driesch hat selbst hervorgehoben, dass man von einem bestimmten «Rippenplasma» nicht reden und sich den Bau des Eies nicht zu kompliziert vorstellen dürfe. Ziegler hat noch vor dem Durchgreifen der ersten Furche den unteren Teil des Eies, also die Partie, aus der laut den bisherigen Untersuchungen die rippenbildenden Mikromeren entstehen, entfernt. Trotzdem bildeten sich bei solchen Eiern die betreffenden Mikromeren und dann die normalen 8 Rippen, so wie ja auch in der Normalentwicklung ausser den ersten 8 Mikromeren noch weitere «Rippenbildner» nicht nur durch Teilung der 8 ersten, sondern durch Abschmürung aus den Makromeren dazukommen. Schon dies zeigt, dass eine plasmatische Anlage für die Rippen im Ei nicht lokal scharf umschrieben ist; Anlagesubstanz als solche ist vorhanden, aber nur im allgemeinsten Sinn. Man kann vielleicht von einer dem Aufbau eines bestimmten Organ-systems am ehesten dienlichen Substanz reden, darf sich aber dies Bildungsmaterial nur relativ notwendig und nur in Verbindung mit allen übrigen Substanzen vorstellen, und von einer absoluten Lokalisation kann noch weniger gesprochen werden. Man kann sich das Ei wohl als «ein im Ganzen organisiertes, aber doch nicht wie ein mosaikartiges Gebilde» denken.

Auch bei Ascidien konnten von Driesch durch Schädigung des Plasmas ungefurchter Eier gewisse Hemmungen in der Ausbildung der Larvenorgane, z. B. des Otolithen oder Pigmentflecks oder der Haftpapillen hervorgerufen werden. Bestimmt lokalisierte Beziehungen des geschädigten Eiplasmas wurden hierbei nicht beobachtet.

Dass den so ausgleichsfähigen Eiern der Medusen und Knochenfische ein ziemlich einfacher Eibau zukommen muss, wird schon indirekt durch den Verlauf der Furchungsexperimente bewiesen: «sonst wären einzelne Blastomeren nicht so schnell zum Ganzen umgestaltbar». Beobachtung und Experimentverlauf weisen bei Medusen auf eine gleichmässige Verteilung von mindestens 2 Substanzen in allen Radien hin. Direkte Versuche und Entnahme plasmatischer Substanzen am ungefurchten Ei sind bei Medusen bisher nicht angestellt worden und bei der Zartheit des Materials wohl auch schwer ausführbar, wohl aber bei Knochenfischen von Morgan. Hier konnte bei *Fundulus* der mächtige Dotter bis fast zu zwei Drittel seiner normalen Menge reduziert werden und doch entstanden ganze

und normale Embryonen, also ein Verhalten, das dem von *Hyanassa* direkt entgegengesetzt ist. Unter eine bestimmte Dottermenge kann aus mechanischen Gründen nicht herabgegangen werden; wenn die Dottermenge nicht mehr grösser ist, wie die darüber liegende eigentliche Protoplasmasubstanz, so zeigt letztere keine Furchung; resp. wenn man die Entfernung des Dotters während der Furchung vorgenommen hat, hören die Teilungen auf. Auch innerhalb des eigentlichen Furchungsplasmas muss bei diesen und wohl auch bei anderen Fischen die Verteilung der Substanzen eine durchaus gleichmässige sein, die Furchen schneiden darum in ganz gleichgültiger Weise ein. Selbst dann, wenn die ersten Blastomeren ausnahmsweise an Grösse sehr verschieden sind, kann aus jeder derselben ein ganzer Embryo hervorgehen (s. o. p. 49).

Dass bei den Amphibien eine besondere Eistruktur vorhanden sein muss, d. h. dass plasmatische Substanzen in bestimmter Weise um eine Axe und auch bilateral zu einer Symmetrieebene angeordnet sind, ist schon oben beim Verlauf der Furchungsexperimente erörtert worden. Die gegenseitige Anordnung dieser Substanzen oder auch ihre Gesamtlage kann auf verschiedene, später noch zu besprechende Weise (s. p. 168) verändert werden. Die Furchung, die im normalen Verlauf durch diese Verteilung bestimmt wird, kann, wie O. Hertwig und Born gezeigt haben, durch solche Deformationen des Eies sehr abweichen, aber die Lage der Medianebene, die Orientierung des Embryo hängt dann nicht von der ersten Furche und dem weiteren Furchungsverlauf, sondern auch im deformierten Ei von den Differenzen der Plasmaverteilung ab.

Bei den Eiern der Seeigel ist eine bestimmte polare Anordnung verschiedener plasmatischer Substanzen um eine Axe in einer Form durch direkte Beobachtung am lebenden Objekt vermöge der Färbung und des optischen Verhaltens der Plasmasorten erkannt, bei anderen Arten durch das Experiment erschlossen worden. Driesch hat bei *Echinus* befruchtete Eier in Stücke zerschüttelt und die Furchung solcher Fragmente beobachten können. Dieselbe verlief sehr verschieden, aber stets als Teilfurchung, ungefähr entsprechend der Lage des Fragments im ganzen Ei. Driesch hat ferner unbefruchtete Eier im Fragmente zerlegt und solche nachträglich befruchtet, auch diese zeigten solche Teilfurchung. Es ist daraus zu erschliessen, dass im Plasma des Eies schon eine bestimmte Ordnung resp. Organisation besteht, und ferner, dass diese nicht erst mit der Befruchtung durch die Bahn des Spermatozoons eintritt, wie dies Roux bei

Amphibien nachzuweisen suchte, sondern schon von vorn herein vorhanden ist.

Bei *Strongylocentrotus* hat Boveri diese Polarität in der Anordnung der Substanzen bis zur Oocyte zurückverfolgt. Im Ei sind (s. p. 28) mindestens drei verschiedene protoplasmatische Substanzen zu erkennen, deren Anordnung bis zum Pluteus festgehalten wird (vergl. Fig. 19—25). Da durch die Pigmentierung diese Polarität hier sichtbar ist, so ist ein zu Experimenten sehr geeignetes Objekt gegeben. Boveri hat durch Pressungs- und Streckungsversuche dem Ei eine andere geometrische Axe aufgezwungen, die mit der Strukturaxe einen Winkel bildet; die in der Entwicklung eintretenden Differenzierungen richteten sich jedoch nach letzterer. Unter Umständen wurden auch zwei Urdärme oder zwei Mesenchymringe erzeugt, je nach der Verlagerung oder Auseinanderziehung der betreffenden Zonen im Ei. Die Versuche mit Bruchstücken, sowohl solchen, die vor, als nach der Befruchtung gewonnen waren, ergaben meist Teilfurchung, stimmten also mit den Driesch'schen überein und waren hier durch das die Lage markierende Pigment besonders instruktiv. Eine Reihe von Fällen ergab auch, wie bei Driesch, Ganzfurchung. Driesch hatte sich die Eiorganisation bei den Echiniden unter einer polar-bilateralen Orientierung der kleinsten Teilchen vorgestellt; die Fälle der Ganzfurchung können aber laut Boveri nur durch eine polar-bilaterale Schichtung des gesamten Eiplasmas erklärt werden, indem dann die Schichtung wieder wie am Ganzen hergestellt wird, oder die Fragmente schon durch die Richtung der Bruchlinie die Schichtung des Ganzen aufweisen und darum Ganzfurchung lieferten. Dies letztere konnte in einer Reihe von Fällen tatsächlich nachgewiesen werden; bei Bruchstücken z. B., die durch Dehnung sich in der Richtung der Axe getrennt hatten und nach Abrundung alle Zonen in gleichem Verhältnis aufwiesen, wie das Ei selbst. War dagegen die Trennung senkrecht zur Axe erfolgt, so verhielten sich die Bruchstücke verschieden, und die rein animalen, pigmentlosen gelangten nicht bis zur Gastrulation. Dadurch wird auch die früher geprüfte Gleichwertigkeit einer animalen und vegetativen Blastomere (s. pag. 30) fraglich, ein Problem, das noch bei Experimenten an späteren Stadien zu berühren sein wird.

Andere Echinideneier beweisen durch den analogen Verlauf der Experimente, dass ihnen die Schichtung, die bei *Strongylocentrotus* so auffällig hervortritt, ebenfalls zukommt, wenn auch nicht äusserlich

schon sichtbar; der Pigmentring ist es ja nicht, der die Eigenschaften verleiht, sondern ist ja nur eine Folge und ein Symptom der den ganzen Plasmakörper durchsetzenden Schichtung. Diese dient laut Boveri dazu, »die verschiedene Qualität der späteren Primitivorgane in einfacher Weise vorzubereiten.« Die Furchung ist dabei nicht das Wesentliche, sondern sie hält sich nur annähernd an die Struktur, und »die drei ersten Kränze von Furchungszellen entsprechen nur annähernd aber nicht genau den drei Primitivorganen«. Es besteht also auch hier bis zu einem gewissen Grad ein Abhängigkeitsverhältnis der Organbildung von der Eistruktur, aber nicht von der Furchung.

Aus allen erläuterten Experimenten ergeben sich einerseits wichtige Beziehungen der Entwicklungsfragen zur Struktur der Eizelle, andererseits Andeutungen über deren Organisation überhaupt. Wenn wir auch sonst die Arteigenschaften der Zelle als etwas Gegebenes hinnehmen und zugestehen müssen, dass ihre Wirksamkeit sich der mechanischen Kenntnis entzieht, so können wir doch, gerade auf Grund der besprochenen Versuchsergebnisse, von diesem Unerklärbaren einiges abziehen, was sich begrifflich analysieren lässt. Wir können im Ei eine Reihe von Organisationseigentümlichkeiten erkennen, die untrennbar von den unanalysierbaren, spezifischen Eigenschaften sind, und wir können einige von der Wirksamkeit dieser Eigenschaften für den Entwicklungsprozess verstehen.

Wir sehen, dass im Plasma, selbst einfach gebauter Eier, mehrere verschiedene Substanzen vorhanden sein können, die in charakteristischer Weise in der Zelle angeordnet sind. Damit ist nicht allein das eigentliche Protoplasma und der in vielen Eiern vorhandene Nahrungsdotter, auch Deutoplasma genannt, gemeint, sondern verschiedene Substanzen, die noch innerhalb des eigentlichen lebenden Protoplasmas ausser dem Nahrungsdotter enthalten sind und die auch in Zellen mit geringem und in Zellen ohne jeden Dottergehalt vorkommen können. Als Nahrungsdotter wären dagegen chemisch analysierbare, nicht lebende Substanzen zu bezeichnen, die in mehr oder minder grossen Mengen in der Zelle aufgehäuft sind, und von den Zellen während der Entwicklung gleichsam gefressen werden, wenn der Embryo Nahrung von aussen nicht aufnehmen kann; so bei den Eiern der Vögel, Fische, Cephalopoden u. s. w. Ihre Anordnung in der Eizelle wird durch mechanische Ursachen, Schwere, Spannungsverhältnisse etc., bestimmt, wie noch

zu erläutern sein wird; zur Organisation des erwachsenen Tieres stehen sie nur in äusserlicher Beziehung. Anders verhalten sich die oben erwähnten Substanzen des eigentlichen lebenden Protoplasmas, deren Anordnung von der Schwere und anderen rein physikalischen Beziehungen unabhängig ist und eine spezifische Organisation der Zelle selbst darstellt¹⁾ Solche Substanzen kommen auch bei Eiern von Tieren vor, die keinerlei Reservenernährung bedürfen, weil sich sogleich eine selbständige sich bewegende und ernährende Larve bildet. Sie kennzeichnen sich gegenseitig durch verschiedenes optisches Verhalten, verschiedene Durchsichtigkeit, Konsistenz, Zähigkeit, Bewegungsfähigkeit und manchmal auch Pigmentierung. Ihre gegenseitige Anordnung ist in einigen Fällen eine sehr labile, so dass Eibruchstücke und einzelne Blastomeren leicht wieder eine verkleinerte Eiorganisation herstellen, in anderen Fällen ist ein solcher Ausgleich nur schwer und langsam möglich; in einzelnen Fällen ist die Anordnung eine sehr starre, so dass der Ausgleich ganz unterbleibt.

In den Eiern der Coelenteraten können mindestens zwei, in denen der Echinodermen mindestens drei verschiedene solcher Substanzen auseinandergehalten werden, und es ist leicht anzunehmen, dass noch mehrere, unseren optischen und mikrochemischen Hilfsmitteln einseitigen nicht zugängliche Substanzunterschiede vorhanden sind, die ebenso, wie die schon bekannten, zur Organisation in Beziehung stehen. Allzu zahlreich wird man sich indessen diese Substanzen nicht vorstellen dürfen; es können ja schon sehr viele, verschiedenartige Kombinationen bei wenig Substanzen durch verschiedenartige Anordnung zu stande kommen, und bei den einzelnen Spezies wird man für die Plasmaarten ausserdem immer noch ihre spezifischen, nicht näher analysierbaren Eigenschaften voraussetzen müssen, sowie ja z. B. das Hämoglobin des Pferdes ein anderes ist, wie das des Hundes, oder des Menschen, eine Bindegewebsfaser des Kaninchens etwas anderes wie die Bindegewebsfaser einer Katze. Auch wenn die äusserliche histologische Ähnlichkeit noch so gross ist, ist immer noch eine spezifische Verschiedenheit anzunehmen und in vielen Fällen auch nachweisbar.

¹⁾ Auch von F. Lillie wird nach einer Untersuchung der Reifung und Furchung für das so spezifisch gebaute Molluskenei (*Unio*) angegeben, dass die Differenzierungen, die sich erkennen lassen (und zwar lässt sich polare, bilaterale und anterio-posteriore nachweisen), nichts mit der Dotterverteilung zu tun haben, sondern im eigentlichen plasmatischen Bau begründet sind.

Auch die Anordnung selbst wird man sich nicht zu verwickelt vorzustellen brauchen; weder unter dem Bild einer Mikrostruktur des Erwachsenen, noch als strenge Lokalisation bestimmter »organbildender« Substanzen, sondern die spezifischen Plasmaeigenschaften vorausgesetzt, wird die einfache, mehr oder minder ausgleichsfähige Schichtung von Plasmaarten genügen, die Ergebnisse in der normalen und experimentellen Entwicklung zu erklären.

Wenn die Substanzen in allen Radien, resp. Axen gleichmäÙig verteilt sind, wie bei den kugeligen Eiern der Medusen, dann und nur dann hat man ein wirklich isotropes Ei; in anderen Fällen, wo eine polare Anordnung festgestellt werden kann, wie bei den Echinodermen, besteht die Isotropie nur um eine bestimmte Axe; in weiteren Fällen kommt durch Gestalt des Eies, wie bei Cephalophoden, oder durch Lagerung der Substanzen, wie bei Amphibien, eine bilateral-symmetrische Anordnung zu stande und in anderen Fällen ist diese Anordnung noch etwas komplizierter (siehe z. B. *Myzostoma*).

Sind bei einem isotropen Ei die einzelnen Plasmaarten gegeneinander ausgleichsfähig, so können auch Teile des Keimes, Eifragmente oder Blastomeren sich zum Ganzen bilden; dann ist der Keim äquipotent; ebenso kann bei ausgleichsfähigen Eiern von anderer Plasmaanordnung eine Äquipotenz um eine bestimmte Axe, oder nach bestimmten Symmetrieebenen vorhanden sein.

Bei der Verwertung dieser Verhältnisse in der Entwicklungsgeschichte hat man die Bedeutung der nicht lebenden Dottersubstanzen und die der eigentlichen Protoplasma-Verschiedenheiten, ferner die frühen Stadien der Entwicklung, die Furchung, und die später organdifferenzierenden Prozesse auseinander zu halten.

Die Menge und Lage des Dotters übt bekanntermaÙen einen Einfluss auf den Verlauf der Furchung aus, indem dessen nicht lebende Substanz für das lebende und teilungsfähige Protoplasma gewissermaÙen ein Hindernis bildet. Es wird dadurch die Form und Grösse der Embryonalzellen entsprechend der Verteilung des Dotters im Ei beeinflusst. Wo solche Dottermassen im Ei lagen, da geht die Furchungsteilung langsamer und schwerer vor sich und es bleiben grössere dotterbeladene Blastomeren von geringerer Zahl zurück. Wenn die Anhäufung zu stark ist, kann sogar die Teilung unterbleiben oder während der Furchung allmählich aufhören, so dass sich das Ei nur partiell furcht. Die Differenzierung geht bei

partiell gefurchten Eiern gänzlich innerhalb der dotterfreien Keimscheibe vor sich.

Für die Ausprägung der Organsysteme ist diese Dotterverteilung und die ihr folgende Furchung also ohne besondere Bedeutung. Anders verhält es sich dagegen mit den besprochenen Substanzunterschieden innerhalb des lebenden Protoplasmas; bei ihnen ist in der normalen wie in der experimentell abgeänderten Entwicklung eine bestimmte Beziehung zur Organabildung gegeben, ob man nun diese Plasmasubstanzen direkt als Ursachen der Differenzierung oder nur indirekt als Material auffasst, das zur weiteren Ausbildung der eigenen (Selbst-)Differenzierung am dienlichsten ist. Die drei Zonen des Echinodermeneies entsprechen den drei Primitivorganen der Larve, der sog. Dotterlappen des Schneckeneies ist notwendig zur Ausbildung des Mesoderms, ein bestimmtes Rindenplasma des Ctenophoreneies ist notwendig, wenn die Wimperrippen ausgebildet werden sollen; kurzum ein Abhängigkeitsverhältnis der späteren Organisation von der Schichtung der lebenden Substanzen im Ei ist mehr oder minder deutlich erkennbar. Dagegen ist bei diesen Substanzen eine Abhängigkeit des Furchungsmodus nicht notwendig. Die Furchung kann diese Substanzen in durchaus gleich gültiger resp. gleichartiger Weise auf die einzelnen Blastomeren verteilen, wie z. B. bei Teleostieren, oder sie kann, wie bei Echinodermen u. a. zunächst die einzelnen Zellen gleichmässig ausstatten, dann aber eine annähernde Scheidung der Substanzen herbeiführen, oder sie kann, wie bei Anneliden, Mollusken etc. von vornherein ganz bestimmte Substanzen dieser oder jener Zelle zuerteilen. In den seltensten Fällen ist die Scheidung der Substanzen so exklusiv: bei Echinodermen, wo die späteren Teilungen drei Zellenkränze von ungleichem Material liefern (s. Fig. 22), hat Boveri betont, dass diese drei Kränze nur annähernd, nicht genau den drei Primitivorganen entsprechen. Die Furchung steht also in keiner direkten Beziehung zur Organbildung. Beide Vorgänge, Furchungsverlauf und Lokalisation der Organbildung, sind zwei Folgen einer gleichen Ursache, der Eiorganisation, die aber unter sich in keiner Beziehung stehen. Man hat sich also davor zu hüten, aus der zeitlichen Folge: Eiorganisation, Furchung, Organabildung auf einen Kausalzusammenhang aller drei Vorgänge zu schliessen. Derselbe kann indirekt vorhanden sein, nämlich dann, wenn die Furchung den Plasmaverteilungen, die im Ei gegeben sind, entsprechend folgt; er muss aber nicht vorhanden sein, da die Furchung auch ganz anders verfahren kann, und doch die Organ-

differenzierung ihren Zusammenhang mit der Eiorganisation nicht verleugnet. Für die Beurteilung der Furchungsexperimente ist die scharfe Scheidung dieser drei ursächlichen Verhältnisse von besonderer Wichtigkeit (s. p. 84).

Man hat auch weiterhin das Zustandekommen dieser Organisation oder Struktur des Eies zu ermitteln gesucht und in der Periode der Reifung und Vorentwicklung des Eies, so lange sich dasselbe noch im Ovarialzusammenhange befindet, mancherlei Momente gefunden, die für die Verteilung von Plasmasubstanzen verantwortlich gemacht werden können. Bei den Echinodermen entspricht die Richtung der Polarität des Eies der Lage der werdenden Eizelle im Keimpithel; die nach der Stützlamelle der Ovarialwand aufsitzende Seite entspricht dem animalen, die ins Lumen gerichtete Seite dem vegetativen Pol (Boveri). In anderen Fällen kann die Richtung, aus welcher die heranreifende Eizelle ihre Nahrung bezieht, von Einfluss auf die Plasmaverteilung sein (Korschelt). Aber dies erklärt nicht alles, sondern es verbleiben noch spezifische Eigentümlichkeiten zurück, die wir eben nur mit der spezifischen Natur der betreffenden Eizelle erklären können. Die Eizellen in der Form, wie sie zur Fortpflanzung bereit sind, sind ebenso wie die anderen Organe des Tierkörpers ein endgültiges Differenzierungsprodukt (= ultimäres Organ: Driesch, s. pag. 97) in der Entwicklung der betreffenden Tierart, das ebenso wie alle anderen ultimären Organe, wie die Mundwerkzeuge einer Insektenspezies, das Hörpithel eines Wirbeltieres etc., die bestimmten spezifischen Eigentümlichkeiten der betreffenden Tierart ausgeprägt erhält. Sowie das Hämoglobin, die Bindegewebsfaser, die Linsenzelle einer jeden Spezies verschieden ist, ebenso sind es auch die Geschlechtszellen. Schliesslich gehen also die auf Grund der Experimente analysierten Eigenschaften der Eizelle in die spezifischen, die wir einstweilen als etwas gegebenes hinnehmen müssen, über.

Bei dieser Anschauungsweise sind die spezifischen Eigentümlichkeiten von Plasma und Kern nicht auseinandergelassen; die Eizelle ist ein Ganzes, Eikern und Plasma gehören zusammen, wie denn auch in der Natur niemals eine lebende Zelle ohne Kern oder ein Kern ohne Plasma (auch beim Spermatozoon nicht) vorkommt. Plasma und Kern stehen während des ganzen Lebens in beständiger Wechselbeziehung und in Substanztausch, der sich unter Umständen sogar optisch sichtbar macht, und in vielen Stadien des Zellebens ist das, was dem Kern und das, was dem Plasma angehört, nicht auseinanderzuhalten.

Wenn nach einer anderen Anschauung der Kern (oder sogar nur bestimmte Teile desselben, das Chromatin) alleinige Träger des die Art repräsentierenden Plasmas sind, so ist es bei Annahme einer Selbstdifferenzierung nur die straffe

Konsequenz dieser Anschauung, dass man im Kern auch den Sitz für alle qualitativen Veränderungen während der Entwicklung sieht, wie es Weismann, Roux etc. tun.

Diese qualitativ ungleiche Kernteilung ist am nachdrücklichsten von O. Hertwig bekämpft worden; für ihn enthält jede Zelle in jedem Stadium das ganze Idioplasma der betreffenden Art; aber auch für ihn liegt der Sitz dieses Idioplasmas nur im Kern. Die Verschiedenheiten, die in der Entwicklung und durch dieselbe eintreten, müssen demzufolge ihren Sitz ausschliesslich im Plasma haben. Wenn beim Beginn der Entwicklung nur der Kern von Ei resp. von Sammelzelle der Träger der Arteigenschaften ist, so wird damit für ihn das Plasma im befruchteten Ei eine nebensächliche „Form, der sich der werdende Embryo besonders auf den Anfangsstadien der Entwicklung in vielfacher Beziehung anpassen muss“. „Die in der sich entwickelnden Stoffmasse enthaltenen Richtungen gehen einfach von dem einen Stadium auf das nächste über.“

Eine vermittelnde Ansicht für die Bedeutung von Kern und Plasma ist jüngst von Boveri ausgesprochen worden. „Die Struktur des Eiplasmas besorgt das Promorphologische, gibt die allgemeinste Grundform, den Rahmen, innerhalb dessen alles Spezifische vom Kern ausgefüllt wird“. Dem Protoplasma kann man weder beliebiges nehmen, noch verlagern. „Das ganz eigentümliche Ineingreifen des einfach gebauten, sich differentiell teilenden Protoplasmas und des kompliziert strukturierten, sich in seiner Totalität vervielfältigenden Kerns“ kann die Differenzierung, die im Verlauf der Entwicklung eintritt, erklären.

Die geringe Bewertung des eigentlichen Plasmas im Gegensatz zum Kern trifft wohl bezüglich der nicht lebenden Dottersubstanzen zu; hier sehen wir in der Tat, wie O. Hertwig hervorhebt, dass nahe verwandte Tiere sehr differieren und „dass die im Dottermaterial enthaltenen Anlagen der Eizelle im Hinblick auf die Endform, die erreicht werden soll, als untergeordnete Faktoren zu bezeichnen sind.“ In bezug aber auf die eigentliche Struktur des Eies, die Verteilung bestimmter anderer lebender plasmatischer Substanzen, sehen wir, dass sich grosse Gruppen des Tierreichs überraschend einheitlich verhalten und dass dies Verhalten trotz grosser Verschiedenheit im Dotter gleichartig sein kann. Dies zeigen Beobachtung und Experiment an Echinodermen, Mollusken, Anneliden etc. Bei diesen Substanzen gehört die Verteilung zu ganz spezifischen Eigenschaften der Eizelle, die also darnach nicht allein im Kern enthalten sind. Die Übereinstimmung des Embryo mit der Verteilung im Ei ist nicht eine einfache Anpassung, sondern umgekehrt, die Eiform- und Eiorganisation ist ein Resultat der spezifischen Form.

Die allzu geringe Beachtung der Eistruktur ist wohl auf eine Überschätzung der Zellentheorie zurückzuführen, der neuerdings mehrfach, so von Whitman, die Unzulänglichkeit der Zellentheorie⁴ für die Entwicklungslehre entgegengehalten worden ist. Selbst wenn man das befruchtete Ei mit allen spezifischen Eigenschaften ausgestattet denkt und alle weiteren äusseren und inneren Bedingungen dazu kommen lässt, um den Entwicklungsgang zu inscenieren, so genügt dies nicht zu der Erklärung der Entwicklung, sondern es beherrscht die Spezifität des Organismus die Formbildung auf jedem Stadium. Man muss sich nur vorstellen, dass nicht nur das fertige Tier, sondern jedes einzelne Stadium der Entwicklung die Spezies repräsentiert, bis zum Ei zurück. Auf diesem Stadium stellt sich also der Organismus vorübergehend als Zelle dar; aber nicht dieses Ei, diese Zelle, bildet den Organismus, sondern der Organismus bildet Zellen.

Das Hauptproblem der Entwicklung, die Frage nach den Ursachen der Differenzierung, wird sonach durch die Experimente am Ei im Furchungsstadien noch nicht einheitlich beantwortet, wohl aber geklärt und vereinfacht, indem mehrere lösbare Sonderprobleme von ihm abgetrennt werden können, und sich seine Beziehung zur allgemeinen Frage vom Wesen der Organisation ergibt. Auch noch einige andere, hier anzuschliessende Experimente an frühen Entwicklungsstadien werden versuchen, dieser Frage vom Wesen der Organisation und vom Charakterischen der Lebensvorgänge näher zu treten.

X. Kapitel.

Die Verschmelzungsexperimente und das Problem der vitalistischen Proportionalität.

Die Bedeutung der Verschmelzung für die Fragen der Differenzierung und des Eibaus. Natürliche Verschmelzung bei Asearis, künstliche bei Seeigelkeimen. Verschiedener Grad der Einheit. Die Proportionalität der Zellenzahl in Doppel-, Einfach-, Halb-, Viertels- etc. Bildungen. Nötigung zu einer vitalistischen Erklärung?

Seit man Isolierungsexperimente vorgenommen hat, um dem Problem der Differenzierung in der Entwicklung näher zu treten, hat man auch zu gleichem Zweck sich bemüht, die Verschmelzung zweier Keime zu stande zu bringen. Der Ausgangsgedanke dabei war: wenn die einzelne Zelle ihr Schicksal in sich trägt, so müssen aus einem solchen Vereinigungsprodukt Doppelsembryonen von normaler Grösse hervorgehen; wenn aber die Lage im Ganzen das Schicksal bestimmt, so muss oder kann sich wenigstens ein einheitlicher Embryo von doppelter Grösse entwickeln. Nachdem man durch die verschiedenartigen Ergebnisse der Furchungsexperimente erkannt hatte, welche Rolle die Art der Zerlegung des Plasmas bei letzteren spiele, und wie dadurch die Deutung kompliziert wurde, war man nun eifriger bemüht, dieser Frage am unzerlegten Ei durch Verschmelzung zweier Individuen näher zu treten, denn es war durch dies Experiment auch Aufschluss über die Eistruktur zu hoffen. Viele Versuche in verschiedenen Tiergruppen waren indessen vergeblich, und auch bis heute ist das Experiment der Verschmelzung

noch nicht ganz einwandfrei, wenigstens nicht auf dem erwünschtesten Stadium, zu stande gebracht worden.

Schon früher hatte Metschnikoff bei einer Meduse, *Mitrocoma Annae*, die Verschmelzung mehrerer Blastulae zu einer, und die Entwicklung des Verschmelzungsproduktes zu einer grossen Larve beobachtet; da aber bei den Hydromedusen sich aus der Planularlarve ein Hydromedusentock bildet, der sich verzweigt und auch im normalen Fall verschiedene Hydranthen bildet, mithin also die Individualität der Larve wie des sich festsetzenden Stadiums sehr wenig ausgesprochen ist, so ist hier kein entscheidendes Ergebnis über Doppelindividuen zu erlangen.

Bei Würmern, nämlich dem wegen seiner Kernverhältnisse so vielfach untersuchten Nematoden *Ascaris megaloccephala*, kommen gelegentlich sogenannte Rieseneier vor, die besonders Zurstrassen näher untersucht hat. Dieselben haben eine etwa doppelte Plasmamenge, ihre Schale ist eingebuchtet, sanduhrförmig, die Zahl ihrer Chromosomen beträgt das Doppelte oder Anderthalbfache des Normalen (8 oder 6 bei *bivalens* anstatt 4). Es liegt hier gleichsam ein Verschmelzungsexperiment vor, das die Natur angestellt hat; es wurde geschlossen, dass die Rieseneier mit 8 Chromosomen verschmolzene Eizellen darsteilen, die auch doppelt befruchtet seien, resp. zwei nach der Befruchtung verschmolzenen Eizellen entsprechen, und die mit 6 Chromosomen zwei vorher verschmolzenen Eizellen, die nur einmal befruchtet sind. Aus den ersteren entwickelten sich zusammenhängende Doppelbildungen, aus den letzteren Einheitsbildungen von doppelter Grösse.

Das Problem ist mit diesem Naturexperiment aber nicht gelöst. Was aus der Beobachtung hervorgeht, ist, wie Zurstrassen und Driesch hervorheben, dass «eine im einzelnen spezifizierte Ei-Struktur», eine strenge Lokalisierung von Keimbezirken, eine Mikrostruktur, nicht vorhanden ist. Aber der Wunsch, aus zwei Keimen, die alle Bedingungen zu zwei Individualitäten in sich tragen, einen einheitlichen Embryo zu erreichen, ist nicht erfüllt, da die Objekte, die im Plasma wie im Kern die Vorbedingungen zu zwei Individuen enthielten, auch Zwillingsbildungen lieferten; die einheitlichen Rieseneimbryonen gingen aber von einem Ei aus, das einen allerdings übernormalen Kern besass. Man könnte hier höchstens sagen, dass zwei Eier dem Plasma nach die Rolle von Blastomeren gespielt hätten, nicht nach dem Kern. Aber auch dies ist noch zu viel gesagt, da ja die Eier schon auf dem Oocytenstadium ihre



Individualität aufgegeben haben und zu einer völligen Verschmelzung ihres Plasmaleibes gelangt sind, so dass wir ein Riesenei vor uns haben, das nur in der Menge seiner Teile von einem gewöhnlichen verschieden ist. Auch im inneren Bau muss eine völlige Regulierung zu einem vergrößerten Ganzen und eine Schichtung wie im normalen Ei von vornherein stattgefunden haben. Dies zeigt sich im Verlauf der Furchung, die im normalen Fall sehr eigentümlich determiniert ist. Die Rieseneier furchen sich genau auf die gleiche Weise als vergrößertes Ganzes, trotz der Hindernisse, die ihnen die mitunter nicht ganz ausgeglichene doppelte Eischale bietet (Fig. 70, 71, 72).



Fig. 70, 71, 72. Furchung eines sog. Rieseneis von *Ascaris megalocephala* (nach Zurstratsen). Aus Verschmelzung zweier Ei-Individuen entstanden. Trotz der Größe und des Hindernisses der eingeschnürten Schale geht die Furchung wie an einem Einzelindividuum vor sich.

Bei Seeigeln ist Driesch nach vielfachen Versuchen endlich eine Vereinigung zweier wirklicher Individuen geglückt, allerdings auf einem späteren Stadium, als für die einwandfreie Auslegung wünschenswert wäre. Wenn man kalkfreies Seewasser alkalisch macht, so gelingt ein gewisses Zusammenheften vorher schon mechanisch etwas geschädigter Keime. Diese Methode wurde auf geschüttelte Eier und Furchungsstadien von *Echinus* und *Sphaerechinus* angewandt, und man erhielt dadurch im Blastulastadium Verschmelzungen. Zuerst zeigte sich noch die Zusammensetzung aus zwei Individuen in der biskuitförmigen Gestalt der Blastula, dann aber wurde diese Einschnürung, offenbar durch die osmotischen Verhältnisse, ausgeglichen.

Die Weiterentwicklung dieser grossen, anscheinend einheitlichen Blastulae bot sehr instruktive Verschiedenheiten. In manchen Fällen resultierten vollkommene Doppelbildungen, zwei aneinander hängende Pluteuslarven, jede mit dem charakteristischen Kalkskelet, der Wimpersehnur und dem dreigeteilten Darm (Fig. 73). In anderen Fällen

Fig. 73.

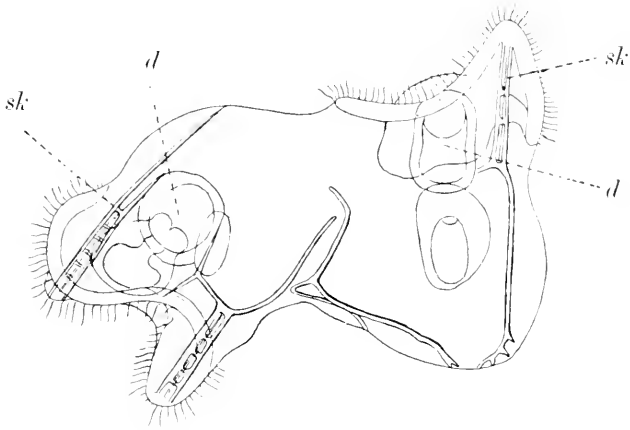


Fig. 74.
d

Fig. 75.

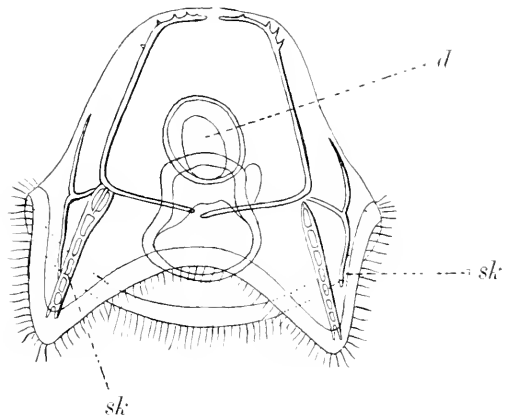
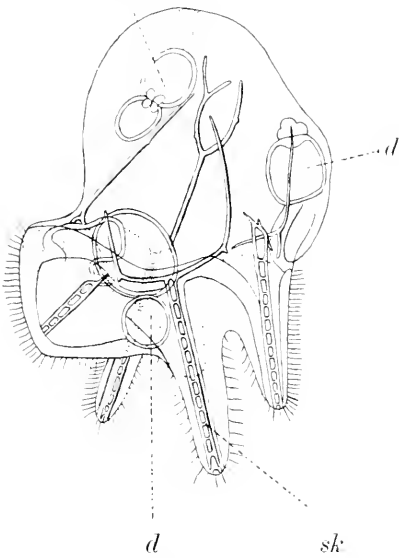


Fig. 73, 74, 75. Aus verschmolzenen Echinidenkeimen (*Sphaerichinus*) entstandene Pluteuslarven, in verschiedener Regulation (nach Driesch).

Fig. 73. Entwicklung eines Verschmelzungsprodukts zum Zwilling-pluteus ohne Regulation.

Fig. 74. Aus drei Blastulis gebildetes Verwachungsprodukt zum Pluteus. Drei Därme (*d*) sind vorhanden (zwei davon rudimentär und mundlos); die Gesamtform mit Arm und Skelet (*sk*) ist ziemlich einseitlich.

Fig. 75. Aus zwei Blastulae entstandener, innerlich und äusserlich einseitlicher grosser Pluteus.

prädominierte ein Individuum, zwei Därme, aber nur ein Mund, ein grosses und ein rudimentäres Kalkskelet waren vorhanden. Sehr interessant war der Fall, dass es äusserlich zu einer völligen Einheitsbildung kam; der Pluteus zeigte seine normalen Fortsätze, Kalkstäbe, alles nur in vergrössertem Mafsstab; innerlich waren aber mehrere Därme (Fig. 74) vorhanden. Manchmal konnten zwei getrennte Darmanlagen noch nachträglich verschmelzen. Das bemerkenswerteste Resultat war jedoch das, dass in nicht wenigen Fällen von vornherein Einheitsbildung auftrat, dass eine Gastrula mit nur einem, nur entsprechend vergrössertem Urdarm erschien, eine einheitliche, nur doppelt so starke Mesenchymbildung und endlich ein grosser, vollkommen proportionaler Einheitspluteus (Fig. 75). Das Ziel einer Verschmelzung zweier Individuen ist damit wirklich als erreicht anzuerkennen, selbst dann, wenn man nicht allen Stadien den gleichen Grad von Individualität zuerkennen will und im normalen Haufen von Furchungszellen eine ähnliche Vereinigung von mehreren Zellindividuen sehen will, wie hier bei der Verschmelzung; dann wäre nur das Ei und der Pluteus Individuen, die zwischenliegenden Stadien aber teilbar. Die Bedeutung des Experiments für die Frage der abhängigen Differenzierung wird durch diese Betrachtungsweise nicht gemindert.

Die Verschiedenheit der Ergebnisse der Verschmelzungsexperimente findet durch die im *Strongylocentrotus*-Ei beobachtete und bei *Echinus* und *Sphaerechinus* ebenfalls anzunehmende Schichtung des Plasmas ihre vollkommene Erklärung. Die Schichtung geht vom Ei auf die folgenden Stadien, auf die Blastula über. Wenn die Axen zweier Keime bei der Verklebung annähernd parallel stehen, so ist die Einheitsbildung zu erwarten; stehen sie im scharfen Winkel, die Doppelbildung. Dazwischen sind Übergangsfälle denkbar; die vegetativen Pole stehen weiter auseinander, die animalen etwas genähert oder umgekehrt; dann wird je nachdem eine bessere Regulierung der einen oder anderen entsprechenden Organe möglich sein; dies zeigen die Fälle mit einheitlichem Skelet aber mehreren Därmen. Auch die neuesten Verlagerungsversuche auf späteren Stadien, die Driesch vorgenommen hat und die unter Umständen partielle Doppelbildungen ergeben (s. p. 32), stimmen mit dieser Erklärung überein, wonach dem vegetativen Pol eine gewisse allgemein (wenn auch nicht absolut) determinierende Wirkung zukommt.

Für die eingangs gestellte Frage von der Selbstbestimmung oder der abhängigen Differenzierung der Teile ist dieses Verschmelzungs-

experiment zweier Keime von grosser Wichtigkeit. Beim entgegengesetzten Fall des Ausgleichs, wo aus halben Keimen und weniger noch Ganzbildungen entstehen, konnte vom Standpunkt der Weismann'schen Lehre noch die künstliche Annahme von Reserveidioplasmen im Kern gemacht werden; diese hätten dann bei Störungen die nötig werdenden Mehrleistungen zu übernehmen. Wie man sich aber die festgelegte Rolle des Idioplasmas zu denken hätte, im vorliegenden Fall bei Wenigerleistung, darüber bringt kaum eine Hilfs-hypothese hinweg, während die Lage im ganzen und die Beziehung der Plasmateile zu einander den Prozess genügend erklärt.

Auch noch in anderer Beziehung ist das Verschmelzungsexperiment von grosser Bedeutung und vielfach diskutiert worden, nämlich für die Frage von der Besonderheit der vitalen Vorgänge. Die Verschmelzungsprodukte zeigen nämlich in ihren einzelnen Teilen unter einander wie in ihrer Beziehung zum Ganzen eine geradezu »wunderbare« Proportionalität. Der Darm eines solchen Einheitspluteus ist bedeutend grösser wie der normale, hat aber zur Gesamtform das gleiche Verhältnis wie ein normaler, ebenso die vergrösserten Skeletstäbe. Die einzelnen Zellen, die die Larve zusammensetzen, sind von gleicher Grösse wie im normalen Tier, aber in der doppelten Zahl vorhanden. Die Mesenchymzellen sind unschwer zählbar; im normalen Fall sind es bei *Sphaerechinus* 30—35, hier entstehen aus der verschmolzenen Blastulawand 60—65; ähnliche Verhältnisse, soweit sie der Schätzung zugänglich, zeigen die Zellen der anderen Elementarorgane, des Darms etc.

Die gleiche merkwürdige Proportionalität tritt bei den Halb- und Viertelsbildungen hervor. Alle Teile sind in ganz entsprechendem Verhältnis zur Zwergbildung verkleinert, Darm, Kalkstäbe etc. am richtigen Ort und in richtiger Proportion vorhanden. Auch hier ist die Zellengrösse dieselbe, wie im normalen Tier, die Zahl dagegen die halbe u. s. w. Bei *Sphaerechinus* zeigen die Halblarven zwischen 14—17 Mesenchymzellen anstatt 30—35, und im Darm, der halben wie der Viertelslarven, lässt sich eine ähnliche Verminderung ersehen.

Ein besonders günstiges Objekt für die Zählung der Zellen bildet die Chorda der Ascidienlarve durch die Grösse und einfache Anordnung der Elemente. Auch hier konnte Driesch bei Halblarven die halbe Zahl zusammensetzender Zellen mit überraschender Genauigkeit feststellen, ebenso mehr oder minder genau bei Echinodermenlarven anderer Gattungen, *Echinus*, *Asterias* u. s. w. Auch bei aus einem Ei erhaltenen Doppelbildungen von *Triton* hat

Herlitzka eine entsprechend verminderte Zellenzahl im Darm und in den Muskelsegmenten beobachtet. Rabl hat gezeigt, dass die Linsen kleinerer Individuen desselben Wirbeltieres nicht etwa kleinere, sondern weniger Zellen von normaler Grösse besitzen.

Die Grösse und Beschaffenheit der Zelle ist also etwas für die betreffende Tierart ganz spezifisches, auch für jedes Stadium bestimmtes.

Die Furchung stellt ein bestimmtes Verhältnis von Zell- und Kerngrösse für die Elementarorgane her, das für jede Spezies konstant ist, und wenn dies Verhältnis erreicht ist, ist der Furchungsprozess zu Ende.

Die Zellen, die den Ausgangspunkt für die Kalkausscheidung bilden, haben eine ganz bestimmte Grösse, ebenso die Zellen, die den Urdarm bilden etc. Ist der Ausgangspunkt der Entwicklung nur das Halb- oder Viertelmaterial, so wird dennoch die spezifische Zellgrösse für jedes Entwicklungs- und Differenzierungsstadium beibehalten; es müssen also dementsprechend in diesen Fällen Zellteilungen ausbleiben, im anderen Fall, bei der Materialverschmelzung mehr Zellteilungen stattfinden, um die spezifische Zellbeschaffenheit für das betreffende Stadium zu erreichen. Dieses Festhalten an der bestimmten spezifischen Zellgrösse für bestimmte Stadien trotz verschiedener Quantität von Ausgangsmaterial ist schon an und für sich merkwürdig; noch mehr wird es dies im Zusammenhang mit der genauen Proportionalität aller Teile, aller örtlichen Abstände, wo sich Differenzierungen einstellen. Der Mund der Echinodermenlarven ist eine durch Darmdurchbruch erfolgende Neubildung an einer ganz bestimmten Örtlichkeit; bei den Halblarven erfolgt dieser Durchbruch in ganz entsprechendem Abstand. Der Darm der Larve zeigt ferner eine charakteristische Dreiteilung (Fig. 78, p. 91); diese vollzieht sich, ohne dass in den Zellen vorher irgend welche Änderungen oder Anreizungen gesehen werden können, in entsprechend vergrössertem oder verkleinertem Masstabe an den Doppel- oder Halblarven (Fig. 79). Die betreffenden Larven sind aus der vegetativen Hälfte einer *Asterias*-gastrula erzielt (s. u. p. 90). Sie haben also als Bildungsmaterial für ihren Darm das volle Entoderm wie die Ganzlarven gehabt; dennoch ist ihr Darm nur von halber Grösse und ungefähr halber Zahl der zusammensetzenden Zellen, entsprechend der um die Hälfte kleineren Gesamtform, und auch seine drei einzelnen Abschnitte sind entsprechend verkleinert. Für

die Organgrösse gilt also das Gleiche bezüglich der strengen Proportionalität wie für die Zellgrösse.

Trotzdem sich also die Differenzierung nach der verschiedenen Quantität des Ausgangsmaterials, einer variablen Grösse, richten muss, richtet sie sich zu gleicher Zeit auch nach der Zellengrösse und den Proportionen der betreffenden Art, also einer konstanten Grösse; und in dieser Thätigkeit des Organismus sieht Driesch einen Vorgang, der nur durch besondere im lebenden Organismus wirkende, in der anorganischen Natur nicht bestehende Gesetzlichkeiten erklärt werden kann, einen Beweis für die »Autonomie der Lebensvorgänge«. Diese Auffassung ist von vielen Seiten bekämpft und besonders scharf von Roux als eine einseitige Ausdeutung des zur Zeit noch Unbekannten bezeichnet worden. Ob dies »zur Zeit noch Unbekannte«, der Unterschied zwischen organischer und anorganischer Natur, jemals gelöst werden wird, ist ja, wie Du Bois Reymonds zum Übermass zitiertes Ignorabimus zeigt, von vielen Naturforschern überhaupt bezweifelt worden; eine neue, noch so intensiv arbeitende Forschungsrichtung wird darin nicht so schnell eine entscheidende Antwort geben können und dürfen. Immerhin hat aber diese Richtung, wie Drieschs Beispiel zeigt, durch Experiment und logische Analyse das dem organischen Körper Eigentümliche präziser analysiert und herausgeschält, anstatt sich, wie vorher oft, nur mit einem Appell an »das Wunderbare« zu begnügen.

XI. Kapitel.

Das Differenzierungsproblem und die Experimente auf späteren Stadien.

Die Keime als äquipotenzielle Systeme. Die allmähliche Einengung der prospektiven Potenz. a) Experimente bei Echiniden, Urdarm, Wassergefäßsystem etc., b) bei Amphibien, Ectoderm, Medullarplatte. (Einschaltung der Born'schen Transplantationsversuche.) Die Zerlegung des Entwicklungsgangs in „cellulare Elementarprozesse“. Begriff der dadurch entstehenden primären, sekundären etc. Elementarorgane und deren Verhältnis zur Keimblätterlehre.

Das vielerörterte Problem von den Ursachen, insbesondere von Art und Zeit der Differenzierung in der Entwicklung, hat durch die Experimente an Furchungsstadien keine einheitliche Beantwortung erfahren. Es rührt dies daher, dass für den Verlauf dieser Experimente eine Reihe von Momenten maßgebend sind, die zunächst mit dem Differenzierungsproblem, wie es von Weismann etc. formuliert ist, gar nicht direkt zusammenhängen, nämlich die Eizstruktur, die Ausgleichfähigkeit und Verteilung plasmatischer Substanzen und die Art und Weise, wie die Furchung mit diesem Material verfährt (s. o. p. 73). Nur bei einem vollständig isotropen Ei, das in all seinen Teilen die gleichen Fähigkeiten aufwiese, also einem „äquipotenten Keim“, könnte eigentlich die Frage nach dem Differentwerden rein gestellt werden. Bei den Eiern sehr vieler Tiere ist aber, wie Beobachtung am normalen und Experimentverlauf erwiesen haben, über gewisse Radial- und Symmetrieverteilungen schon von vornherein durch Plasmalagerung im Ei entschieden, wird die Ausbildung bestimmter Organsysteme von dem Vorhandensein bestimmter plasmatischer Substanzen, wenn auch nicht abhängig, so doch begünstigt. Je nachdem die Furchung mit diesen Substanzen verfährt, werden gleichwertige oder verschiedenartige Stücke, die lediglich durch Plasmamangel an der Weiterbildung gehemmt sind, hervorgebracht, und schon deswegen ist das Ergebnis von Experimenten an Furchungsstadien für die im Lauf der Entwicklung eintretende Verschiedenartigkeit nicht rein und muss je nach Tiergruppe und Stadium verschieden ausfallen. Immerhin können Schlüsse darauf gezogen werden.

Die positiven Resultate der Ganzbildung nach Teilung in den ersten Stadien der Entwicklung bei Echinodermen, der Medusen, des Amphioxus lassen sich nur im Sinn einer auf diesem Stadium

noch qualitativ gleichen Kernteilung verwenden, und die negativen bei Mollusken, Ctenophoren etc. bedürfen zu ihrer Erklärung keiner ungleichen Kernteilung, sondern lassen sich durch die Verteilung der vorhandenen Plasmadifferenzen und deren Lagerung während der Furchung hinreichend ausdeuten. Die blosse Tatsache, dass sich ein Blastomer anders entwickelt, wenn es isoliert ist, als wenn es im Verband des Ganzen geblieben ist, also die Ganzbildung bei Materialentnahme, ferner die positiven Ergebnisse nach Verlagerung und Verschmelzung sprechen für die Wichtigkeit der durch die Entwicklung selbst gegebenen Faktoren, also im Sinne einer Epigenese: denn es werden durch diese Experimente neue Bedingungen gegeben, denen der Organismus im Rahmen seiner spezifischen Eigenschaften folgt, und es ist kaum möglich, anzunehmen, dass durch Präformation im Idioplasma des Eies so viele Entwicklungsmöglichkeiten vorgesehen sind, als Störungen eintreten können.

Es folgt daraus auch ferner, dass ein grosser Unterschied bestehen kann zwischen dem, was Keimeteile, Blastomeren in der normalen Entwicklung leisten, der prospektiven Bedeutung, und dem, was sie überhaupt leisten können, der prospektiven Potenz, die gewöhnlich viel grösser ist. Es können in der Normalentwicklung merkliche Spezialisierungen und dadurch Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Zellen auftreten; diese letzteren haben aber die Fähigkeit der Mehrleistung und darum können die Keimeteile untereinander doch trotz äusserer Verschiedenheiten noch innerlich gleich sein, ein äquipotenzielles System bilden. Erst dann, wenn nicht mehr alle Teile für einander eintreten können, ist ein wirklich innerlicher Unterschied zwischen den Keimeteilen eingetreten; die prospektive Potenz, nicht die prospektive Bedeutung, ist also das Kriterium der Differenzierung.

Die evolutionistische Richtung Weismanns hat diesen Ergebnissen insofern Rechnung getragen, als sie nicht mehr auf jeder Etappe eine Zerlegung der Fähigkeiten, des Idioplasmas des Kerns annimmt, sondern nur in bestimmten Stadien, «wenn an einem Ort des Keims nachweisbare Differenzen eintreten.» Nach der entgegengesetzten Ansicht jedoch könnte eigentlich eine solche innerliche Differenzierung niemals eintreten. Jede Zelle des Körpers in allen Stadien besitzt die Erbmasse in ihrem Kern und trägt dadurch die Möglichkeit in sich, unter geeigneten Bedingungen aus sich das Ganze zu reproduzieren«. Die Erfahrung zeigt jedoch, dass diese Fähigkeit nicht in solchem Mafss vorhanden ist.

Wenn daher das Differenzierungsproblem noch einmal experimentell geprüft werden soll, so darf dies nicht mehr auf frühen Stadien geschehen, wo auch Weismann eine Gleichwertigkeit der Zellen resp. Kerne zugeben kann, sondern auf solchen Stadien, wo zwischen den Zellen nachweisliche Verschiedenheiten eingetreten sind. Die wohlbekanntesten Verhältnisse bei Echiniden bieten hierzu Gelegenheit. Eine gewisse Verschiedenheit war bei den Furchungsstadien der Seeigel schon von der dritten Teilung ab zwischen Blastomeren des einen und anderen Pols zu bemerken, allerdings auf Grund plasmatischer Unterschiede, die ihnen vom Ei ab und durch Teilungsrichtung übermittlelt waren. Es ist daher zunächst zu ermitteln, wie weit diese Verschiedenheit des Schicksals auch auf die Fähigkeiten der Blastomeren übergreift; denn wenn sie eine prinzipielle wäre, wie z. B. bei Mollusken, so bräuchte die Frage des Eintretens einer Differenzierung nicht mehr erörtert zu werden, sondern eine solche Verschiedenheit bestände schon vornherein. Driesch hat deshalb die Wertigkeit der späteren Blastomeren bei *Echinus* einer genaueren Nachprüfung unterzogen und wiederholt gefunden, dass auch rein animale Blastomeren, allerdings seltener, zu Gastrulation und Weiterbildung kommen können (s. o. p. 30), namentlich dann, wenn sie nicht ganz vereinzelt sind, sondern, wenn es sich um einen ganzen Haufen rein animaler Zellen (4 von 8, 8 von 16 des ganzen Keimes) handelt. Trotz der verschiedenen stofflichen Zusammensetzung kann dann die aus animalen Blastomeren bestehende Hälfte zur Ganzbildung kommen, wie auch die vegetative, weil offenbar die grössere Quantität des Plasmas die Vertretbarkeit der Substanzen resp. Blastomeren erleichtert, während dieser Ausgleich bei einzelnen $\frac{1}{8}$ und $\frac{1}{16}$ -Blastomeren naturgemäss viel schwerer ist. Die Quantität des Plasmas an und für sich spielt bei der Ergänzungsfähigkeit eine Rolle und kann, wie zahlreiche Experimente erwiesen haben, nicht unter ein gewisses Minimum herabgehen. Schon das Keimesminimum, das es nur zur Gastrulation bringen soll, beträgt bei *Echinus* $\frac{1}{16}$ und unter Umständen (wahrscheinlich bei einem richtig vegetativen Teilstück) noch $\frac{1}{32}$; $\frac{1}{64}$ Keime bringen es höchstens zur Blastula. Es ist daher auch von einzelnen $\frac{1}{8}$ und $\frac{1}{16}$ Blastomeren nicht die Leistung wie von einer Gruppe zu erwarten, ohne dass darum die Qualität von Plasmasubstanzen in Betracht käme.

Die Möglichkeit anderer als normaler Verwendung der Keimzonen erhellt aus einem Vergleich der aus $\frac{1}{4}$ und aus einem vegetativen $\frac{1}{8}$ -Blastomer gezogenen Larven (vgl. Fig. 21); beide erhalten

vom Mikromerenfeld und annähernd vom gefärbten Ring denselben Teil, nämlich je $\frac{1}{4}$; dennoch aber besitzt die $\frac{1}{8}$ Larve nur halb so viel Mesenchymzellen wie die $\frac{1}{4}$ Larve und auch nur einen etwa halb so grossen Darm (s. o. p. 82). Die Bestimmung der Keimteile durch die plasmatischen Verschiedenheiten ist also bei Echiniden keine absolute, sie macht sich in der Normalentwicklung und bei Verlagerungen geltend (s. o. p. 32) aber kaum bei Isolierung; es findet, wie Driesch es ausdrückt, wohl eine „Determinierung, aber keine Fixierung“ statt; mit anderen Worten: die prospektive Potenz auch dieser späteren Blastomeren ist noch grösser als ihre prospektive Bedeutung, die einzelnen Keimteile können sich gegenseitig vertreten, der Echinidenkeim ist noch auf diesem Stadium ein äquipotenzielles System.

Es fragt sich, bis zu welchem Stadium der Entwicklung dies noch ausgesagt werden kann. Die zeitlich sich anschliessenden Experimente sind auf dem Blastulastadium von *Sphaerechinus* durch Driesch angestellt worden, ehe es zur Absonderung der Mesenchymzellen und zur Ausbildung des Urdarmes gekommen war. In Tropfen, die eine konzentrierte Menge von Blastulis enthielten, wurde mit der Scheere beliebig hineingeschnitten, die dadurch erhaltenen Teilstücke gesichtet und zur Weiterzucht gebracht (Fig. 76). Die Schnittwunde schliesst sich sofort, die Stücke bleiben aber zuerst mit krauser, faltiger Wandung am Boden des Gefässes liegen; in wenigen Stunden sind sie prall und schwimmen munter umher, und von 91 kamen alle mit Ausnahme von 4 zur Weiterentwicklung. Das Resultat ist nicht ganz einwandfrei, da man nicht willkürlich animale und vegetative Hälften — und darauf allein kommt es an — trennen konnte, sondern bei der Kleinheit der Objekte auf beliebige Schnitttrichtung angewiesen. Doch ist kaum anzunehmen, dass nicht unter den 91 Fällen eine grössere Anzahl von gewünschten Hälften gewesen wären, oder dass gerade die 4 von 91 solche rein animalen Stücke repräsentierten. Zusammengehalten mit den vorher erwähnten Versuchen sprechen auch diese Ergebnisse für eine noch vorhandene, wenn auch allmählich schwerer durchdringende Äquipotenz und Ausgleichsfähigkeit.

Noch einen Schritt weiter in der Ontogenese wird die Beschränkung deutlicher. Es wurden Larvenstadien von *Sphaerechinus* und *Echinus* zerschnitten, welche die Mesenchymbildung vollendet hatten und sich zur Gastrulation anschickten (Fig. 77), und es wurden aus dem operierten Material solche Stücke ausgelesen, welche rein »animal« waren, d. h. weder Mesenchym- noch Darmzellen aufwiesen. Von

99 solcher animalen Fragmente bei *Sphaerechinus* brachte es weitaus die grössere Hälfte nicht einmal mehr zur Gastrulation, obwohl die Stücke durchaus gesund umherschwammen und ectodermale Organe lieferten. Von 25 animalen *Echinus*larvenstücken gastrulierten kaum 5, und von 34 animalen Larvenfragmenten von *Asterias* [das Material vom Seestern bietet eine gute Ergänzung durch etwas anderen Verlauf des Urdarmes (s. p. 90)] kam trotz mehrtägiger Weiterzucht

Fig. 76.

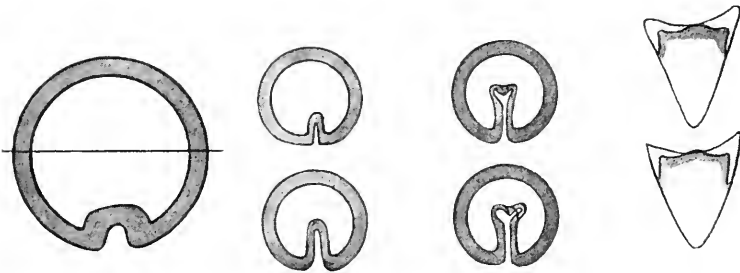


Fig. 77.

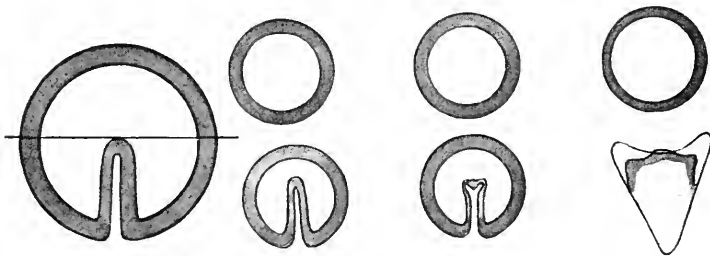


Fig. 76 u. 77. Schemata der Leistungsfähigkeit der animalen und vegetativen Hälfte des Echinidenkeimes, nach Morgan (im Anschluss an Driesch'sche Experimente), und zwar Fig. 76 während, Fig. 77 nach erfolgter Gastrulation getrennt. Die kleinen Figuren rechts zeigen das spätere Schicksal der Teilprodukte. Im Beginn der Gastrulation getrennt, sind beide Hälften zur Gastrulation und Pluteusbildung befähigt, nachher nur diejenige Hälfte, die alle Elementarorgane (Ectoderm, Urdarm, Mesenchym) besitzt.

der gesunden Keime keiner zur Gastrulation. Es ist also daraus zu schliessen: sobald die am vegetativen Pol entstandenen Organe, Darm und Mesenchym, wirklich angelegt sind, sind die übrigen Zellen des Keims nicht mehr im Stande, bei Isolierung diese Organe noch einmal zu bilden; auch umgekehrt können die isolierten Urdärme nicht das fehlende Ektoderm ergänzen. Es ist also eine deutliche Einschränkung der prospektiven Polenz unter den Keimeszellen eingetreten. Da dieselben Zellen vorher, allerdings unter Schwierigkeiten,

die Ergänzung noch leisten konnten, so müssen durch die Abscheidung des Mesenchyms und Urdarms Veränderungen am ganzen Keim, also auch an diesem entfernten animalen Pol stattgefunden haben, wodurch er des letzten Restes der Ergänzungsfähigkeit beraubt worden ist. Auch dies spricht dafür, die Ursachen der fortschreitenden Differenzierung, der Einschränkung der Potenz, in plasmatischen Wirkungen zu suchen, die allmählich durch die Entwicklung selbst eintreten, und nicht in einer plötzlich auf dieser Etappe einsetzenden ungleichen Verteilung der Kernqualitäten.

Leider ist in anderen Tiergruppen die Einschränkung der prospektiven Potenz auf späteren Stadien bisher nur wenig experimentell geprüft worden. Bei Amphibien hat Samassa im Achterstadium des Frosehais die vier animalen Blastomeren durch galvanische Tötung der vier vegetativen zur alleinigen Weiterentwicklung zu bringen versucht und umgekehrt. Die betreffenden Hälften setzen ihre Entwicklung als solche zunächst ungestört fort; es treten aber keinerlei Ausgleichungen ein und die Bildungen sterben in unreifen Stadien ab. Es besteht also auch hier eine Beschränkung in der Entwicklungsfähigkeit, sobald sich die Zellen der animalen und vegetativen Sphaere geschieden haben. Diese Beschränkung ist, wie schon die Isolierungsversuche dargetan haben (s. p. 40), durch die Verteilung plasmatischer Substanzen bedingt; ob sie schon auf so frühem Stadium eine absolute ist, kann nach dem etwas gewaltsamen Samassa'schen Experiment in Anbetracht der diffizilen Regulierungsverhältnisse des Frosehais noch nicht entschieden gelten (vergl. oben Spemann).

An etwas späteren Stadien von Amphibien hat Barfurth Versuche der Materialentnahme gemacht. Wenn bei Verletzungen im Gastrulastadium durch Ektoderm entferntung die weisse Schicht, das Entoderm, blossgelegt wurde, so war letzteres, selbst auf frühen Stadien der Einwucherung, nicht mehr im Stande, von sich aus ein neues Ektoderm zu liefern, sondern dieses ergänzte sich vom übrigen Ektoderm aus. Auch die anderen Keimblätter vermögen sich nur innerhalb ihrer selbst zu ergänzen; es besteht also auch hier eine Einschränkung der prospektiven Potenz der «Keimblätter», oder besser der ersten (primären) Elementarorgane (s. p. 96).

Eine andere Frage ist, wie sich die Zellen solcher Elementarorgane nicht gegenüber den Zellen anderer Elementarorgane, sondern unter sich verhalten, in bezug auf ihre gegenseitige Ausgleichsfähigkeit, prospektive Potenz. Dieser Frage ist besonders Driesch durch sinnreiche Versuche an späteren Stadien von Echinodermen näher getreten.

Wir sehen hier in der Normalentwicklung, dass sich der Darm in ganz bestimmter Weise gliedert, ganz bestimmte Ausstülpungen an fester Stelle für Coelom und Wassergefäßsystem bildet u. s. w. Es fragt sich also auch hier wieder, ob diese Leistungen an ganz bestimmte Zellen gebunden sind, die diese Qualität durch ihr Kernplasma übermitteln erhalten, oder ob diese Veränderung ganz beliebige Urdarmzellen, je nach der Lage treffen kann. Dies kann natürlich durch das Experiment entschieden werden, indem man für die Urdarmzellen neue Bedingungen schafft.

Wenn man Gastrulae von Echiniden zerschneidet, so dass sie in kleinere Stücke zerfielen, die alle drei Zellsorten enthielten, so lieferten die Stücke, die überhaupt leben blieben, normale, nur ganz kleine Plutei, mit typischem dreigliedrigem Darm. Es mussten in Folge der Zerschneidung ganz andere Zellen, sowohl im Ektoderm für die Wimperschur, als auch im Entoderm für die einzelnen Darmteile verwandt werden, als in der Normalentwicklung vorgesehen war; also ist die prospektive Potenz der Ektodermzellen unter sich und der Entodermzellen unter sich die gleiche.

Noch deutlicher zeigt sich dies bei Seesternlarven. Bei der Gastrula von *Asterias glacialis* reicht der Urdarm nicht so hoch herauf, und an seinem distalen Ende markiert sich sehr bald die Endblase, die sich nachher als Anlage des Coelom-Wassergefäßsystems abstürzt (Fig. 78). Wenn man nun Gastrulae so zerschneidet, dass dem vegetativen Teil nur etwa die Hälfte des Ektoderms bleibt und auch vom Entoderm gerade der Teil, der die Blase bildet, entfernt wird, so stellen sich ektodermale wie entodermale Organe trotz der erheblichen Substanzentnahme typisch, nur proportional verkleinert, wieder her. Es wird eine neue Blase (w) von Zellen geliefert, die sich an der Bildung der alten gar nicht beteiligt hatten, und der restierende Darm teilt sich in drei Abschnitte (d_1, d_2, d_3), für die dann ebenfalls andere Zellen wie normaler Weise verwandt wurden. (Fig. 79).

Ebenso können die einzelnen Mesenchymzellen für einander eintreten. Diese Zellen äussern sich, ehe sie die Kalkabscheidung beginnen, am Ektoderm zu einer typischen, bilateralen Figur (Fig. 80). Durch Schütteln hat Driesch dieselben im ganzen Halbraum umher zerstreut (Fig. 81); gleichwohl trat ihre Ordnung nach und nach wieder ein (Fig. 82); es ist kaum anzunehmen, dass da auch nur ein kleiner Teil der Zellen wieder an die richtige ehemalige Stelle gekommen wäre, und dennoch erfolgt die Ausbildung der Skelettstäbe

des Pluteus in typischer Weise. Die Mesenchymzellen sind also wie die des Ektoderms und des primären Darms unter sich von gleicher prospektiver Potenz, können einander vertreten.

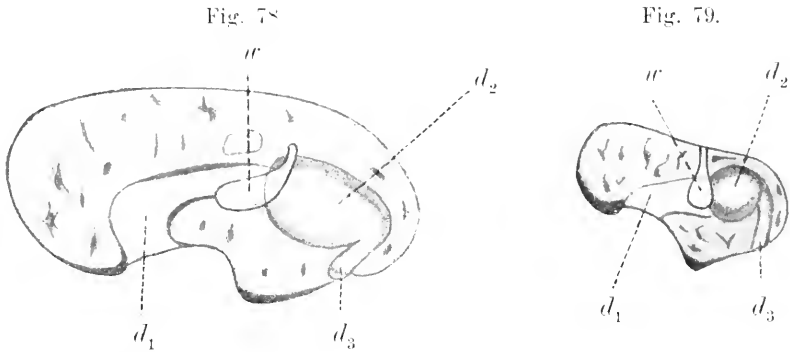


Fig. 78. Normale Bipinnarialarve von *Asterias* von der Seite.

Fig. 79. Bipinnaria, aus dem vegetativen Stück einer Gastrula hervorgegangen (nach Driesch). Trotzdem diese die gleiche Menge Entoderm erhielt, ist doch die Proportionalität der Darmteile zur verkleinerten Gesamtform gewahrt.

w = Wassergefäßblase. d_1 , d_2 , d_3 = Teile des Darms.

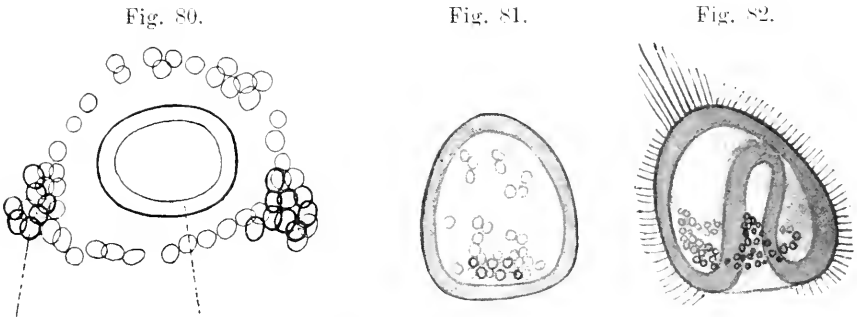


Fig. 80. Normale Lagerung der Mesenchymzellen von *Echinus* vom vegetativen Pol aus. Ein Kranz, der bilateral symmetrische Anhäufungen aufweist.

Fig. 81. Mesenchym durch Schütteln derangiert (Larve von der Seite).

Fig. 82. Mesenchymzellen haben trotz Schütteln selbständig die normale Lagerung eingenommen; auch Darmanlage etc. normal.

Auch letztere Potenz wird wieder eingeschränkt, sobald die betreffenden Organe sich wirklich und räumlich abgesondert haben. Wenn man nach erfolgter Abschnürung der Vasocoelomsäcke (Fig. 78, w) eine Durchtrennung vornimmt, so hat der zurückbleibende Teil des Darms die Fähigkeit zur Neubildung dieser Säcke eingebüßt. Die gleichen Zellen haben die Fähigkeit vorher noch besessen; es ist also nicht

anzunehmen, dass sie ihre Qualitäten in sich, resp. in ihrem Kern tragen, sondern man ersieht aus dem Experiment, dass ihre Leistungen durch Wirkung auf ihr Plasma, d. h. auf die ganze Zelle als solche bestimmt werden. Die Ausstossung der Coelomsäcke aus dem Verband des Urdarms muss auf die zurückbleibenden Zellen eine bestimmte, einstweilen chemisch nicht analysierbare Wirkung haben, ähnlich wie Ausscheidung der Mesenchym- und Darmzellen früher auf die zurückbleibenden Blastodermzellen, die dadurch zu »Ektodermzellen« mit begrenzter Fähigkeit werden.

Auch die Fähigkeit der Mesenchymzellen wird nach erfolgter Skelettbildung eingeschränkt; bei Durchschneidung einer Larve, die bereits ihre grossen Kalkstäbe ausgebildet hat, können in einem Fragment, das keine Kalkkörper enthält, keine neuen Stäbe mehr gebildet werden, auch wenn noch genügend andere Mesenchymzellen vorhanden sind. [Hierbei spielen allerdings noch andere Bedingungen mit, die bei den chemischen Reizwirkungen (s. p. 154 und 194) zu besprechen sind.] Die Zellen eines Elementarorgans, z. B. des Urdarms, sind also unter sich prospektiv gleich; die prospektive Potenz verschiedener Elementarorgane, (sekundärer Elementarorgane, z. B. Coelomsack, eigentlicher Darm) in Bezug aufeinander, ihre gegenseitige Ergänzungsfähigkeit ist jedoch beschränkt.

Diese Einengung der Fähigkeiten im späteren Lauf der Ontogenese ergibt sich auch aus einigen Experimenten von Spemann in der Amphibienentwicklung. Wenn man einen Tritonembryo, in dem die Medullarplatte angelegt ist, durch eine Ligatur quer durchschmürt, so bildet das hintere Stück der Medullaranlage neue Kopfanlagen; es entwickelt sich so, als wenn sein neues künstliches Vorderende ein normales Vorderende wäre. Es legen sich in entsprechender Entfernung Hörblasen an, das Medullarrohr bildet ein Hirn mit typischer Nackenbeuge (trotzdem sich am abgeschnürten vorderen Stück dies ebenfalls entwickelt); die Zellen der Elementarorgane treten also hier für einander ein und besitzen die Fähigkeit einer grossen Mehrleistung, allerdings in den Grenzen des Elementarorgans. Wird die Durchschmürung jedoch erst dann vorgenommen, wenn die Medullarwülste scharf abgegrenzt sind, so kann das hintere Stück keine neuen Kopfanlagen ausbilden, sondern entwickelt sich als Teilbildung, wie wenn es im Verband des Ganzen geblieben wäre, weiter. Es hat demnach gegenüber dem früheren Stadium eine wesentliche Einschränkung der Potenzen auch innerhalb der Medullaranlage stattgefunden.

Den ersterwähnten Versuch, die Mehrleistung der Medullarrohranlage auf früheren Stadien betreffend, hat Spemann seitdem nicht mit positivem Ergebnis wiederholen können, und will ihn daher neuerdings als zweifelhaft zurücknehmen, bis er durch weitere Experimente erhärtet werden kann. Bestehen bleibt aber jedenfalls die Einschränkung der Fähigkeit auf dem späteren Stadium, nur müsste der Eintritt dieser Beschränkung dann event. schon auf etwas früherem Stadium angenommen werden, falls der Versuch nicht einwandfrei war. Eine andere Angabe in gleicher Richtung bleibt bestehen; wenn man die Ligatur in medianer Richtung anbringt, so dass die Medullarplatte längs geteilt wird, so bildet das Vorderende zwei vollständige, nebeneinander gelegene Kopfteile. Eine Mehrleistung ist also unzweifelhaft vorhanden; wir haben gewissermassen zwei verkleinerte Ganzbildungen jede aus halbem Material vor uns, wie wir es entsprechend früher an Blastomeren gesehen haben.

Fig. 83.

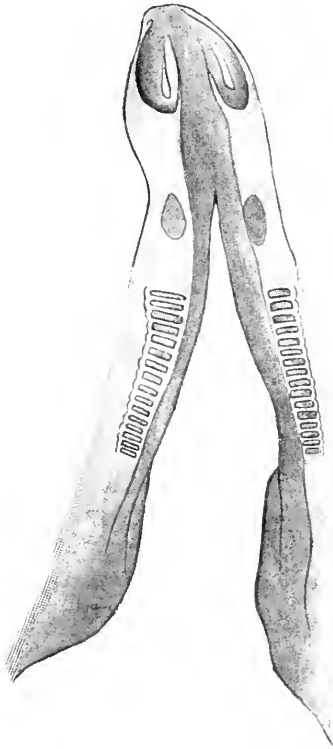


Fig. 83. Embryo von *Trutta fario*. Experimentell erzeugte hintere Spaltbildung (nach Kopsch).

Ähnlich dürften auch die Versuche von Kopsch an Forellenembryonen aufzufassen sein. Er hat auf einem jungen Stadium genau in der Medianlinie der erst später zu Tage tretenden Embryonalanlage die Zellen des äussersten Randabschnittes mittelst des elektrischen Stroms behandelt. Es ergab sich dann eine mediane Spaltung des Keims (Fig. 83). Vorn verblieb die Bildung einheitlich, resp. entwickelten die Teile als Hälften, hinten aber, wo die Differenzierung zur Zeit des Eingriffs noch nicht so weit gediehen war, ergaben sich zwei Ganzbildungen. Solche Doppelbildungen bei meroblastischen

Fig. 84.

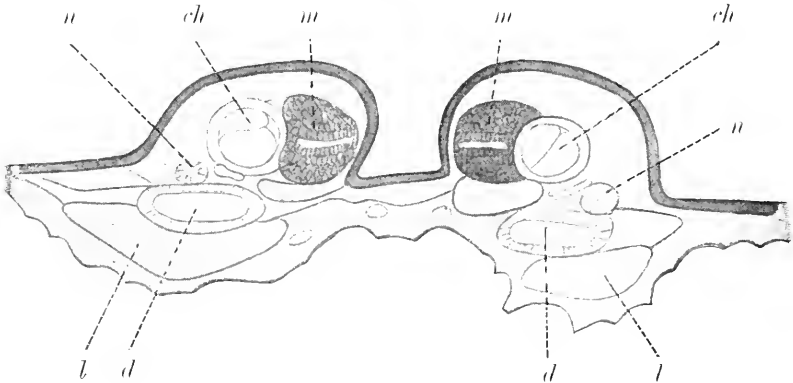


Fig. 84. Schnitt durch Doppelbildung des Saiblings (nach Oellacher).

m = Medullarrohr, *ch* = Chorda, *n* = Nierengang, *d* = Darnteil, *l* = Leber.

Eiern können auch einer Spaltung des Materials auf noch früheren Stadien ihre Entstehung verdanken und sind bei Fischen (Fig. 84) und Eidechsen häufig beobachtet (vergl. p. 51).

Hier lassen sich am ehesten die eigenartigen Transplantations- und Aufpfropfungsversuche anschliessen, die Born an den Larven verschiedener Amphibien angestellt hat. Die Larven vieler Anuren zeigen besonders im Stadium, wo das Medullarrohr sich schliesst, der Kopf sich absetzt, und der Schwanz hervortritt, ein ausgezeichnetes Heilungsvermögen, indem die Epidermis sich in kürzester Zeit über die Wundfläche schiebt. Infolge dieser raschen epithelialen Bedeckung können beliebige Teilstücke bis zum Aufbrauch des in den Zellen enthaltenen Dottermaterials, bis etwa 3 Wochen, erhalten bleiben und sich weiter entwickeln. Die Entwicklung dieser Fragmente zeigt keinen Ausgleich, sondern geschieht durchaus, wie wenn sie im Verband

des Ganzen geblieben wären. Auch der Mangel von Organen, die sonst auf den ganzen Körper des Erwachsenen Einfluss haben, wie Herz und Gehirn, macht sich nicht fühlbar. Dies beweist natürlich nicht prinzipiell die Selbstdifferenzierung, sondern in logischem und zeitlichem Ausschluss an die früheren Versuche nur, dass je mehr sich die Organe ausbilden, je mehr sozusagen sich die primären Elementarorgane in sekundäre, tertiäre etc. sondern, die in sich zwar prospektiv gleich, aber untereinander verschieden sind, desto mehr auch natürlich die Teile ihre erlangte Differenzierung beibehalten müssen.

Fig. 85.

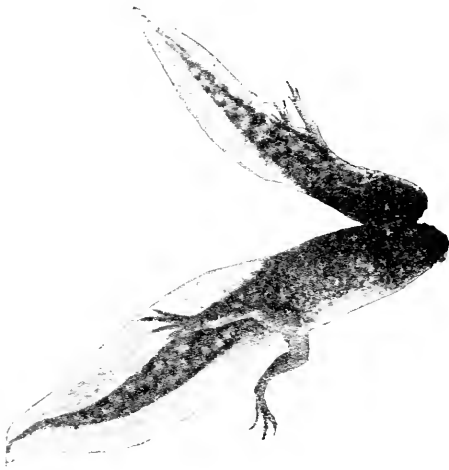


Fig. 86.



Fig. 85 und 86. Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven nach Born.

Fig. 85. *Ranae esculentae*, 13 Wochen nach der Vereinigung. Nach Born. Janusartige Gehirnvereinigung. 14 Tage später als diese Abnahme vollkommen metamorphosiert. Das grössere Fröschen trägt das kleinere dauernd auf dem Rücken.

Fig. 86. *Ranae esculentae*, 13 Wochen nach der Zusammensetzung. Gleich-innige Bauchvereinigung. Nach Born: Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven.

Die Lage und Nachbarschaft erweist sich auch bei diesen Versuchen trotz selbständigen Weiterwachsens dennoch als nicht gleichgültig. Wenn bei der Transplantation entsprechende gleichartige Organsysteme zusammen kommen, so verwachsen sie miteinander; es kann ein Stück Magen mit einem Stück Enddarm, ein Stück Medullarrohr mit einem Fragment verschmelzen, aber nicht ein entodermaler Teil mit einem ektodermalen oder umgekehrt. In den letzteren Fällen bleibt stets eine Narbe von verlötendem Bindegewebe dazwischen; ebenso wenn gleiche Organsysteme verschiedener Spezies

zusammenwachsen, wenn z. B. der Darm von *Rana* mit dem Magen von *Alytes* zusammengepfropft wird. Es kann in solchen Fällen wohl zu einer gewissen physiologischen Verbindung der Teilstücke durch die Blutbahn kommen; eine wirklich organische und morphologische Vereinigung der Teilstücke erfolgt nur dann, wenn sich gleiche Organe gleicher Spezies zusammenfinden. Diese Verwandtschaft macht sich sogar auf Entfernung geltend; selbst wenn die betreffenden Systeme von der Schnittfläche entfernt liegen, nähern sie sich durch eine Art gegenseitiger Anziehung, so dass gleichartiges zusammenwächst. Der Zusammenschluss kann so vollkommen werden, dass man aus der Verlötung zweier symmetrisch gewählter Hälften ein ganzes Tier erhält, das sich in nichts von der aus einem intakten Ei gezogenen Larve unterscheidet. Nach dem Erörterten kann auch dieser Versuch natürlich nicht im Sinn einer Mosaiktheorie ausgelegt werden.

Die vorher besprochenen Erscheinungen, besonders bei Echinodermen, im fortschreitenden Verlauf der Entwicklung haben zur Festlegung von Begriffen und zu Definitionen für die Phasen der Entwicklung geführt, die sich ohne Rücksicht auf den stammesgeschichtlichen Vergleich rein an die Analyse der Vorgänge selbst zu halten suchen.

Wenn sich eine oder eine Anzahl von Zellen durch Qualität und Lage anderen gegenüber als etwas einheitliches kennzeichnen, so geschieht dies durch einen «cellulären Elementarprozess». Die Ontogenese setzt sich aus einer Reihe solcher aufeinanderfolgender Elementarprozesse zusammen. Das Resultat eines cellulären Elementarprozesses wird als celluläres Elementarorgan, oder Elementarorgan schlechweg bezeichnet. Die Furchung ist bei den Echiniden der erste celluläre Elementarprozess; das Blastoderm ist demnach das erste Elementarorgan, ein primäres Elementarorgan. Seine Zellen haben untereinander die gleiche prospektive Potenz. Die Ausbildung der Mesenchymzellen und des Urdarms sind weitere celluläre Elementarprozesse; der Urdarm der Echinodermenlarve ist ein sekundäres Elementarorgan, ebenso das Mesenchym und das Ektoderm. Die sekundären Elementarorgane sind einander gegenüber nicht mehr prospektiv gleich, wohl aber die Zellen jedes sekundären Elementarorgans unter sich. Aus dem Urdarm entwickelt sich durch einen weiteren cellulären Elementarprozess,

durch Abschnürung, die Coelom-Wassergefäßblase; diese wie der zurückbleibende wirkliche Darm stellen tertiäre Elementarorgane dar. Die Blase teilt sich in Coelomsäcke und Wassergefäßanlage; auch deren Zellen sind untereinander prospektiv gleich; der Darm gliedert sich in drei bestimmte Abschnitte. Diese, wie die Wassergefäßanlage etc. sind quartäre Elementarorgane.

Der Begriff eines Keimblattes kann unter Umständen mit dem eines primären, oder sekundären Elementarorgans zusammenfallen, oder kann eine Summe von späteren Elementarorganen darstellen, muss dies aber nicht.

In solcher Weise kann man den Prozess einer Ontogenese unter stetiger Einschränkung der prospektiven Potenz weiter verfolgen bis zu den ultimären Elementarorganen. Dies sind solche, an denen keine neuen Elementarprozesse insceniert werden, sondern welche nur in sich gleichförmige Veränderungen zeigen; z. B. Wachstum unter Erhaltung der Proportionen.

Die gleichen Begriffe wie bei den Echiniden liessen sich bei der Amphibienentwicklung für Blastoderm, Ektoderm, Medullarwulst, Hirn- und Rückenmarksanlage, einzelne Hirnabschnitte etc. anwenden und ebenso an ihnen die fortschreitende Einengung der Fähigkeit und Vertretbarkeit konstatieren. Dass wir für diese Einschränkung keine Zerlegung der Kernqualitäten, sondern im Lauf der Entwicklung allmählich hervortretende plasmatische Unterschiede verantwortlich machen können, scheint auch aus den oben erörterten Experimenten an späteren Stadien hervorzugehen, soweit diese spärlichen Versuche einstweilen überhaupt eine Deutung zulassen.

XII. Kapitel.

Die Experimente der Materialentnahme am ausgebildeten Körper und die Regeneration.

Verschiedene Fassung des Begriffs Regeneration, das Wiederinkrafttreten der prospektiven Potenz. A. Herkunft des regenerierenden Materials. Experimente an Würmern, Seesternen, Fischen, Amphibien. Die histologische Ausbildung des Regenerats. Gleiches aus Gleichem? Die Regeneration der Tritonlinse. Regeneration und Keimblatt, Regeneration und Elementarorgan.

Die Versuche an späteren Stadien der Entwicklung, die im vorigen Kapitel erläutert wurden, haben gezeigt, dass mit dem Fortschreiten der Ausbildung der prospektiven Potenz, die allgemeine Fähigkeit einzelner Zellen und Zellkomplexe, eine allmähliche Einschränkung erleidet. In vielen Fällen liess sich auch deutlich erkennen, dass diese Einschränkung nicht innerhalb der Zellen selbst, etwa durch eine qualitativ verschiedene Kernteilung gegeben, sondern durch Umstände der Entwicklung bedingt war, die auf das Gesamtplasma der Zellen wirkten (s. p. 88). Ebenso nun wie den Zellkomplexen ihre Fähigkeit der Ergänzung nach und nach genommen wird, lässt sich auch vorstellen, dass ihnen diese Fähigkeit durch besondere Umstände wieder verliehen wird; dies muss in der That für die Ergänzung in Verlust geratener Teile des Erwachsenen, für die Regeneration angenommen werden.

Die Definition des Begriffes Regeneration wird von verschiedenen Autoren sehr verschieden gegeben. Einige fassen ihn so weit, dass sie auch die Vorgänge der Ganz-Entwicklung an verminderten Ei- und Furchungsmaterial darunter verstehen, trotz dem hier ja keine Ergänzung eintritt, sondern eine etwas abgeänderte Normalentwicklung an quantitativ geringerem Material; andere fassen ihn so eng, dass sie ihn nur dann anwenden wollen, wenn es sich um besondere in der Normalentwicklung nicht zu Tage tretende Vorgänge und Fähigkeiten der Ergänzung, um sog. »sekundäre Potenzen« handelt. Im eigentlichen Sinn des Wortes ist Regeneration als die Wiederschaffung eines schon vorhanden gewesenen zu bezeichnen, kann also nicht für die Vorgänge an vermindertem Furchungsmaterial gebraucht werden. Mit welchen Mitteln das zu ergänzende geschaffen wird, kommt für diese Begriffsfassung zunächst nicht in Betracht und bildet erst den Gegenstand der besonderen Untersuchung.

Schon im normalen Lebensgang eines Organismus können grössere Teile regelmässig in Verlust geraten (z. B. bei der Ausstossung der Uterusschleimhaut bei deziduatcn Säugern, dem Abwerfen der Geweihe bei Cerviden, der Abstreifung des Chitins und seiner Anhänge bei Arthropoden) und müssen dann wieder erneuert werden; es handelt sich um eine normale oder «physiologische Regeneration». Wenn dagegen durch einen Eingriff oder durch sonstige anormale Umstände eine Neubildung nötig wird, z. B. wenn der Schwanz einer Eidechse abbricht und zur Neubildung kommt, oder wenn das Auge eines Crustaceen abgeschnitten und wieder gebildet wird, so kann man von pathologischer oder besser: «accidenteller» Regeneration sprechen. Diese Ausdrücke beziehen sich jedoch mehr auf die Art des Verlustes, als auf die Art der Erneuerung, denn der Vorgang der Erneuerung selbst hat nichts Pathologisches an sich, sondern erstrebt im Gegenteil die Erreichung des Normalen.

Wodurch eine derartige, das fehlende ersetzende Ausprägung des Regenerats bewirkt wird, ob durch in den Zellen liegende Fähigkeit der Selbstdifferenzierung oder durch abhängige Differenzierung, also durch die Beziehung zum Ganzen, und warum die Neubildung in einen Fall prompt erscheint, im andern Fall ausbleibt, ist die eine Frage, durch welche die Regeneration für die allgemeine Entwicklungsphysiologie von Bedeutung wird. Die andere Frage ist die, aus welchem Material von Zellen und Geweben die Neubildung entsteht, und diese soll zunächst erörtert werden.

Es liegen hierfür verschiedene Möglichkeiten vor. Erstens könnte das Regenerat in allen seinen Teilen aus entsprechenden zurückgelassenen Organen und Geweben des Muttertieres entstehen, so dass sich Muskel aus Muskeln, Knochensubstanz aus Knochen, Nerven aus Nervenzellen u. s. w. bildet. Zweitens könnte für bestimmte Gewebe ein festgelegter Entstehungsherd, eine Matrix, ähnlich wie in der Normalentwicklung, die Bildung übernehmen, wie z. B. bei der Ausscheidung des Chitins, oder bei der Bildung der Chordazellen von den Chordascheidenzellen. Drittens könnte das Regenerat anfänglich nicht aus verschiedenen solcher Bildungsherde, sondern aus einer gleichartigen Masse indifferenter, gleichsam embryonal gebliebener Zellen sich zusammensetzen, die dann die Differenzierung in die einzelnen Bildungsherde erst noch einmal durchmachen müssten. Viertens könnte es der Fall sein, dass Zellen bei der Ergänzung ganz neue, ihnen sonst nicht zukommende Fähigkeiten zeigten und ihnen sonst fremdartige, ungleichartige Gewebe bilden könnten.

Alle diese Möglichkeiten scheinen in den einzelnen Regenerationsprozessen in verschiedenen Tiergruppen ihre Verwirklichung zu finden. Die Entscheidung ist im einzelnen Fall deswegen so schwierig, weil die cellulären Prozesse, die zur ersten Bildung wie zur späteren Ausgestaltung des Regenerats führen, nur an Schnittserien konservierten Materials studiert werden können. Um die aufeinanderfolgenden Stadien zu erschliessen, ist man daher auf den Vergleich verschiedener Individuen in verschiedenen Zeiträumen angewiesen; da aber der Prozess der Regeneration in einzelnen Individuen und auch in einzelnen Teilen des Regenerats nicht gleichmässig schnell abläuft, so hat diese Methode viele Unsicherheit. Auch treten mannigfache Umformungen der Zellen ein, so dass sie, wenn nicht alle zwischenliegenden Stadien vorliegen, oft nicht wiederzuerkennen wären. Ausgeprägte Zellen können eine indifferente Form annehmen, ehe sie sich im Regenerat wieder differenzieren, und es ist oft einer Zelle schwer anzusehen, ob sie «noch» oder «schon» indifferent resp. wieder ausgeprägt ist.

Die Unsicherheit der Resultate wird einigermassen durch die grosse Zahl der Experimente ausgeglichen. Es sind jedoch nicht alle Tiergruppen in gleichem Masse für einen Eingriff geeignet, sondern die Fähigkeit der Wiederergänzung hängt, abgesehen von der Organisationshöhe, noch von anderen, tiefer liegenden Ursachen ab. Vom Standpunkt der natürlichen Zuchtwahl hat man die Erklärung darin gesucht, dass diejenigen Tiere das Regenerationsvermögen in höchstem Grade besitzen, die schon in natürlichem Zustand am meisten Unbilden und Verletzungen ausgesetzt sind, was aber viel bestritten worden ist (s. p. 128). Jedenfalls wird der Experimentator auf bestimmte Tiergruppen dadurch angewiesen, und das sind in erster Linie die Würmer (besonders Ameliden) und die Lurche.

Bei *Tubifer* und anderen im Süsswasser lebenden Gliederwürmern sind von Bülow, Hasse, Hepke, von Wagner u. A. zahlreiche Experimente verschiedenartiger Verstümmelung gemacht, und darnach die Histologie des Regenerats studiert worden. Beim Abschneiden des Vorderendes tritt sofort ein allseitiger Wundverschluss ein, auch das offene Darmende krümmt sich wieder zusammen, und es beginnt eine sehr lebhaft Proliferation, die sich besonders im Ektoderm erkennen lässt. Das neue Material gibt zum einen Teil dem neu auftretenden Zentralnervensystem Entstehung (Oberschlundganglien, den Commissuren, Unterschlundganglien und dem an das stehen gebliebene Bauchmark anschliessenden Strang), zum anderen Teil entstehen aus der

ektodermalen Wucherung neue Muskeln. Ein neuer Pharynx wird vom zurückgebliebenen entodermalen Darm geliefert, dem sich eine nur minimale ektodermale Einstülpung zum Durchbruch nach aussen anschliesst, während in der Embryonalentwicklung dieser Pharynx ganz vom Ektoderm aus geliefert wird. Nach einiger Zeit ist der neue Kopf fertig und funktionsfähig.

Ähnliche Vorgänge der Regeneration, die teils eine gleichartige Verwendung der Gewebe zur Neubildung, teils kleinere und grössere Abweichungen zeigen, sind von Hescheler u. a. Autoren bei den landbewohnenden Ameliden, den Regenwürmern studiert worden, nur dass hier ein Zapfen von Lymphzellen, der beim Wundverschluss auftritt, die gewebliche Verfolgung erschwert (Fig. 87, *ly*). Darm- und

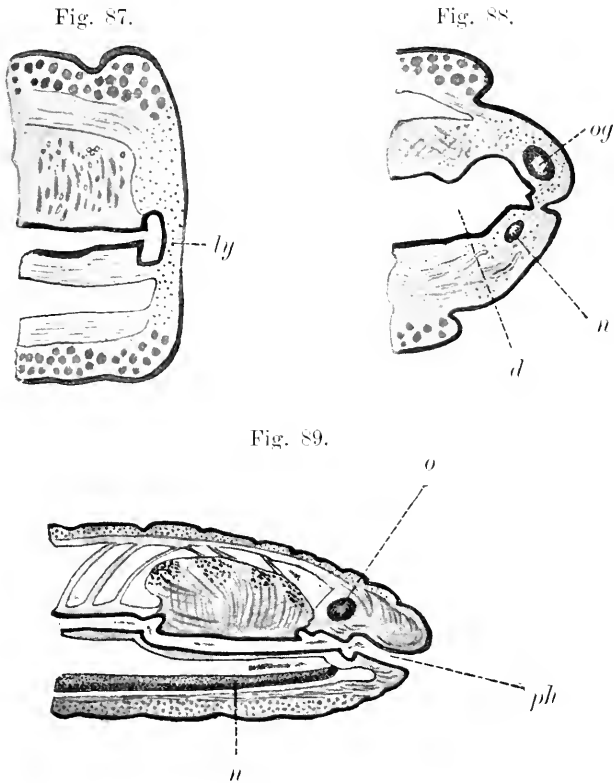


Fig. 87, 88, 89. Stadien der histologischen Regeneration des Regenwurms nach Hescheler.

Fig. 87. Wundverschluss durch Narbengewebe (*ly*). Darm blind.

Fig. 88. Nach 11 Tagen; beginnender Darmdurchbruch. Ober- und Unterschlundganglion (*n*) gebildet.

Fig. 89. Vollendete Regeneration von einem jüngeren Exemplar, nach 21 Tagen.

Ektodermverschluss der Wunde erfolgen etwas später und ebenso eine lebhafte Verwucherung von Zellen im Ektoderm, die dann z. T. in den Lymphzellenzapfen zu liegen kommen. Auch im zurückbleibenden Nervensystem macht sich eine starke Proliferation geltend, sogar in Ganglien, die vom Schnittende entfernt liegen, und diese vom Nervensystem selbst gebildeten Elemente machen jedenfalls einen grossen Teil der Ganglien- und Nervenmasse des Regenerats aus, dem sich event. neues, vom Ektoderm neugebildetes Material anschliesst. Der Pharynx wird ebenfalls nicht vom Ektoderm, sondern vom zurückbleibenden Darm gebildet; doch ist hier eine ektodermale Beteiligung nicht ganz auszuschliessen, weil das embryonale ektodermale Stomodaeum etwas weiter nach hinten reicht, als die Schnittstelle. Die Lymphzellen nehmen nach Hescheler keinen Anteil an der Organbildung im Regenerat, also dürfen wir in ihnen keine indifferenten Zellen sehen, die als bequeme Aushilfe alles leisten können. Im Gegenteil zeigt sich, dass manches scheinbar Indifferente erst nachträglich so geworden ist, indem Zellen vom Ektoderm und wohl noch aus anderen Teilen in diesen Zapfen »indifferenten« Lymphzellen einwandern.

In ganz ähnlicher Weise vollzieht sich der Aufbau der neuen Teile bei der natürlichen ungeschlechtlichen Vermehrung oder Knospung, die vielen dieser niedrigen Anneliden zukommt und häufiger eintritt als die geschlechtliche Fortpflanzung. Bei *Chaetogaster diaphanus* sind nach von Böck, die Tiere vom Herbst bis zum Frühjahr in beständiger Knospung begriffen, ohne dass man die Spur geschlechtlicher Vermehrung finden kann. Wenn der Wurm eine gewisse Länge erreicht hat, treten in einiger Entfernung vom Afterende, in der sog. Knospungszone, Neubildungen in den Geweben auf, die bestimmt sind, einerseits einen neuen Kopf für das hintere Tier, andererseits ein neues Afterende für das vordere Tier entstehen zu lassen. Noch vor der Ablösung der primären Sprosstiere entsteht an ihnen wieder eine Knospungszone u. s. f., bis schliesslich eine ganze Tierkette vorhanden ist, an der das Material der Neubildung in sehr verschiedenem Zustand zu studieren ist. Nach von Böck bildet sich das neue Nervensystem, bestehend aus oberem Schlundganglion, Commissuren und Bauchmark aus einer ektodermalen Zellenwucherung unter Beteiligung der Ganglienzellen des alten Bauchmarks. Aus dieser genetisch also zwiespältigen, dann einheitlichen Zellenmasse, gehen durch strangförmiges Auswachsen jederseits die Commissuren und dann durch Verdickung die oberen Schlundganglien hervor; zu letzteren kommt noch eine weitere ektodermale Zellwucherung ver-

vollständig hinzu. Ebenso erfährt auch das auswachsende Bauchmark noch nachträgliche Vergrößerung durch neu hereinwachsende Ektodermzellen. So gehen also Bildung aus neuem ektodermalem Material und Beteiligung von altem Nervensystem beständig ineinander über. Hiermit erklärt sich z. T. wohl auch die Neubildung des Vorder- und Enddarmes, bei dem ein anderes Material zur Neubildung verwandt wird. Es bildet sich eine ventrale Aussackung der zurückgebliebenen entodermalen Darmwand, der nur ein ganz geringfügiger ektodermaler Anteil zum Durchbruch nach aussen entgegenkommt (Fig. 90). Der

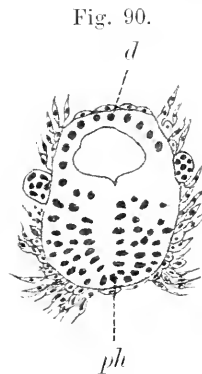


Fig. 90. Neubildung des sonst entodermalen Pharynx (*ph*) bei der Knospung von *Chaetogaster*, vom Mitteldarm (*d*) aus (nach von Böck).

Enddarm bildet sich sogar rein entodermal. Auch Rabes hat bei Pfropfversuchen an *Lumbricus*, die er in verschiedener Kombination vornahm, gefunden, dass fehlende Stücke vom Nervensystem, wenn es sich nur um kleine Portionen handelte, vom alten Bauchmark geliefert wurden, dass dagegen die Hypodermis in Anspruch genommen wurde, wenn die Ersatzleistung eine grössere war.

Es ergibt also bei der Regeneration der Anneliden, dass im Allgemeinen die »Neigung« besteht, Gleiches aus Gleichem zu bilden. Ist Gleiches nicht oder vielleicht nicht in genügendem Maße vorhanden, so participieren zunächst ähnliche, »verwandte« Gewebe, d. h. solche, die mit dem verlorenen in einem genetischen Zusammenhang gestanden haben. Um uns rein entwicklungsphysiologischer Ausdrucksweise zu bedienen, solche Gewebe, die, wenn wir ein oder mehrere Elementarprozesse in der Ontogenie zurückgehen, noch mit dem zu ersetzenden Material ein einheitliches Elementarorgan (s. o. p. 96) gebildet haben. Das ist z. B. der Fall bei dem Nervensystem und der äusseren Körperhaut. Die prospektiven Potenzen ihrer Zellen, die im Lauf der Entwicklung eine Einschränkung erlitten haben, erfahren bei den Vor-

gängen der Sprossung und Regeneration wieder eine Erweiterung, (wodurch, ist eine besondere Frage), und so tritt die schon differenzierte äussere Körperhaut wieder mit ein bei der Neubildung des Nervensystems. Ähnliches ist der Fall bei der nachträglichen Bildung der Muskeln durch die äussere Körperhaut, nur müssen wir hierbei noch einige Elementarprozesse weiter zurückgehen und den Begriff der Keimblätter vorläufig bei Seite lassen. Dann erscheint auch die Neubildung des Pharynx aus dem entodermalen Darm anstatt aus dem Ektoderm nicht so merkwürdig, zumal ein gewisser ektodermaler Anteil auch bei der Neubildung meist nicht ausbleibt, und wir auch in der normalen Ontogenie die Anteile solcher lokal ineinander übergehender Elementarorgane sich öfter verschieben sehen.

Bestimmter lauten die Angaben bei Vertebraten über Gewebsverwendung. Die niedersten Wirbeltiere, die Fische sind bisher zu solchen Versuchen wenig herangezogen worden, weil es lange Zeit nach Fraisse's Erhebungen galt, dass bei Exstirpation von Stücken der Schwanzflosse der Forelle sich die Regeneration auf einfache Wundheilung und Vernarbung beschränke. Neuerdings ist von

Fig. 91.

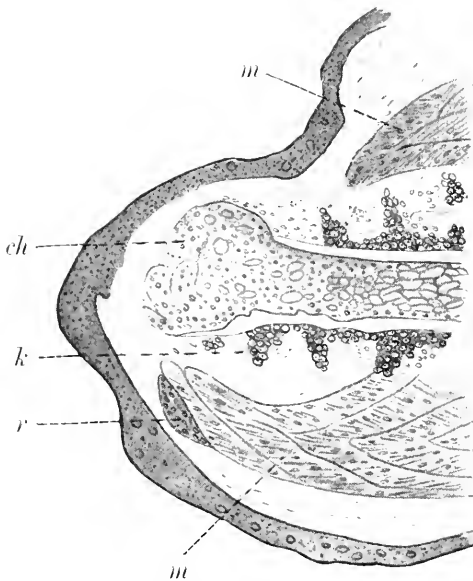


Fig. 91. Histologisches Bild der Regeneration von Vertebraten. Sagittalschnitt durch das Hinterende eines Embryos der Bachforelle (nach Nussbaum und Sidoriak).

r = in Regeneration begriffenes Muskelsegment. *k* = Knorpel. *ch* = Chorda. *m* = normale Muskel.

Anderen, zuletzt auch von J. Nussbaum und Sidoriak ausführlich gezeigt worden, dass fast alle Gewebe und Organe im höchsten Grade regenerationsfähig sind, allerdings jedes zunächst in seinem Rahmen (Fig. 91). Als Versuchsobjekt hat hier die Bachforelle und zwar in sehr jugendlichem, aber schon durchaus geweblich differenziertem Stadium gedient.

Der sich leicht regenerierende Schwanz der Urodelen, Anurenlarven und Eidechsen bietet zum Studium der Regeneration ein günstiges Objekt, weil er eine Reihe verschiedener Organe und Gewebe auf kleinem Raum, auf einem Querschnitt nebeneinander enthält. Haut, Muskeln, Knochen, Centralnervensystem etc. Es zeigt sich auch hier, dass die Masse von Zellen, die zu Beginn das Regenerat zusammensetzt, unter sich nicht vollständig gleichwertig sind, nicht indifferent gebliebene Zellen des Muttertieres darstellen, die jede Leistung erfüllen, sondern dass diese Zellenmasse des Regenerats trotz unter Umständen einheitlichen Aussehen von sehr verschiedenen Gewebssorten des Muttertieres herrührt. Die Leukocyten haben nur die Rolle der Stoffwechselfuhr und Verarbeitung und werden selbst nie zu festen Geweben.

Die betreffenden Untersuchungen sind an zahlreichen Spezies von Fraisse in extensiver und an einigen besonders günstigen Objekten von Barfurth in genauerer Weise angestellt worden. Die neue Haut entwickelt sich bei Urodelen aus Zellen der alten, die aber noch etwas indifferent und nicht zu Drüsen- oder Sinneszellen spezialisiert waren; das neue Nervensystem (Rückenmarksende) wächst vom Schnittende des alten aus, speziell beteiligen sich die den Zentralkanal umgebenden Zellen. Von den vorletzten Wirbeln proliferieren Zellen, die eine zuerst knorpelige Röhre um das neue Nervenrohr abcheiden; in dieser Knorpelröhre zeigen sich dann einzelne Kalkablagerungszentren, die die Anlage der neuen Wirbel bilden. Die neuen Muskeln entstehen von Zellen, die von den vorhandenen Muskeln-auswachsen.

Ähnlich verläuft die Regeneration beim Schwanz der Kaulquappe. Ein Unterschied ist hier insofern gegeben, als dessen Stützgewebe nur aus Chorda, nicht aus Knorpel oder Knochen besteht. Infolgedessen wird auch nur Chorda regeneriert, und es kommt gar nicht zur Bildung von Skeletsubstanz, während in der Regeneration des Urodelenschwanzes direkt Skeletsubstanz gebildet wird, ohne vorherige Bildung von Chorda. Die neue Chorda entsteht beim Froschlarvenschwanz nicht aus den blasigen Zellen der alten Chorda.

sondern aus der Chordascheide. Vom Standpunkt der Keimblätterlehre aus hat man dies auffällig finden wollen, da die Chordascheide mesodermal sei, die Chorda selbst aber entodermalen Ursprungs in der Ontogenie. Es liegt hier jedoch ein ähmlicher Fall vor, wie eben bei den Würmern erläutert, nämlich dass die Vereinigung mehrerer späterer Elementarorgane, wenn man in der Ontogenie rückwärts geht, zu einem früheren Elementarorgan nicht mit dem zusammen zu fallen braucht, was man Keimblatt heisst. Die Chordaanlage fällt mitunter topographisch in das Bereich der Darmanlage, das ist jedoch nicht immer der Fall; sie kann auch mit mesodermalen Bildungen zuerst zusammenliegen. Aus dieser Diskrepanz zwischen natürlicher, allmählich von primären zu späteren Elementarorganen fortschreitender Entwicklung und der künstlichen Scheidung der »Keimblätter« erklären sich wohl die Widersprüche, die für die Chordaentstehung in der Ontogenie der Wirbeltiere sich finden.

Dass kein solch prinzipieller Unterschied zwischen Chordascheide und Zellen der Chorda selbst vorhanden ist, scheint auch aus der Angabe von Barfurth hervorzugehen, wonach ein Unterschied in deren Beteiligung besteht je nach dem Alter, in welchem an der Larve der Eingriff vorgenommen wird. In ganz jungen Larven von *Siredon* können noch die Chordazellen selbst die Neubildung übernehmen, in älteren hört dies allmählich auf, es beteiligen sich die Scheidenzellen daneben; wenn Skeletsubstanz später gebildet ist, dann besorgen die Scheidenzellen dies allein, und die Chordazellen haben die Fähigkeit der Neubildung verloren. Es ist dies ein ähnliches Verhalten, wie bei der gemischten Entstehung des Annelidennervensystems im Regenerat, das teilweise aus altem Nervensystem, teilweise aus vom Ectoderm neugebildetem Material sich zusammensetzt; die gegenseitige Beteiligung kann im Einzelfall sehr verschieden sein; beide Entstehungsherde sind aber nicht prinzipiell verschieden, sondern hängen auf dem Stadium eines früheren Elementarorgans zusammen, auch wenn sie hier eventuell topographisch in verschiedenen Keimblättern liegen können.

Die Neubildung beim Verlust des Schwanzes der Lacertilier ist eigentlich kein vollkommenes und richtiges Regenerat (s. u. p. 115). Es bildet sich das gegliederte Skelet nicht wieder, sondern nur ein einheitlicher Knorpelstab, der auch keiner Chordabildung entspricht. In diesem Stab können dann später einige Verknöcherungsstellen auftreten, aber so unregelmässig in Lage und Ausprägung, dass man von Wirbeln nicht reden kann. Auch das Nervensystem ist sehr

unvollkommen; die Muskeln sind dagegen besser ausgebildet. Alle Gewebe, Muskeln, Haut, Nerven- und Skeletsubstanz, auch wenn letztere in der Formausprägung dem alten nicht entsprechen, entstehen histologisch aus den entsprechenden Schichten des zurückbleibenden Stumpfes.

Auch bei der Neubildung von Gliedmaßen, die bei verschiedenen Urodelen studiert wurde, herrschen ähnliche Verhältnisse: die Formausprägung des Regenerats entspricht nicht immer vollkommen dem verloren gegangenen, histologisch aber hält es sich genau an die Gewebe des zurückgebliebenen Stammes. Ferner ist bei der physiologischen Regeneration an Vertebraten das Eintreten der gleichen Gewebe zum Ersatz in vielen Fällen festgestellt. Die verloren gegangene Uterusschleimhaut regeneriert sich aus zurückgebliebenem Epithel, die darunter liegende Mukosa erhält durch neue Lymphzellen ihre frühere Beschaffenheit.

Daraus ein allgemein gültiges Gesetz, dass nur Gleiches aus Gleichem« entsteht, abzuleiten, wird schon durch die erwähnten Befunde an Würmern vereitelt, noch mehr durch neue Versuche an Wirbellosen¹⁾; aber auch an Vertebraten zeigen verschiedene Befunde, dass die Eigenart oder Spezifität der Gewebe nicht so weit geht. Es erhellt dies besonders aus den berühmten Experimenten der Linsenexstirpation bei Urodelen, die von Colucci, dann unabhängig davon von Wolff, später von Erich Müller und in noch ausgedehnterer Weise von Fischel angestellt worden sind. Man kann bei *Triton* wie bei *Salamandra* durch eine Staaroperation die Linse vollständig entfernen; nach einiger Zeit regeneriert sie sich vollständig, und zwar stammt das Regenerat weder aus Resten der exstirpierten Linse [dies ist durch die Totalerstirpation ausgeschlossen], noch vom verletzten Hornhautepithel, sondern vom Rand der Iris, dessen bereits hochgradig differenziertes, pigmenterfülltes Epithel sich hierzu ent- und umdifferenzieren muss.

1) Nach Experimenten, die besonders Przi Bram angestellt hat, besitzen auch die Crinoiden eine sehr grosse Restitutionsfähigkeit, und es können dabei andere Gewebe und Organe für einander eintreten, so z. B. vermag der blosse Kelch die ganze Scheibe wieder herzustellen. An Ascidien hat Driesch operiert und von *Clavellina lepadiformis* Individuen so getrennt, dass die eine Hälfte den Kiemenkorb, die andere jeweils den Eingeweidesack enthielt. Nach 4 Tagen waren alle Individuen vollständig oder nahezu zu ganzen Ascidien regeneriert. Es vermag also der Eingeweidesack den histologisch so verschiedenen Kiemenkorb zu ersetzen und umgekehrt.

Um den Verlauf der Regenerationsvorgänge zu würdigen, ist eine Erinnerung an die Entstehung der Linse und benachbarter Augenteile in der Normalentwicklung am Platz. Auf einem Stadium, wo sich nicht nur das gesamte Zentralnervensystem vom übrigen Ektoderm als Elementarorgan abgetrennt, sondern auch durch weitere Elementarprozesse in einzelne Abschnitte differenziert hat, als Rückenmark, Gehirn und dessen Teile (»Elementarorgane späterer Ordnung«, s. o. p. 97), bildet sich in der Gegend des Zwischenhirns durch einen weiteren Elementarprozess die primäre Augenblase. Ihre anfängliche weite Ausstülpung schnürt sich immer mehr vom Hirn ab; zu gleicher Zeit bildet sich vom darüber liegenden Ektoderm her eine Einstülpung, die Anlage der Linse (Fig. 92 *A o*). Diese, sowie die Anlage des Glaskörpers bedingen eine Eindellung der Augenblase zu einem zweiwandigen Becher (Fig. 92 *B*); dessen äussere Wand stellt z. T. die Anlage der Pigmentschicht, der Iris, dessen innere die Anlage der Netzhaut dar (*u* und *r*).

Fig. 92.

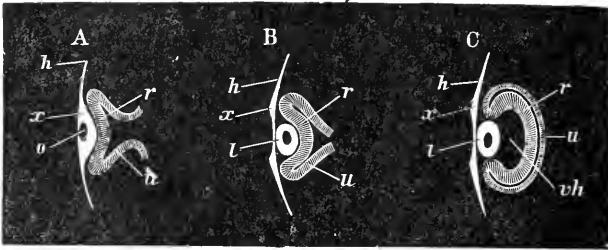


Fig. 92. Bildung der Wirbeltierlinse in der Normalentwicklung.

Diagramme der Entwicklung des Auges vom Hühnchen nach Remak (Unters. z. Entw. d. Wirbeltiere). *h* Ektoderm, *l* Linse, *o* Linseneinstülpung, *x* Verdickung an deren Rande, *r* und *u* vordere resp. hintere Wand der primitiven Augenblase (Retina, Tapetum nigrum). *vh* Glaskörper. In C ist die Verbindung mit dem Gehirn nicht getroffen.

Mit der folgenden Loslösung der Linse vom Ektoderm sind die cellulären Elementarprozesse im ganzen erledigt; histologische Ausprägung und Wachstum besorgen das Weitere. Speziell in der Linse werden die Unterschiede zwischen den Zellen der vorderen und hinteren Wand immer beträchtlicher; die ersteren bleiben zeitlebens als gewöhnliches Linsenepithel erhalten, die letzteren wachsen ausserordentlich in die Länge und werden zu den Linsenfasern, deren Gestalt und Anordnung die Eigentümlichkeit der Linse bedingt.

Bei der Neubildung nach der Exstirpation erscheint die Linsenanlage an einer ganz anderen Stelle. Am Rand der Iris, da, wo der

pigmentierte Teil (*p*) in die innere Wand des Bechers übergeht, bildet sich durch starke Zellvermehrung eine knopfförmige Verdickung (Fig. 93 a *r*). Ursprünglich sind die betreffenden Zellen noch stark pigmentiert, dann aber nehmen sie ein klares indifferentes Aussehen an. Die histologische Weiterentwicklung dieses allmählich grösser werdenden Spheroids geschieht nur merkwürdigerweise ganz auf dieselbe Art wie im embryonalen Linsensäckchen. Zwischen den Zellen erscheint ein Spalt, der die vorderen, das Linsenepithel, von den hinteren trennt (Fig. 93 c), die auswachsen und, zu Linsenfaseru werdend, die charakteristische konzentrische Lagerung annehmen. Schliesslich schmürt sich die Bildung ab und nimmt die Lage der normalen Linse ein (Fig. 93 d, 94).

Fig. 93 a—d.



Fig. 93 a, b, c, d. Regeneration der Linse vom Irisrand aus nach Wolff.

Die verschiedenartige Herkunft dieser neuen Linse von der normalen embryonalen hat zu vielerlei Erörterungen geführt. Dass völlig Gleiches aus Gleichem bei der Linsensexstirpation entstehen könnte, ist ja schon deswegen ausgeschlossen, weil die Linse mit ihrem Epithel vollständig entfernt wurde; aber es könnte doch ein näher verwandtes Material für die Neubildung benutzt werden, z. B. die äussere Haut, trotz ihrer Differenzierung, da mit ihr ja das Linsensäckchen auf dem Stadium eines früheren Elementarorgans noch zusammengehangen hat, und nicht gerade der Irisrand.

dessen aus der Wand des Vorderhirns stammendes Material bei keinem Vertebraten den geringsten Zusammenhang mit der Linsenbildung hat. Wenn wir allerdings um eine ganze Anzahl von Elementarprozessen in der Ontogenese zurückgehen, dann sind auch Haut- und Linsenmaterial, sowie Zentralnervensystemanlage noch in einem Elementarorgan vereinigt, dem Ektoderm (in diesem Fall deckt sich

Fig. 94.

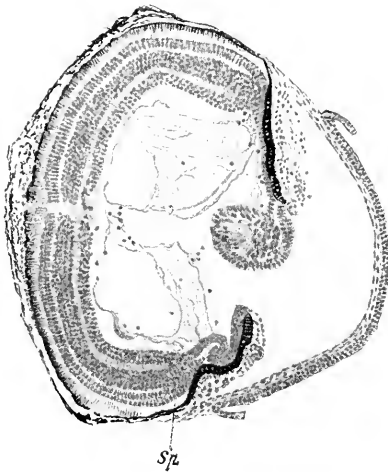


Fig. 95.



Fig. 94 und Fig. 95. Regeneration der Linse nach Fischel.

Fig. 94. Meridionalschnitt durch ein Auge, 54 Tage 9 Stunden nach der Linsenextraktion. Am oberen Pupillarrande hängt die neugebildete Linse. Der Glaskörper ist stark geschrumpft. *Sp* Spalt zwischen Chorioidea und Retina. Vergr. 1/45. Nach Fischel.

Fig. 95. Regenerierte, soeben abgelöste Linse. Die Ablösungsstelle sowohl an ihr, wie an der Iris noch kenntlich. Die Iris unregelmässig gefaltet, infolge von Läsionen bei der Operation. Vergr. 1/205. *L* Linse. *J (o)* obere Hälfte. Nach Fischel: Über die Regeneration der Linse.

der Keimblattbegriff mit dem des Elementarorgans). Aber dieses Stadium liegt so weit und durch so zahlreiche Differenzierungen davon getrennt, dass die Verwendung des Irismaterials darum nicht minder merkwürdig erscheint. Vielleicht spricht bei dessen Verwendung mit, dass es der exstirpierten Linse so benachbart liegt, während die näher verwandte äussere Haut durch das dicke Mesoderm-

lager der Corneaunterlage von derselben entfernt ist. Diese Bedingungen der Regeneration sollen, ebenso wie die grosse theoretische Bedeutung des Experiments, bei der Erörterung der Abhängigkeit vom Ganzen noch weitere Besprechung finden; hier handelt es sich besonders darum, zu zeigen, dass auch bei Vertebraten andersartiges Material zur Neubildung verwandt werden kann, sowie dass dieses Material bereits vollständig differenziert sein, seine Eigenart, seine histologische sog. «Spezifität» bereits erreicht haben darf.

Gerade das Beispiel der Linse Neubildung zeigt, noch schlagender wie die erwähnten, bei Würmern u. s. w., »dass eine histologische «Spezifität» innerhalb der Zellen eines und desselben Organismus nicht existiert. Schon der Ausdruck «Spezifität», den viele Histologen für die Gewebsarten anwenden, ist nicht glücklich, denn er überträgt den ganz anders gemeinten Begriff der Spezies im Tierreich auf die verschiedenen Zellsorten und Gewebe einer und derselben Art, die doch in diesem Sinn niemals «spezifisch» von einander verschieden sein können, auch wenn sie eine gewisse eigene Ausprägung bereits erlangt haben und normaler Weise nicht mehr ineinander übergehen.

Es ist von O. Hertwig in besonders klarer Weise auseinandergesetzt worden, wie wenig die geweblichen Verschiedenheiten der Zellen, die die Histologen spezifisch nennen, gegenüber den wirklich spezifischen Zelleigenschaften, die die Tierart als solche charakterisieren, in betracht kommen. Letztere stellen eine Organisation dar, welche die Zelle von einer Mutterzelle ererbt hat, und deren Eigentümlichkeit in der über unermessliche Zeiträume sich erstreckenden Kette des organischen Entwicklungsprozesses begründet und befestigt ist«; erstere sind Eigentümlichkeiten, welche die Zelle durch vorübergehende Bedingungen im Lauf der Einzelentwicklung erworben hat. Diese Umbildungen der gesamten plasmatischen Natur können allerdings sehr weit gehen, und es ist daraus erklärlich, wenn Gewebe eine gewisse Eigenart erlangen und nicht mehr ineinander übergehen; denn die verwickelten Bedingungen, welche zu ihrer Ausprägung geführt haben, »sind nicht in jedem Moment . . . im Handumdrehen wieder herzustellen«. Theoretisch ist eine solche Herstellung aber denkbar, und sie findet in den erwähnten merkwürdigen Fällen der Regeneration tatsächlich statt.

Diese Fälle der Verwendung andersartigen Materials hängen mit denen der Verwendung »verwandten« und gleichen Materials

stufenweise zusammen. Die Organe resp. Gewebe können die bereits erlangte »Spezifizität« wieder gradweise aufgeben, sich um einen oder mehrere Elementarprozesse »verjüngen« und auf das Stadium früherer Elementarorgane zurückkehren. Gerade die Materialentnahme scheint den Anlass zu solchen Verjüngungsprozessen zu liefern, so dass Anlagen, die unter den Bedingungen der natürlichen Entwicklung latent geblieben waren, zur Ausbildung kommen und von einer bestimmten Stufe ab eine Wiedererzeugung »Regeneration« im eigentlichen Sinne eintritt.

Die Stufe, bis zu der die Gewebsverjüngung geht, kann sehr verschieden sein; sie kann im extremsten Falle so weit zurück liegen, dass die Zellen im Regenerat wieder alle Fähigkeiten wie in frühen Stadien der Entwicklung, etwa wie im abgefuehrten Keim, haben. Die Anlage der Neubildung stellt dann, wenn es sich um Wiederherstellung von verschiedenartigen Organen handelt, ein äquivalentes System dar. In den meisten Fällen jedoch geht die Verjüngung nicht so weit; die Anlage des Regenerats stellt dann eine Summe von verschiedenen Elementarorganen dar, die einander gegenüber nicht gleichwertig, aber in sich selbst noch äquivalent sind, etwa wie beim Stadium einer Echinidengastrula oder einem Vertebratenembryo nach Bildung des Nervensystems und Darmrohrs (s. o. p. 90). Mit dem Begriff des Keimblatts kann ein solches Elementarorgan oder die Summe späterer Elementarorgane zusammenfallen, muss aber nicht, wie wiederholt betont werden muss; je nachdem können auch die Gewebsverwendung und Organentwicklung beim Regenerat mit der Keimblätterscheidung in Einklang stehen oder nicht, und noch grössere Diskrepanz zeigen wie die Normalentwicklung.

Alles bisher erörterte bezieht sich auf den Aufbau des Regenerats, auf seine Herkunft. Man kann jedoch im Regenerationsverlauf zwei Phasen auseinander halten, eine Anlage und eine Ausgestaltung. Wie sich die Anlage zusammensetzt, ist auf Grund der in der experimentellen Embryologie neu gewonnenen Begriffe in Vorstehendem erläutert. Wie und warum sie sich ausgestaltet, das Fehlende richtig oder je nachdem, unvollkommen oder gar nicht ersetzt, ob hierzu zur Erklärung die in den Zellen der Anlage liegenden Fähigkeiten ausreichen, dies bildet eine weitere Frage, zu deren Klärung man, wie in der Embryonalentwicklung, wieder das Experiment herangezogen hat.

XIII. Kapitel.

Die typische Regeneration und die Experimente der Heteromorphose.

B. Ausgestaltung des regenerierenden Materials. Abhängigkeit vom Ganzen. Korrelative Einflüsse. Unvollkommene Regeneration. Experimente bei Medusen, Reptilien, Vögeln. Atypische Regeneration (Heteromorphose). Experimente bei Würmern, Amphibien. Mehrfachbildungen. Die Augen- resp. Antennenneubildung bei Crustaceen. Die Heteromorphosen bei der Linsenueubildung der Wirbeltiere. Regenerationstheorien.

Schon in den frühesten Zeiten der Biologie haben die Vorgänge der Regeneration auch theoretisches Interesse erregt, und man hat die Frage aufgeworfen, warum in so vielen Fällen das Fehlende richtig und »zweckentsprechend« wieder hergestellt werde. Man hat vielfach in dieser Leistung des Organismus etwas »Metaphysisches« gesehen, etwas, das über die Gesetze der anorganischen Welt hinaus gehe, und selbst zahlreiche neuere Erklärungen haben sich von dieser Vorstellung nicht frei gemacht.

Wir sehen einen Komplex indifferenter Zellen, oder mehrere unter sich verschiedene, aber in sich indifferente Komplexe von Zellen, »Elementarorgane«, sich in ganz bestimmter Weise ausgestalten und schliesslich einen bestimmten fehlenden Teil des Organismus und gerade nur diesen liefern. Wohl sind ja unter Umständen einzelne Zellgruppen in ihrer prospektiven Potenz beschränkt, die einen können nur Muskeln, die anderen nur Nerven, die anderen nur Skelett liefern; aber warum diese Zellen dann gerade bestimmte Knochenteile, bestimmte Muskelgruppen u. s. w. wieder erstehen lassen, trotz der in ihnen liegenden offenbar grösseren und allgemeinen Potenz der Knochen- und Muskelbildung etc., das bildet eine in der philosophierenden Biologie immer wiederkehrende Frage. Die Antwort des reinen Empirikers lautet zunächst: weil diese Zellgruppen sich im Gegensatz zur Embryonalentwicklung nicht selbständig, sondern in steter Beziehung zum Ganzen entwickeln, und weil diese Beziehung sich in jeder Etappe der Regeneration bis zum »Fertigsein« geltend macht. »Der Organismus als Ganzes übt eine solche Kraft über das neu sich bildende Glied aus, dass es zur Wiederholung seines Vorgängers wird.«

Man hat dagegen eingewandt, dass dies nur eine Umschreibung der Thatsachen sei, und dass gerade diese Wirkung des Ganzen auf die Teile »etwas Metaphysisches« an sich trage. Dies zeige sich besonders dann, wenn der Einfluss des Ganzen so mächtig sei, dass sich das »Streben«, das Fehlende wieder ganz zu machen, auch entgegen der den zurückbleibenden Elementen sonst innewohnenden Kraft geltend mache, wenn also Richtiges sozusagen aus unrichtigem Material ergänzt wird, wie bei der Linsenregeneration und in anderen merkwürdigen Fällen.

Doch ist dieser Einfluss des Ganzen nicht so absolut wirksam und nicht ausschliesslich für den Ablauf der Regenerationsvorgänge verantwortlich. Das ist schon daraus ersichtlich, dass in vielen Fällen die Regeneration unvollkommen ist, ja auch ganz ausbleibt; ferner daraus, dass die Regeneration sich öfters nicht im Rahmen des Ganzen hält, sondern darüber hinausgeht, indem mehr gebildet wird als fehlte, oder endlich daraus, dass manchmal etwas gebildet wird, was sonst nicht an dieser Stelle gestanden, u. U. ein anderes Organ. Für diese Vorgänge eines unrichtigen, dem normalen Ganzen nicht entsprechenden Wiederaufbaues (und nur für diese) sei der Ausdruck Heteromorphose angewandt im Anschluss an Loeb.

Die Vorgänge der Heteromorphose haben als »unzweckmäfsig« oder dem Einfluss des Ganzen nicht entsprechend besonderes Interesse; man hat sie daher künstlich hervorzurufen gesucht und hat sie an solchen Fällen, sowie an Material, das man ursprünglich für wirkliche Regeneration bestimmt hatte, studiert.

Einen Fall sehr unvollkommener, fast ausbleibender Regeneration bieten die Medusen, während gerade sonst bei Cölenteraten die Fähigkeit der natürlichen Sprossung sehr ausgebildet ist. Wenn man von der Meduse *Gonionemus vertens* Stücke ausschneidet, so schmelzen die Schnittenden eines Teilstückes zwar zusammen, und es bildet sich wieder eine Glockenform; aber die fehlenden Teile werden nicht wieder ersetzt. Wenn man z. B., wie Morgan gezeigt hat, den Schnitt in der angegebenen (Fig. 96) Richtung ausführt, so behält jedes Teilstück nur seine ursprünglichen 2 Radialkanäle (Fig. 97) und nur der halbe Magenteil schliesst sich zu einem ganzen Rohr; auch keine neuen Tentakeln bilden sich, höchstens am Treffpunkt der Schnittenden. Auch $\frac{1}{4}$ Stücke und und kleinere überleben und bilden noch event. einen neuen Magen aus dem Entoderm eines Radialkanals,

aber sonst nichts, trotzdem sie in richtiger Glockenform schwimmen und Wochen hindurch gefüttert und erhalten werden können.

Fig. 96.

Fig. 97 a.

Fig. 97 b.

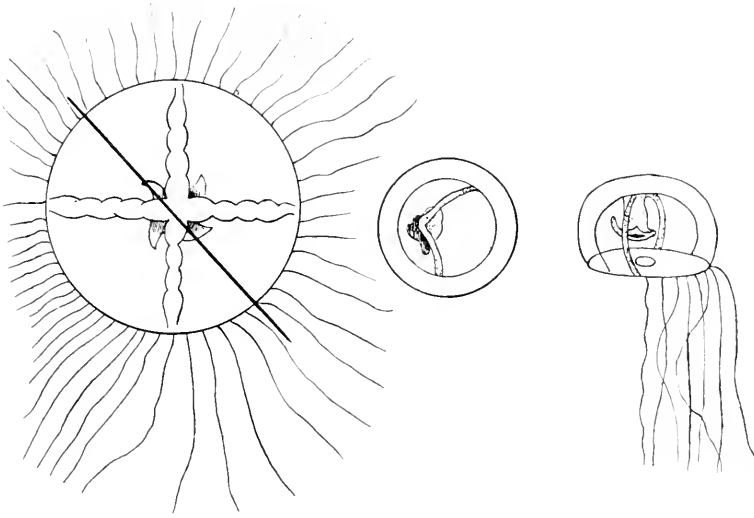


Fig. 96 und 97. Unvollkommene Regeneration einer Meduse (*Gonionemus vertens*) nach Morgan. Fig. 96 zeigt die Linie der Operation an der ganzen Meduse an, Fig. 97 a und b das unvollkommene Regenerat von oben und von der Seite mit nur 2 Radiärkanälen.

Eine sehr unvollkommene Regeneration stellt auch der neugebildete Eidechschwanz dar, sowohl was seine gewebliche Ausprägung, als was seine ganze Form betrifft. Vom Nervensystem finden sich in ihm nur Rudimente; sein Stützgewebe ist anderer Art wie im normalen; richtige Wirbel enthält er keine, und seine Gesamtform ist kürzer und gedrungener.

Hierher lassen sich auch Versuche einer Linsenregeneration rechnen, die Barfurth am Hühnchenembryo gemacht hat. In erwachsenem Zustand zeigen die Vögel überhaupt keinerlei Ergänzungsvorgänge dieser Art; dem Embryo kommt, wie durch Kopsch gezeigt wurde, in anderen Geweben auf frühen Stadien eine gewisse Regenerationskraft noch zu. Barfurth hat an Hühnchenembryonen des 2.—4. Tages die Anlage der Linse und des Augenbeherrandes verletzt, die hierzu notwendige Lücke in der Eischale nach Kopsch's Methode mit Deckglas und Wachtring verschlossen und dann die Bebrütung fortgesetzt. Man hat bei diesen diffizilen Versuchen die Stärke der Verletzung nicht ganz in der Hand, und

die Ergänzungen verlaufen darnach in ziemlich verschiedener Weise. Bei einer nur oberflächlichen Verletzung hatte der später fixierte Embryo Augenbecher und Linse wie normal gebildet; bei einer sehr starken Schädigung wurde gar kein Auge mehr gebildet, Mesenchymgewebe war an die Stelle gerückt, und die gewöhnliche Epidermis hatte die Wunde verschlossen. Bei Verletzungen mittleren Grades — und diese haben hier besondere Beziehung — zeigten sich deutliche Wiederherstellungsbestrebungen für Augenbecher sowohl wie Linse, allerdings in sehr unvollkommener Form. Einmal wurde ein linsenartiger Körper zwar vom Ektoderm, aber an einer ganz anderen Stelle geliefert (s. p. 157); sonst scheint die neue sehr unvollständige Linse — es ist allerdings am 6. Tage schon konserviert worden — vom Augenbecher aus, also wie bei den bekannten Tritonversuchen (s. p. 109) zu entstehen.

Diesen Experimenten mit dem Resultat einer unvollkommenen Neubildung, deren Zahl sich noch vergrößern liesse, stehen solche gegenüber, bei denen, wie es scheint, ein Zuviel gebildet wird. Zunächst sind solche Fälle zu erwähnen, bei denen wohl eine Verletzung, aber keine Materialentnahme stattgefunden hat.

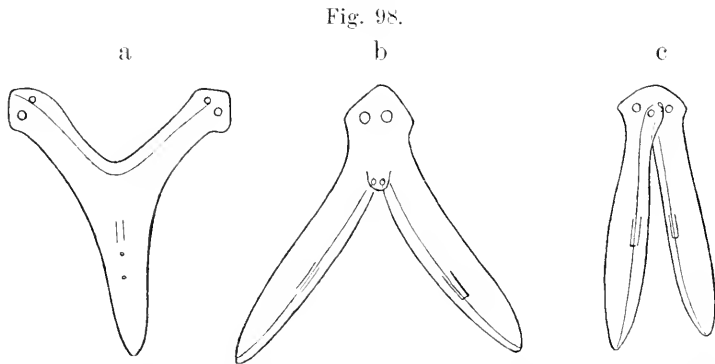


Fig. 98. Durch Operation erzeugte Doppelbildungen bei Planarien nach Morgan. a mit zwei Köpfen, b mit doppeltem Hinterende und neuem Kopf am Ende des Spaltes, c Schnitt noch weiter nach vorn geführt, jede der beiden Kopfhälften complettiert.

Van Duyne, Bardeen, Morgan u. A. haben bei niedrigen, ungegliederten Würmern Einschnitte in das Körperparenchym gemacht und das Zusammenheilen künstlich verhindert. Es ergaben sich dann je nach der Körperregion Doppelbildungen. War der Schnitt in der Kopfregion geschehen (Fig. 98a), so bildet sich ein zweiter Kopf mit eigenen Augen und neuem Mund; war der Einschnitt in der Schwanzregion gemacht, so entstand ein zweiter Schwanz

(Fig. 98 b). Ähnliches Inkrafttreten von Potenzen der Zellen je nach der Lage zeigt sich bei Einschnitten am Ascidienkörper, wie Loeb ermittelt hat. Bei diesen Tieren stehen die Mund- und die Auswurfsöffnung nebeneinander; beide sind zu besonderen Röhren verlängert, die am Rande mit Augenflecken besetzt sind. Man kann nun durch Einschnitt, auch sehr weit von beiden Normalöffnungen, die Bildung einer neuen Mund- resp. Kloakenröhre, ja einer ganzen Anzahl solcher Röhren hervorrufen, jede mit entsprechender Verlängerung und mit Augenflecken trotz Vorhandensein der beiden normalen Röhren. Bei Seesternen können laut King überschüssige Arme neu auftreten, wenn der Schnitt die Scheibe zwischen zwei alten Armen getroffen hat.

Unter die gleichen Gesichtspunkte fällt die Doppelbildung von Schwänzen bei Amphibienlarven und Eidechsen, wie sie eintritt, wenn der alte Schwanz nicht abgetrennt, sondern nur angeschnitten und verschoben ist. Auch die Erzeugung einer zweiten Linse, wie sie Fischel gelungen ist, wenn die normale Linse nicht extirpiert, sondern nur abgedrängt wurde, ist so aufzufassen. Ueber letzteres Experiment ist noch in anderem Zusammenhang zu reden.

Besonders hat Tornier die Erzeugung solcher überschüssigen Bildungen bei Vertebraten, und zwar am Schwanz von *Lacerta agilis* und an den Gliedmaßen von *Triton cristatus* betrieben. Ein zweifacher Schwanz bei *Lacerta* wurde von ihm hervorgebracht, indem das normale Schwanzende abgebrochen und nahe am Bruchende eine weitere Wunde gemacht wurde; durch zwei solcher Wunden am Schwanzstummel entstanden dreischwänzige Eidechsen. Solche Mehrfachbildungen können auch dadurch erzeugt werden, dass in den Schwanz ein schiefer Anschnitt gemacht wird; jeder der angeschnittenen Wirbel bildet dann den Ausgangsherd für die knorpelige Axe eines neuen Schwanzes. Histologisch sind diese Bildungen unvollkommen, wie oben erörtert; morphologisch sind sie über dem normalen. Bei Amphibienlarven sind sie auch geweblich korrekt; solche Doppelschwänze hat Barfurth bei der Kaulquappe künstlich hervorgerufen und bei der Neunaugenlarve auch als natürliche Missbildung gesehen.

Auch bei der Gliedmaßenbildung nach operativen Eingriffen kann ein Zuviel hervorgerufen werden, indem die Wunden, wie es Tornier und Barfurth gethan haben, besonders gross oder künstlich kompliziert gemacht wurden. Beim *Triton* ist auf diese Weise nicht

Fig. 99 a.

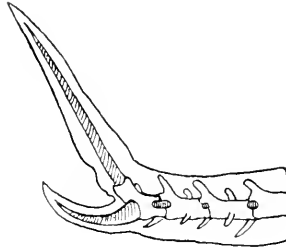


Fig. 99 b.

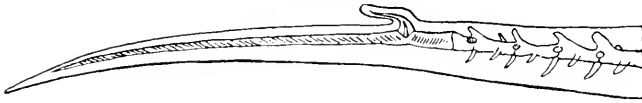


Fig. 99 c.

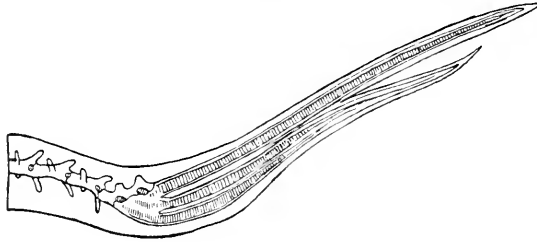


Fig. 99 a, b, c. Schwanzregeneration bei Eidechsen mit Mehrfachbildungen (nach Röntgenphotographien von Tornier).

a Durch künstliche Einknickung erhalten bei *Lacerta agilis*.

b Ein natürlicher, doppelt regenerierter Schwanz von *Tejus tejon*.

c Durch unvollkommenen Schrägbiss (bei dem 2 Wirbelreste hängen geblieben) hervorgebrachte Dreifachbildung an *Lacerta viridis*.

nur die Erzeugung mehrerer Gliedmaßen, sondern besonders überschüssiger Zehen gelungen, dann z. B. wenn je die beiden äusseren Zehen samt einem Stück Tibia und Fibula entfernt wurden, so dass nur die mittlere Zehe stehen bleibt (Fig. 101). Ferner hat Tornier überschüssige Zehen- resp. Gliedbildung dadurch hervorgerufen, dass er durch einen Faden das regenerierende Ende des Tritonfusses einschnürte. Es weist dies darauf hin, dass auch bei Säugetieren solche überzählige Bildungen an Gliedmaßen durch Einschnürung während des Fötallebens, Faltenbildung des Amnions, hervorgebracht werden können; die Wirkung solcher »amniotischer Fäden« ist den Gynäkologen lange bekannt (vergl. die Zusammenstellung von Winkel's). Die Potenzen der Zellen, die der Lage nach in Kraft treten, werden

Fig. 100.



Fig. 101 a.

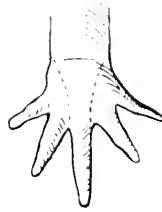


Fig. 101 b.



Fig. 100. Doppelbildung einer Gliedmaße von *Triton cristatus*, erhalten durch Amputation des unteren Endes bei gleichzeitiger starker Verletzung des Oberschenkels nach Tornier.

Fig. 101. a Amputation der 1., 2., 4., 5. Zehe von *Triton*, sodass etwas vom Tarsus und ein Stück von tibia und fibula verloren geht, und nur die 3. Zehe mit verschmälerter Basis zurückbleibt.

b Die daraus entstehende Mehrfachbildung (nach Tornier).

Fig. 102.

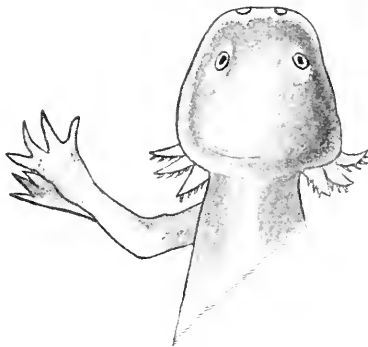


Fig. 102. Dreijähriger Axolotl mit doppelt regenerierter linker vorderer Extremität. Die Nebenhand hat nur 3, die eigentliche Hand 4 digiti, wie es der Norm entspricht (nach Barfurth).

durch den Eingriff, resp. durch die anormalen Bedingungen, auf mehrere Herde verteilt. Es ist das also hier in späteren Stadien derselbe Vorgang, wie er in früheren bei der Keimscheibe der Fische und den Doppelbildungen (s. p. 94) und in noch früheren Stadien eigentlich schon bei der Furchung besprochen wurde.

Um so weniger braucht zu Erklärungen solcher Überbildungen in der Natur und bei der Regeneration an einen phylogenetischen Rückschlag, einen Atavismus gedacht zu werden, etwa an eine Vorfahrenform, die mehr als die der Spezies heute zukommenden Gliedmaßen gehabt habe; die Vorgänge der Mehrbildung von Zehen etc. stehen in einer Reihe mit den an Planarien, Ascidien, Echinodermen etc. eben erläuterten Mehrbildungen, und man wird aus diesen nicht schliessen, dass die Vorfahren der Asteriden z. B. 6, 7 oder mehr Arme gehabt haben.

Bei anderen Heteromorphosen sind die phylogenetischen Erklärungen noch weiter hergeholt. Die Schuppen am Schwanz verschiedener Reptilien nehmen laut Boulenger ein vom normalen verschiedenes Arrangement an, das an andere Spezies erinnern soll. Wenn man aber bedenkt, dass das Regenerat in diesem Fall innerliche und gewebliche Verschiedenheiten vom normalen zeigt, ist diese kleine äusserliche Verschiedenheit, wie Morgan betont, nicht überraschend, und man wird ihr keine so weittragende Bedeutung zumessen. Ähnliches gilt für Crustaceengliedmaßen, die bei der Neubildung öfters in anderer als typischer Weise gebildet werden. Bei den subtilen Unterschieden, die hierin zwischen den Spezies und Genera der Crustaceen bestehen, kann es wohl einmal vorkommen, dass eine Unregelmässigkeit sich der Klauenbildung einer anderen Gattung nähert, ohne dass man hierin etwas anderes als eine durch Mangel an Bildungsmaterial bedingte Unregelmässigkeit zu suchen hätte. In einigen Fällen ist es sogar von Przibram nachgewiesen, dass bei längerem Zuwarten nach verschiedenen Häutungen allmählich die richtige Gliedmaßenbildung wieder hergestellt wird. In weiterer Hinsicht ist ein Experiment des gleichen Forschers beim Krebs *Alpheus* interessant. Wenn bei diesem die grosse kompliziert gebaute Schere entfernt war, so gestaltete sich die kleinere einfachere als grosse Zwicksehre aus; für die grössere trat als Regenerat eine der kleineren ähnliche Bildung auf, so dass schliesslich die Rollen von rechts und links vertauscht sind.

Am deutlichsten zeigt sich die Abhängigkeit vom regenerierenden Körper und seinem Bildungsmaterial bei der bekanntesten aller Heteromorphosen, dem Ersatz eines Stielauges der Dekapodenkrebse durch ein antennenähnliches Organ. Diese Heteromorphose ist durch Herbst in besonders sorgfältiger Weise an zahlreichen Gattungen studiert worden. Es zeigte sich, dass wenn die Augen samt dem Stiel, der das Augenganglion enthält, exstirpiert wurden, dann niemals wieder

Fig. 103.

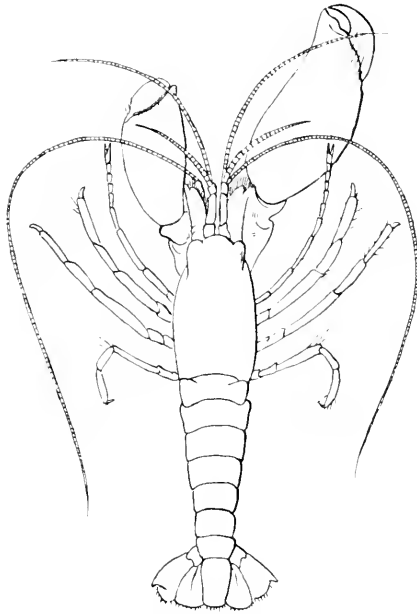


Fig. 103. *Alpheus* aus Cuvier, règne animal, um die normale Verschiedenheit der rechten und linken Schere zu zeigen.

Fig. 104.

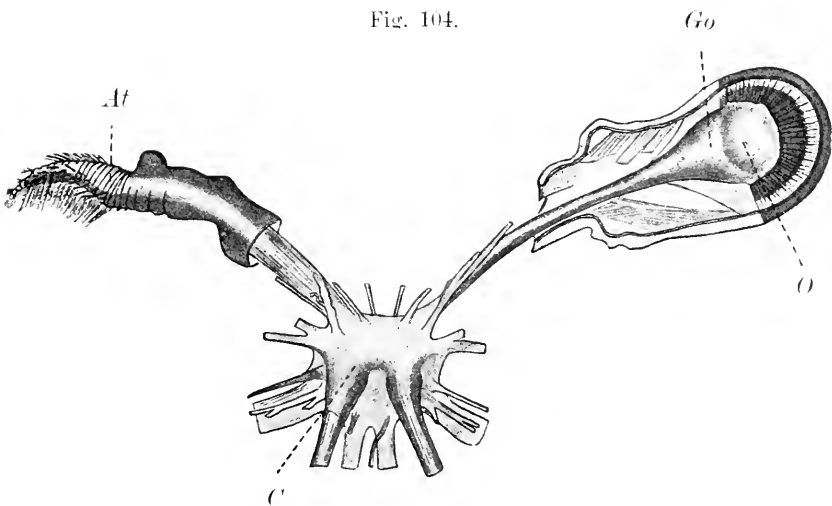


Fig. 104. Entstehung eines antennenähnlichen Gebildes (von *Palinurus vulgaris*) statt des linken Auges nach Exstirpation. rechts das normale Auge (nach Herbst). C = Gehirn, Go = Ganglion opticum, O = Auge, At = Antennula.

ein Auge, sondern nur eine heteromorphe Neubildung erzeugt wird, die mehr oder weniger einer Antennula gleicht; am besten ist dabei der distale Teil mit den Ricchhaaren ausgebildet (Fig. 104 *M*). Wurde aber der Stiel mit seinem Inhalt geschont, so entstanden, besonders deutlich bei *Palaemon* und *Eupagurus*, auf den Stielstumpfen die Anlagen neuer Augen. Überraschend war es zunächst, dass bei Arten der Krabbe *Porcellana* die Augenregeneration, trotz völliger Entfernung des Stiels, dennoch eintrat; es zeigte sich aber dann, dass bei dieser Gattung das Ganglion nicht wie sonst im Stiel, sondern im Kopf liegt und dem Gehirn direkt ansitzt, so dass auch bei Stielentnahme das Ganglion geschont wird. Ähnlich verlaufen die Experimente bei Isopoden, wo überhaupt kein Augenstiel vorhanden ist. Bei Augenexstirpation an diesen Tieren bleibt das Ganglion im Kopf erhalten, und es entwickeln sich ebenfalls neue Augen auf der Wundfläche.

Die nächstliegende Folgerung wäre die, das Ganglion als solches für die Neubildung verantwortlich zu machen, d. h. in ihm das ergänzende Baumaterial für die Neubildung zu erblicken. Driesch hat dagegen das Ganglion nur als Teil des Nervensystems aufgefasst und in dem Vorgang einen Einfluss des Nervensystems als des Ganzen auf die Art des Regenerats erkennen wollen, wohl in seinem leitenden Gedanken, dass «jedes regulative Geschehen vom fertig gedachten idealen Ganzen abhängt». Nach dem was von der normalen Entwicklung bekannt ist, erscheint jedoch die erstere einfachere Annahme zur Erklärung vollkommen ausreichend. Ganglion opticum und eigentliches Auge sind zuerst ein einziges Elementarorgan (Fig. 105); dann scheiden sie sich durch einen «zellulären Elementarprozess» (s. p. 96) in die gangliogene Schicht, aus der das Ganglion, und in die retinogene Schicht, aus der das eigentliche Auge mit seinen weiteren 3 Schichten hervorgeht. (Fig. 105, b, c.). Nach Exstirpation des letzteren ist also das Ganglion dasjenige Organ, das noch auf späteren Stadien der Entwicklung als alle anderen mit dem Auge zusammengehangen hat, und dieses «nächstverwandte» Gewebe (s. p. 103) wird am ehesten zum Ersatz in Betracht kommen, wenn vom eigentlichen Auge, den Stäbchen, Krystallkegeln etc. nichts mehr vorhanden ist. Ist auch dieses Ersatzorgan nicht mehr vorhanden, dann sind alle übrigen zu weitläufig verwandt, als dass sie nach ihrer Differenzierung noch für das Auge eintreten könnten, und es erfolgt eine dem vorhandenen Zellmaterial und seinen Potenzen entsprechende Bildung. Bei dieser Anschauung kommt es nicht in Betracht, ob das restierende Ganglion durch Anschnitt zur Wucherung gebracht das neue Auge allein bildet, oder

nur zum Teil, indem es die Hypodermiszellen nach der Anschauung von Herbst durch formative Reizwirkung zur Umwandlung im Augenelemente anregt. Die Rolle der Hypodermiszellen kann niemals eine ausschliessliche, sondern nur die der Mitbeteiligung sein, und die Ganglionzellen kommen stets als Bildungsmaterial in's Spiel.

Fig. 105 a.

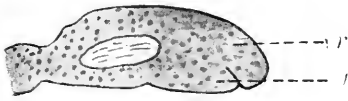


Fig. 105 b.

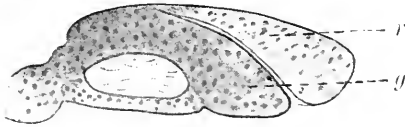


Fig. 105 c.

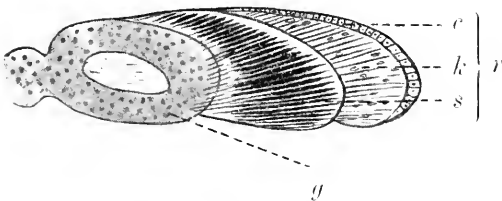


Fig. 105 a, b, c. Drei Stadien aus der Entwicklung des Hummers, um die gemeinsame Entstehung von Ganglion opticum und eigentlichem Auge zu zeigen. Schemata nach eigenen Präparaten.

a Gangliogene (*g*) und retinogene (*r*) Schicht noch vereinigt.

b Trennungslinie durchgeführt.

c Histologische Ausprägung, Scheidung der Retina *r* in die 3 Schichten [Cornea (*c*), Krystallkegel (*k*) und Stäbchen (*s*)].

Das Wenige, was über Regeneration von Molluskenstielaugen bekannt ist, nämlich dass hier die Exstirpation des Fühlerganglions nicht die Wiederbildung des Auges verhindert (Carrière), spricht ebenfalls für diese Anschauung. Hier legt sich nämlich in der Normalentwicklung das Auge nicht in Verbindung mit dem Centralnervensystem an, wie bei den Crustaceen, sondern spät als selbständige Ektodermeinstülpung am Fühler. Es kommt also als « nächstverwandtes » Bildungsmaterial nicht die Ganglionmasse, sondern die äussere Haut in Betracht. Es können demnach diese Fälle in gewisser Beziehung mit der Linse Neubildung bei Tritonen verglichen werden.

Unter den gleichen Gesichtspunkt fallen einige neuere Versuche Morgans am Regenwurm (*Allolobophora foetida*), die ebenfalls einen bestimmten Einfluss des Nervensystems auf die Ausgestaltung des Regenerats darthun sollen, die aber wohl ihre einfachere Erklärung im Prinzip der möglichsten Verwendung des nächstverwandten Gewebes finden. Morgan hat an diesem Wurm ein Stück aus der Mitte der ventralen Körperwand herausgeschnitten; das vordere Ende des Nervenstranges war zugleich mit dem Wandstück entfernt worden, die übrigen longitudinalen Organe erhalten. Die seitlichen Ränder schliessen sich, aber es bildet sich wegen Abwesenheit des Nervenstranges kein neuer Kopf am Vorderende; dagegen keimt in derselben Höhe, wo der alte Nervenstrang endet, in der ventralen Mittellinie ein neuer Kopf, zusammengesetzt aus einigen Segmenten. Derselbe kann einen Darmtraktus enthalten oder nicht, je nachdem der alte verletzt wurde oder nicht; stets enthält er einen Bauchstrang, der am Vorderende des alten entspringt. Wenn ein Darm da ist, wird auch eine Kommissur um ihn herum gebildet und ein Gehirn. Die Körperwand des Regenerats scheint normal, Nephridien fehlen.

Wird nach Entfernung der vorderen Segmente ein Fenster aus der Bauchwand ausgeschnitten, so bleiben zwei Vorderenden des Nervenstrangs übrig und es entwickeln sich meist zwei Köpfe (einer kann versagen), ein vorderer grosser und ein hinterer kleiner. Beide Versuche sollen (nach Morgan) lehren, dass zur Entstehung eines neuen Kopfes das Vorhandensein eines neuen Schnittendes des Nervenstranges notwendig ist, das eines Ernährungskanals nicht. Diese Auffassung mag gelten, wenn man den Begriff Kopf sehr duldsam fasst; einen Darm, der doch eigentlich auch zum Vorderende gehört, bildet das Regenerat doch nur dann, wenn auch der alte Darm angeschnitten ist. Es mag wohl eine Abhängigkeit vom Vorhandensein des Nervensystems als bildenden Gewebematerials für das neue angenommen werden, aber darin einen Einfluss des leitenden Gesamtnervensystems zu sehen, die »nervösen Centren als formative Reizquelle« anzusehen, besteht ebenso wenig Anlass als beim erörterten Fall der Crustaceaugen.

Aus allen Versuchen geht hervor, dass im wesentlichen zwei verschiedene Einflüsse für den Verlauf der Neubildung wirksam sind, wie mit einigen Modifikationen nach O. Hertwig hervorgehoben werden kann. 1. Die Potenzen, die in dem regenerierenden Gewebe

und den Zellen selbst liegen, die wir aber nicht so unbeschränkt wie die embryonalen, anzunehmen brauchen und 2. der Einfluss des Ganzen; nicht nur die Lagebeziehung, in der sich das Regenerat entwickelt, sondern dieser correlative und übergeordnete Einfluss (s. p. 130) im weitesten Sinne.

Auch die von Driesch erhobene Fragestellung, was die »Auslösung« der Regeneration bewirke, die Wundfläche oder das Nichtmehrvorhandensein eines Teils, spricht eigentlich nur das Schwanken zwischen diesen beiden Einflüssen aus und zeigt, dass bald die einen, bald die anderen überwiegen. Wenn eine Wundfläche gebildet wird, so ist es die Potenz der betreffenden Zellen, die in Tätigkeit tritt; bei den Einschnitten an Planarien, Ascidien etc. wirkt zunächst diese in der proliferierenden Kraft der Zellen, und der Einfluss des Ganzen tritt zurück; sonst würden nicht zwei Planarienköpfe, zahlreiche überschüssige Ascidienröhren etc. entstehen. In anderen Fällen überwiegt der Einfluss des Ganzen, das Fehlen einer Bildung an einer bestimmten Örtlichkeit; sonst würden nicht ungewöhnliche Fähigkeiten der Nachbarzellen zu Tage kommen und andere Gewebssorten das Fehlende ersetzen als normal, wie es bei der Linse der Tritonen der Fall ist, selbst dann, wenn sie nicht vollkommen entfernt, sondern nur von ihrem gewöhnlichen Ort künstlich abgedrängt wird.

Gerade die vielfachen Modifikationen, die bei der Linsenregeneration durch sinnreiches Variieren der Bedingungen, wie es Fischel versucht hat, möglich sind, geben nach seinem Vorgang den besten Anlass, die Wirkung der beiden Einflüsse gegeneinander abzuwägen.

Es ist zunächst bemerkenswert, dass nicht nur gerade die Zellen des Irisrandes, sondern alle Zellen der Iris und, wie es scheint, auch der Retina, also alle Elemente des Augenbeckers die Fähigkeit haben, sich in Linsenfasern umzuwandeln. Durch geeignete Operation kann man die Linse nicht nur von einer ganz anderen Stelle der Iris aus als dem Pupillarraud zur Bildung bringen, sondern man kann auch durch mehrfache Reize oder Anschnitte, ähnlich wie die zahlreichen Röhren der Ascidien, zahlreiche kleinere linsenartige Bildungen, sog. Lentoide hervorrufen. Auch Fischel legt darauf Gewicht, dass die Zellen des Augenbeckers ja in der Entwicklung doch mit den Linsenzellen gleicher Abstammung vom Ektoderm sind, also in unserem Sinn auf dem Stadium früherer Elementarorgane zusammenhängen. Diese in ihnen steckenden gemeinsamen Potenzen können dann durch einen geeigneten Reiz in Aktion gesetzt werden. Ein solcher Reiz kann durch die Operation selbst gegeben sein. Ob auch das »Nichtmehrvorhandensein« als

solcher Reiz wirkt, ist schwerer zu entscheiden. Wenn man die alte Linse im Auge belässt und nur abdrängt, so entsteht trotzdem ein neues Lentoid. Dies spricht an und für sich noch nicht gegen die Wirkung des Fehlens im Ganzen; denn am richtigen Platz ist die Linse ja in diesem Fall nicht mehr vorhanden, sondern wurde in den Glaskörperraum gedrängt. Fischel hat ferner nach der Exstirpation der Linse Kartoffel- oder Brodstückchen von geeigneter Grösse an deren Stelle in das Auge

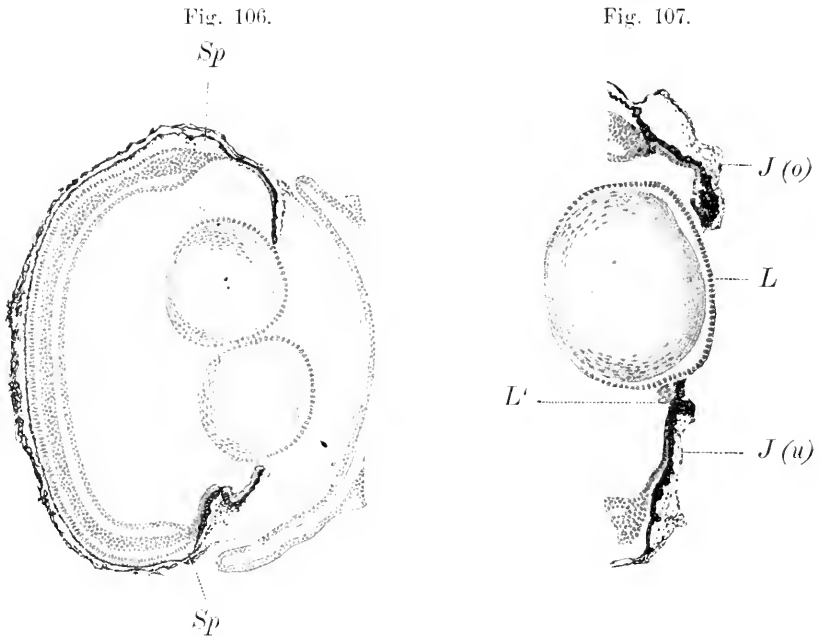


Fig. 106, 107. Anormale Bildungen bei der Regeneration des Triton-Auges nach Fischel.

Fig. 106. Meridionalschnitt durch ein Auge, in welchem sich nach der Exstirpation der Linse zwei vollkommen normale, mit einem Teile ihres Körpers übereinander gelegene Linsen vom oberen Pupillenrande aus entwickelt haben. *Sp* Spalt zwischen Chorioidea und Retina. Vergr. 1/47. Nach Fischel.

Fig. 107. Unter der in gewöhnlicher Weise regenerierten Linse (*L*) findet sich, dem Pupillarrande der unteren Irishälfte *J(u)* anliegend aus der Pars iridica retinae stammendes kleines, mit den wesentlichen Charakteren einer Linse ausgestattetes Gebilde *L'*. 148 Tage nach der Operation. Vergr. 1/47. Nach Fischel.

gesetzt und auf geschickte Weise zum Einheilen gebracht. Auch in diesen Fällen kam es zur Bildung von neuen Lentoiden, wobei der Reiz des Fremdkörpers bei der Neubildung eine erkennbare Rolle spielte. Fischel ist also, wie viele mit ihm, geneigt, den Anlass zur Neubildung, doch nicht als vom Ganzen ausgehend und durch

Fehlen verursacht, sondern als durch speziellen Reiz von den Zellen und ihren Fähigkeiten selbst ausgehend, anzusehen¹⁾. Wenn aber dieser Reiz einmal in Tätigkeit getreten ist, dann wird der Erfolg der Weiterbildung durch die Beziehung zur Umgebung, zum Ganzen, oder in Fischel's Ausdruck, durch die »örtlichen Verhältnisse« bestimmt. Je günstiger diese spez. zur Ausfaltung des proliferierenden Materials sind, desto ähnlicher kann das Produkt einer normalen Linse werden; in vielen Fällen kann aber das Resultat anders ausfallen, z. B. wenn sehr unvollkommene, oder gar zwei kleine Linsen statt einer normal grossen gebildet werden u. s. w. (Fig. 106). Die Entwicklung des ausgefalteten Materials innerhalb des Linsenbläschens, die Hervorbringung der eigentlichen Linsenstruktur, ist ebenfalls auf solche korrelative Einflüsse der Zellen untereinander zurückzuführen; ihre Lage, Nachbarschaftsbeziehung etc. bestimmt auf uns unbekannte Weise den Entwicklungsgang. Fischel erkennt also wohl die Wirkung des Ganzen als korrelativen Einfluss an, sobald einmal die Neubildung in Gang gesetzt ist, nicht aber als ursächliches auslösendes Moment der Neubildung selbst. Hierfür nimmt er in allen Fällen den durch die Operation verursachten Reiz in Anspruch, wodurch die den Zellen primär zukommenden Fähigkeiten in Aktion gesetzt werden. Es sind also in seiner scharfsinnigen Erklärung die Vorgänge bei der Linsenneubildung keine anderen als wie bei jeder anderen Regeneration.

Auch i. Allg. dürfen wir sagen: es sind mit einiger Abänderung zwar, jedoch prinzipiell die gleichen Einflüsse, die bei der Regeneration hervortreten, wie bei der Normalentwicklung. Es sind vor allem die spezifischen Eigenschaften der Zellen des betreffenden Organismus, nur dass sie hier meist nicht in ihrer vollen Fähigkeit wirken können, und ferner die Abhängigkeit vom Ganzen. In der Normalentwicklung befinden sich beide Einflüsse sozusagen im Gleichgewicht, weil hier der Entwicklungsgang von einem Stadium ausgeht, wo das Ganze, die Spezies nur eine einzige Zelle darstellt und weil das Spezifische kontinuierlich auf jeder Etappe bis zum vollendeten Stadium gewahrt bleibt. Durch einen Eingriff jedoch werden die beiden Einflüsse ausser Gleichgewicht gebracht, und es überwiegt bald die eine, die Potenz der Zellen, die über den ge-

¹⁾ Driesch wendet dagegen ein, dass wenn nach Ersatz der Linse durch ein Kartoffelstückchen doch Restitution eintritt, und der Fremdkörper höchstens mechanisch deformierend wirkt, das doch für die Rolle des „Nichtmehrvorhandenseins“ spricht.

steckten Rahmen hinausgeht, bald der andere, der Einfluss des Ganzen, der die Zellen auch zu ungewöhnlichen Leistungen veranlasst.

Die Vorgänge der Regeneration haben viele weitere Erörterungen angeregt, die über das rein biologische Gebiet hinausgehen. Man hat sie als Beweismaterial für die Wirkung der natürlichen Zuchtwahl aufgefasst und angenommen, dass die Regenerationskraft erst im Lauf der phylogenetischen Entwicklung durch Anpassung erworben sei; zuerst bei niederen Tieren, die allen Unbilden am meisten ausgesetzt erscheinen, bei den höheren Tieren nur an den Teilen noch erhalten resp. besonders ausgebildet wurde, die einer Schädigung am meisten ausgesetzt wären. Die Tatsachen sprechen nicht hierfür; denn auch innere Organe, die gar keiner Verletzung ausgesetzt sind, regenerieren, und bei den äusseren besteht, wie besonders Morgan ausführlich erörtert hat, keinerlei Beziehung zwischen der Chance der Schädigung und der Regenerationskraft. Man darf daher in der Regenerationsfähigkeit eine allgemeine Eigenschaft der lebenden Substanz erblicken, wie es O. Hertwig ausspricht, oder wenn man von einer Züchtung spricht, eine Eigenschaft, die jedem Organismus angezüchtet ist, weil jeder Organismus sich erhalten muss. Roux hat deswegen, wie früher Moebius das Wort »erhaltungsgemäfs«, so neuerdings das Wort »dauerfähig« als allgemeine dem Organismus zukommende Eigenschaft an Stelle von »zweckmäfsig« gesetzt, um nicht bei dem organischen Geschehen eine ausserhalb desselben liegende, von anthropomorphistischen Vorstellungen nicht frei zu machenden Begriff, wie Zweck, anzuwenden.

Gerade für die ursächliche Wirkung des Zwecks, also für eine Teleologie, allerdings im modernen Sinne, sind auch die Erscheinungen der Regeneration, und spez. die Linsen Neubildung verwertet worden von H. Wolff, dem ersten planmäfsigen Experimentator hieran. Fischel hat gegen dessen Auffassung nach eigenen neuen Versuchen eingewandt, dass der Verlauf durchaus nicht immer so zweckgemäfs sei, sondern dass Linsen von ungenügender Lichtbrechung, an falscher Stelle oder gar mehrere Linsen, neben- und hintereinander zu Stande kommen können (s. Fig. 106 u. 107). Das Ungenügende des Ablaufs im einzelnen würde aber doch nicht prinzipiell gegen die Wolffsche Ansicht sprechen; wichtiger sind Fischels schon oben aufgeführte Auslogungen des Regenerationsverlaufs an sich. Wie bei jedem biologischen Vorgang ist dabei »Ablauf und Erfolg in dem betreffenden organischen System völlig festgelegt«, »einsinig« ohne Rücksicht auf Wert und Nutzen«.

Auch einer dritten Richtung haben die Experimente der Regeneration, speziell die Linsenreuebildung theoretisches Material geliefert, nämlich der Anschauung von der Eigenart der Lebensvorgänge, dem modernen Vitalismus, wie ihm gegenwärtig Driesch vertritt. Wir sehen bei der Regeneration nach seiner Anschauungsweise »äquivalente Systeme, aber mit komplexen Potenzen entstehen; komplex, weil sie nicht ein einzelnes leisten, sondern eine Leistungsfolge«, und solche Potenzverteilung ist nach ihm mit materialistischen, d. h. rein physikalisch-chemischen Mitteln nicht zu denken.

Die Erörterung dieser Theorien führt über den Rahmen unserer Besprechungen in das rein philosophische Gebiet. Mit dem schon früher zitierten Wort einer »einseitigen Ausdeutung des zurzeit Unbekannten« sind die jüngsten Driesch'schen Anschauungen nicht widerlegt; auch die Gegner seiner Theorie, wie z. B. Roux, geben zu, dass den Vorgängen der Regeneration »bei dem gegenwärtigen Stand unserer Erkenntnis oder vielmehr unserer Unkenntnis etwas Metaphysisches anhaftet«, oder sie erkennen, wie Fischel, an, »dass es Tatsachen gegenüber, die uns sonst vollkommen rätselhaft und unerklärbar erscheinen müssen, immer schon einen grossen Gewinn bedeutet, wenn wir sie auf ein allgemeines, wenn auch vor der Hand . . . nicht näher erklärbares Gesetz zurückzuführen vermögen. Während laut Driesch das Unzureichende der materialistischen Auffassung bewiesen ist, vertritt Roux wie andere die Ansicht, dass wir zur Zeit weder das vitalistische Geschehen, noch die zureichende Fähigkeit der rein physikalisch-chemischen Ableitungen beweisen können, und rät einstweilen zum verzichtenden Abwarten.

Es mag darauf hingewiesen werden, dass manche Vorgänge der Einwirkung des Ganzen auf die Teile, oder scheinbare Fernwirkungen der Teile eines Ganzen aufeinander, sogen. Korrelationen, die lange ebenso rätselhaft schienen, mit der Zeit zum Teil eine ausreichende biologische Erklärung gefunden haben; z. B. die Wirkung der Schilddrüse im Gesamtorganismus; dass von anderen Korrelationen wenigstens ein Teil ihrer Komponenten bekannt und aufgelöst wurde; wir dürfen daher auf diesem Weg auf für diese rätselhafte Wirkung des Ganzen auf die Teile, wie sie bei der Regeneration zu bemerken ist, mit der Zeit ein Verständnis erwarten, ohne zu einem neuen, vitalistischen Prinzip zu greifen. Es soll sich darum hier die Erörterung dieser Wechselbeziehungen der Teile untereinander, die sich als innere Ursachen auch im Entwicklungsgang geltend machen, hier anschliessen.

B. Innere Faktoren der Entwicklung.

XIV. Kapitel.

Die Korrelation der Teile und die Experimente an funktionierenden Organen.

Die Regeneration von Leber, Niere, Blutkörperchen. Chemische Korrelationen. Die Wirkung der Experimente an der Schilddrüse auf den Körper. Die Sexualorgane und ihre Wirkung auf den Gesamtorganismus. Folgen der Kastration.

Noch in der Zeit vor der entwicklungsphysiologischen Richtung waren einige gestaltende Wirkungen von Teilen des Organismus aufeinander bekannt und unter dem Namen Korrelation vielfach erörtert, besonders in Darwinistischen Schriften. Im Sinne der neueren Entwicklungslehre sind Korrelationen Erscheinungen, bei denen ein Organ auf direktem Weg, etwa durch ein ihm eigenes Stoffwechselprodukt, oder durch Berührung oder sonstwie ein anderes beeinflusst. Es ist daher eine Einteilung der Korrelationen in chemische, physikalische, durch Nervenleitung übermittelte etc. möglich.

Solche Beeinflussungen sind in den meisten Fällen nur von einem Organ auf ein zweites oder drittes bekannt, sie sind aber selbstverständlich zwischen allen Organen direkt und indirekt anzunehmen, sodass dadurch der Organismus als Ganzes beeinflusst wird und darin wieder umgekehrt der sog. Einfluss des Ganzen auf die Teile besteht. Sie spielen darum die Hauptrolle bei der Regulation im weitesten Sinne von Driesch, ein Vorgang am lebenden Organismus, durch welchen eine Störung seines normalen Zustandes kompensiert wird. Die Störung braucht nicht gerade eine Materialentnahme zu sein, sondern kann auch in einer Formveränderung, Verbiegung etc. bestehen; in letzterem Fall bewirkt die Korrelation einen »Ausgleich durch Verlagerung und Wachstum«, im ersteren Fall veranlasst sie die Regeneration. Dieser Zusammenhang von Korrelation und Regeneration zeigt sich besonders deutlich bei der Regeneration innerer Organe, die in diesem Kapitel besprochen werden soll.

Wir kennen im erwachsenen Zustand, dank der Physiologie, für die meisten der einzelnen Organe die Bedeutung und Funktion; die gegenseitige Beeinflussung der Organe, die Korrelation ist darum am besten zu studieren, wenn diese Organe ausgebildet sind und funktionieren, und demnach bei einer Störung, einer Materialentnahme diese bekannte Funktion sistiert oder verändert wird. Ebenso ist aber eine Korrelation, wenn auch nicht in so ausgesprochenem Grade, bei werdenden Organen vorhanden und als gegenseitige Beeinflussung der Teile und schliesslich der Zellen bis in die frühesten Stadien der Entwicklung festzustellen. Es sind dies die sog. »inneren Faktoren« der Entwicklung; diejenigen, die sich durch den Entwicklungsgang selbst ergeben. Diese allererste Periode der Entwicklung hat in dieser Hinsicht vielfache experimentelle Behandlung erfahren, wie in früheren Kapiteln auseinandergesetzt worden ist; und hier sind die spezifischen Faktoren mit den inneren zugleich erörtert worden. Die mittlere Periode jedoch, die Organanlage, ist dem Experiment weniger zugänglich. Zwar liegen auch hier, besonders neuerdings, zahlreiche interessante Versuche vor; doch ist deren Deutung schwierig, weil die Organe, wenn sie noch nicht funktionieren, sich nicht in der gleichen Weise beeinflussen, wie in der funktionellen Periode, und darum auch ihre Ausschaltung oder eine Störung nicht denselben Effekt hat. Zum besseren Verständnis sind daher zuerst die Korrelationen am ausgebildeten Körper, also zwischen funktionierenden Organen zu betrachten, wie sie durch zahlreiche Versuche und teilweise durch die pathologische Anatomie bekannt sind. Diese Korrelationserscheinungen am Erwachsenen sind also doppelt wichtig; einerseits werfen sie ein Licht auf das Zustandekommen der Regeneration im allgemeinen, andererseits lassen sie uns die Korrelationswirkungen im werdenden Organismus, die »inneren Faktoren« verständlicher erscheinen.

Eine Regeneration eines inneren Organs, die, wie die Prometheusfabel zeigt, wohl schon den Alten bekannt war, findet bei Entnahme von Lebersubstanz statt. Nach Exstirpation einzelner, selbst grosser Teile, ist der zurückbleibende Rest nicht funktionsgestört; er beginnt aber doch ein sehr energisches Wachstum. Daran beteiligen sich sowohl die Leberzellen, als auch die entwicklungsgeschichtlich verwandten (auf frühem Stadium noch mit ihnen ein Elementarorgan bildenden) Zellen der Gallenkapillaren, und man sieht, was im normalen ausgewachsenen Zustand niemals vorkommt, Kernteilungsfiguren in den Leberzellen als Anzeichen dieser Vermehrung.

Auch das neugebildete Gewebe ist, wie immer fortgesetzte Entnahmen zeigen, ebenso regenerationsfähig, wie das ursprünglich verbliebene. Die regenerierte Lebersubstanz ist weniger kompakt, wie die normale, kann aber dafür um so grösseren Umfang gewinnen, sodass anzunehmen ist, dass die ursprüngliche Substanzmenge erreicht wird.

Die Anregung zur Neubildung geht hier nicht von der Wundfläche aus; auch kann kein formbestimmender Einfluss des Ganzen angenommen werden, sondern der Reiz ist in der chemischen Beschaffenheit der Blutbestandteile zu suchen, die in die Leber gelangen. Im Säugetierkörper erfüllt die Leber die Aufgabe, bestimmte Stoffe, die ihr in vorbereiteter Weise von Darm und Milz durch den Blutstrom zugeführt werden, weiter zu verarbeiten und zwar einerseits zu Gallenbestandteilen, die ausgeschieden werden, andererseits zu Glykogen, das weitergeführt wird. Bei Verminderung der Substanz wird ein grosser Überschuss solcher zur Verwandlung in Galle und Glykogen bestimmter Stoffe in dem kleinen Leberrest vorhanden sein und dadurch einen Reiz zur Vermehrung ausüben, der so lange wirkt, bis ein ungefährender Ausgleich hergestellt ist.

Ein weiterer Fall, wo korrelative Wirkungen bei der Regeneration innerer Organe tätig sind, bietet sich bei Entfernung der Niere. Es ist sowohl am Menschen von Chirurgen eine solche ausgeführt, als auch am Tiermaterial die Wirkung der Exstirpation experimentell geprüft worden. Es zeigt sich stets eine sehr starke Vergrösserung der anderen, noch verbleibenden Niere. Besonders ist die Rindensubstanz daran beteiligt, wo die gewundenen Harnkanälchen liegen, deren Zellen im normalen Leben die Ausscheidung der im Blut gelösten Harnstoffe besorgen. Man sieht die ganzen Epithelien umfangreicher, die einzelnen Zellen grösser werden, und zahlreiche Kernteilungsfiguren erscheinen in ihnen; alles Zeichen der starken Gewebsvermehrung, die darauf ausgeht, die verminderte Substanz wieder auf gleiche Höhe zu bringen. Dies kann manchmal so weit gehen, dass die zurückbleibende, einseitige Niere Umfang und Gewicht verdoppelt.

Die Erklärung des Ausgleichs ergibt sich durch die entsprechende chemische Beeinflussung wie bei Verminderung der Lebersubstanz. Alle Gewebe und Organe des Körpers scheiden durch den Lebensprozess verbrauchte Stoffe ins Blut aus, die dann durch die Tätigkeit der Nierenzellen weiter verarbeitet und gänzlich ausgeschieden werden;

bei Nierenexstirpation wird deren Verhältnis zum vorhandenen Nierengewebe viel grösser; die chemische Fabrik der Niere muss sozusagen neue Arbeiter einstellen, und es wird durch den Reiz der überschüssigen harnfähigen Substanzen solange ein Reiz zur Vermehrung der Nierenepithelien etc. ausgeübt, bis ein annähernder Ausgleich erreicht ist.

Dass nicht an gleicher Stelle ein Wiederersatz der exstirpierten Niere eintritt, sondern dass die zurückbleibende, so entfernt liegende diesen physiologischen Ersatz leistet, ist wohl ein Hinweis darauf, dass nicht das Ganze in dunkler formbestimmender Weise hier einwirkt, sondern der chemische Reiz, und ferner dafür, dass die Ersatzfähigkeit des gleichen resp. nächst verwandten Gewebes bestimmend ist.

In ähnlicher Weise wirkt auch bei atmenden Organen, seien es Kiemen oder Lungen, das mit Kohlensäure beladene Blut, welches daselbst seine Kohlensäure gegen Sauerstoff austauschen will, auf die betreffenden Organe vergrößernd ein. Hier hat, um Cuviers Ausdrucksweise zu gebrauchen, die Natur gewissermaßen selbst die Experimente angestellt; wenn wir verschiedene Tierarten mit geringerem und mit intensiverem Lebensprozess betrachten, so sehen wir Hand in Hand mit dieser physiologischen Mehrleistung auch eine Vergrößerung der atmenden Fläche durch Alveolenbildung, Ein- und Ausstülpung etc. auftreten. In der Einzelentwicklung ist natürlich diese vergrösserte Atemfläche schon angelegt, ehe sie in ihrer ganzen Ausdehnung zur Verwendung gelangt, nur die Abflachung der Wandzellen, die Ausbildung des eigentlichen Atemepithels erfolgt erst mit der ersten Atmung selbst. Hierbei sind aber Druckverhältnisse und wohl auch oxygenotaktische Wirkungen (s. p. 157) maßgebend.

Durch ein Experiment lässt sich beim Grottenmolch, *Proteus unguineus*, der sowohl Kiemen wie Lungen gleichzeitig funktionierend besitzt, der korrelative Einfluss des mit Kohlensäure beladenen Blutes zeigen. Wenn man ihn in sehr seichtem Wasser hält, so entwickeln sich die Lungen gut und die Kiemen treten zurück; zieht man ihn dagegen künstlich in tiefem Wasser, so gewinnen die Kiemen eine sehr grosse Ausdehnung und die Lungen verschwinden nahezu. In beiden Fällen vergrössert das mit Kohlensäure beladene Blut diejenige Atemfläche, in der es, je nach den Lebensumständen zirkuliert.

Eine ähnliche Korrelation in chemischer Beziehung, jedoch ohne eigentlich gestaltende Wirkung zeigt sich bei starker Entnahme von

roten Blutkörperchen. Diese sind es ja gerade, die mit ihrem Hämoglobingehalt den Austausch von Kohlensäure gegen Sauerstoff in den Atemorganen vermitteln. Bei ausgiebiger Verminderung wird den zurückbleibenden, weil ja der Lebensprozess unverändert geblieben ist, eine im Verhältnis viel zu grosse Leistung aufgebürdet und dadurch eine Vermehrung angeregt. Diese Vermehrung kann nicht durch die fertigen roten Blutkörperchen geschehen, weil diese ihren Kern eingebüsst haben und eigentlich keine Zelle selbst, sondern ein Zellprodukt darstellen; sie geschieht daher vom genetisch nächstverwandten Gewebe, und zwar, wie die Experimente an Reptilien, Vögeln und Säugetieren zeigen, besonders vom Knochenmark aus. Die Fettzellen daselbst verschwinden, es finden sich zahlreiche Jugendformen kernhaltiger Blutkörperchen, und die erforderliche Menge ist anscheinend bald wieder hergestellt. Eine ähnliche Vermehrung kann man auch erreichen, wenn man nicht mechanisch, durch Blutkörperchenentnahme, sondern rein chemisch vorgeht, indem man durch gewisse Injektionsmittel das Hämoglobin zerstört.

Auch die vielbesprochene Wirkung der Schilddrüse ist eine Korrelation chemischer Art; doch hat sie keine eigentliche gestaltende Bedeutung. Es wirkt kein formativer Reiz laut Herbst, sondern ihr Einfluss ist nur eine der zahlreichen Bedingungen, von denen die normale Reaktionsfähigkeit der Gewebe auf gestaltauslösende Reize abhängt. Dennoch ist sie in diesem Zusammenhang zu besprechen, weil ihre Tätigkeit ein Licht wirft auf gewisse, zunächst noch rätselhaftere Korrelationen bei den sekundären Sexualcharakteren.

Die Schilddrüse ist, wie durch zahlreiche Experimente und chemisch-physiologische Untersuchungen festgestellt ist, ein Organ, in welchem die Beschaffenheit des ihr in reichlichem Netzwerk zuströmenden Blutes verändert wird; es werden in ihr gewisse Stoffe aus dem Blut herausgebildet (so ein mit Jod verbundener besonderer Eiweisskörper, das Thyreojodin), und zum Teil in ihr aufgespeichert, zum Teil weiter geleitet. Auch die Schilddrüse secerniert also; aber weil ihre Produkte nicht wie bei den Speicheldrüsen, der Niere etc. nach aussen abgegeben, sondern aufbewahrt werden, oder teilweise, wohl durch die Lymphbahnen, ins Blut zurückgelangen, so kann sie nur als ein Organ interner Sekretion bezeichnet werden. Es ist daher begreiflich, wenn bei ihrer Entfernung oder teilweisen Zerstörung schwere Schädigungen eintreten, weil ja ihre chemische Korrelation, die notwendige Veränderung des Blutes ausbleibt. Es folgt bei der totalen Entfernung meist bald der Tod; bei der partiellen eine schwere

Störung, die sich in mangelhafter Knochenausbildung, in Absterben von grossen Teilen der Körperhaut, auch in Gehirnschädigungen u. a. äussert. Der verbliebene Rest der Schilddrüse vermag den Anforderungen des chemischen Betriebs nicht zu genügen, und da die Ersatzfähigkeit des zurückbleibenden Gewebs im Gegensatz zu Leber, Niere etc. hier sehr gering oder gleich Null ist, so ist kein Ausgleich möglich.

Fig. 108.

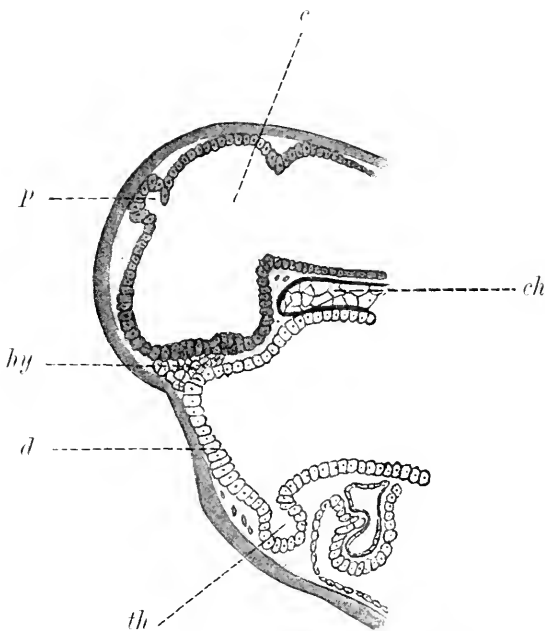


Fig. 108. Sagittalschnitt durch das Vorderende eines Krötenembryo, um die Entstehung von Hypophyse und Thyrioidea zu zeigen (z. T. nach Goette). *c* = Gehirn, *ch* = Chorda, *p* = Parietalorgan. *hy* = Hypophysenanlage, *d* = Kopfdarm, *th* = Schilddrüsenanlage.

Sehr bemerkenswert ist, dass unter Umständen nach teilweiser Schilddrüsenentfernung ein anderes Organ, die Hypophyse des Gehirns, eine Wucherung und vermehrte Tätigkeit der Zellen zeigt. Die Hypophyse kann in früheren Stadien der Entwicklung in einen gewissen genetischen Zusammenhang mit der Schilddrüse gebracht werden, beide stammen, wenn auch in zeitlichen Abständen von demselben Mutterboden, einem Elementarorgan (s. Fig. 108). Es ist daher nach dem im vorigen Kapitel erläuterten verständlich, dass bei mangelnder Regenerationskraft der Schilddrüsensubstanz, das nächst-

verwandte Gewebe sozusagen versucht, dafür einzutreten; der Erfolg ist allerdings nur ein teilweiser.

Dass es sich nicht um einen morphologisch bestimmenden Einfluss des Ganzen, sondern um eine chemische Korrelation handelt, zeigt sich auch darin, dass die schwere Schädigung ausbleibt, wenn die Schilddrüse zwar von ihrem Platz entfernt, aber an anderer Stelle (der Bauchhöhle) dem funktionierenden Organismus wieder einverleibt wird. Es wird das noch ferner bekräftigt dadurch, dass die schon eingetretene Störung aufgehoben oder gemindert werden kann durch blosse Verfütterung von Schilddrüsensubstanz, oder noch besser durch Eingabe des spezifischen chemischen Körpers, des Thyreoiodins.

An derartige chemische Korrelationen lassen sich am besten die auffälligen Erscheinungen der sekundären Sexualcharaktere anreihen, also gestaltlicher Ausprägungen am Körper, die entsprechend dem Geschlecht auftreten, die aber von den Geschlechtsdrüsen selbst entfernt liegen und auch mit der Ausübung der Geschlechtsfunktion in keinem oder nur sehr lockerem Zusammenhang stehen. Als bekannteste Beispiele mögen wie immer die Geweihe der Hirsche, die Sporen und der Kamm des Hahns und der Bart des Mannes herhalten. Der Zusammenhang mit den Geschlechtsdrüsen schien in einer lange bekannten, wenn auch bislang rätselhaften Weise, dadurch hervorzugehen, dass bei Entfernung der Genitaldrüsen auch Störungen an den so entfernt liegenden Organen der sekundären Sexualcharaktere eintraten. Die Wirkungen der Kastration, in unzähligen medizinischen Schriften einzeln niedergelegt, sind von Herbst und besonders von Herm. Hahn zusammengestellt und kritisch gesichtet worden. Hahn hat auch die Wirkungen an den Ausführungswegen und Anhangsdrüsen der Geschlechtsorgane selbst herangezogen, weil diese Erscheinungen ebenfalls keine direkten Wirkungen, sondern Korrelationen darstellen.

Es können sonach Lokal- und Fernwirkungen der Kastration unterschieden werden. Beim männlichen Geschlecht erfolgt nach beiderseitiger Hodenentnahme (nicht nach einseitiger) eine Reduktion der Prostatadrüse, und zwar wird davon die glanduläre Substanz mehr wie die fibröse betroffen, so dass die ganze Drüse kleiner und fester, jedoch ebenso funktionsunfähig wie beim alternden Individuum wird. Entsprechend wirkt die Kastration auf den Uterus, nur dass hier die Muskelsubstanz ebenso von der Reduktion betroffen wird, wie die Schleimhaut. Gemeinsam mit dem männlichen Geschlecht ist, dass gerade der sonst funktionierende Gewebsanteil am meisten

rückgebildet wird, sowie dass eine erhebliche Wirkung der Kastration auf diese Teile nur dann eintritt, wenn sie in jugendlichem Alter vorgenommen ist. Das gleiche gilt für den Einfluss auf die Brustdrüsen und die Milchabsonderung, die sich ebenfalls bei im Alter nach der Tragzeit kastrierten Tieren nicht mehr nennenswert verändern.

Noch mehr gilt die Bedeutung der Zeit der Kastrationsvornahme für diejenigen Effekte, die nicht am Genitaltraktus selbst, sondern teils am Gesamtkörper, teils an bestimmten Organsystemen (als sekundäre Sexualcharaktere) sich geltend machen, und die von Hahn zusammen als Fernwirkungen der Kastration bezeichnet werden. Wenn der Eingriff im jugendlichen Alter vorgenommen wurde, so treten namhafte Veränderungen am gesamten Skelett ein, am Becken etc.; doch sind dies keine Hinneigungen zur Ausprägung des andern Geschlechtes, sondern Veränderungen allgemeiner Art, die in chemisch mangelhafter Beschaffenheit des Knochenmaterials ihren Grund haben. Es treten ferner gewisse Störungen in der Ausbildung verschiedener Hautanhänge, der Behaarung etc. ein; auch der Kehlkopf bleibt auf jugendlicher Form stehen. In ausgereiftem Zustand des Körpers vorgenommen, hat die Kastration nicht mehr diese Wirkung; nur die Cervidengeweibe, die ja immer wieder periodisch erneuert werden, werden auch dann durch die Kastration betroffen. Auch diese Tatsache spricht für den Chemismus dieser Korrelation. Noch mehr eine Reihe weiterer Veränderungen, die sich in der Blutbildung, im Gesamtstoffwechsel geltend machen, und die im Gegensatz zu den obigen Erscheinungen besonders im weiblichen Geschlecht studiert worden sind. Auch die leichte Mästung, die bei kastrierten Tieren zu erreichen ist, darf zu diesen allgemeinen chemischen Einflüssen gerechnet werden.¹⁾

Wir sehen also, dass die Keimdrüsen zu sehr verschiedenartigen Teilen des Körpers in Beziehung stehen, und es fragt sich, welche

¹⁾ Ein lehrreiches Gegenstück zu dieser Mästung bildet die bekannte Tatsache, dass Fische, die zum Laichen flussaufwärts wandern, z. B. der Lachs, während dieser langen Wanderung nichts fressen, sondern die Weiterausbildung von Ovarien und Hoden auf Kosten ihrer eigenen Gewebe, besonders der Muskulatur geschehen lassen. Dies Verhältnis ist so festgelegt, dass umgekehrt, wenn die Tiere durch künstlichen Anreiz zum Fressen gebracht werden, eine Reduktion der Geschlechtsorgane eintritt, und Reifung und Eiablage je nachdem ausbleiben. Die Korrelation wird hier, nach Hofers Vermutung, durch den Blutstrom vermittelt; nach dem Fressen tritt eine reichliche Umspülung des Darms ein, und so wird den Genitaldrüsen eine beträchtliche Blutzufuhr entzogen.



Vorstellungen können wir uns machen, über die Art der von ihnen ausgehenden Reize und über deren Wege. Man hat zunächst an Nervenreize zu denken. Allerdings war nach dem bekannten Versuch von Goltz, der nach Durchschneidung des Lendenmarks bei einer Hündin noch Konzeption, Gravidität und Geburt normal verlaufen sah, und nach der Reinschen nervösen Isolierung des Uterus vom spinalen und sympathischen System, die keine Atrophie des Uterus zur Folge hatte, ausgeschlossen, dass eine solche Beeinflussung vom Rückenmark oder Sympathikus her stattfindet. Jedoch hatte man dann in der Keimdrüse selbst ein besonders ernährendes Nervenzentrum, wenigstens für den übrigen Teil des Sexualapparates angenommen. Dagegen spricht jedoch, dass halbseitige Kastration keinerlei Einfluss, auch nicht auf die Teile der entsprechenden Seite hat, und ferner lassen sich die Allgemeinwirkungen z. B. auf den Stoffwechsel, auf das Längenwachstum des Skeletts nicht damit erklären. Am entschiedensten sprechen jedoch gegen solche trophische Nervenbahnen die vielen interessanten Experimente der Transplantation der Keimdrüsen, wie sie an Hunden, Kaninchen, Meerschweinchen und Hähnen angestellt worden sind. Man kann die Keimdrüsen noch so weit wegverpflanzen, so dass von einer Erhaltung einer Nervenbahn keine Rede mehr sein kann; wenn nur die Einheilung gelingt, bleiben alle Folgeerscheinungen aus, das Tier kann zeugen resp. gebären, nähren, wie ein normales. Umgekehrt kann man auch die beeinflussten Teile verpflanzen; so hat Ribbert beim neugeborenen Meerschweinchen die Mammarydrüsen unter die Haut der Aussenseite der Ohren transplantiert. Als einige Zeit darauf das Tier trächtig wurde und Junge warf, erfolgte die Milchabsonderung aus der Mamma hinter dem Ohr! Die Anregung kann also nur durch die Blutbahn und demnach auf rein chemischem Wege erfolgt sein. Der Chemismus der Korrelation zeigt sich auch darin, dass nach schon erfolgter Kastration ein Teil der Folgeerscheinungen wieder aufgehoben oder verhindert werden kann, wenn man Keimdrüsensubstanz an die operierten Tiere verfüttert, analog dem Verhalten der Schilddrüse.

Man kann also den Keimdrüsen im Organismus ausser ihrer eigentlichen Leistung noch eine chemische Funktion zusprechen. Man braucht sich dies nicht so vorzustellen, dass da zwei völlig getrennte Aufgaben vorlägen, die Erzeugung der Geschlechtsstoffe und ausserdem eine innere Sekretion von chemischen Stoffen, die Wachstum und Stoffwechsel regulieren, sondern darf vielleicht annehmen,

dass durch die Produktion der Geschlechtsstoffe selbst schon eine derartige Veränderung des Gesamtchemismus hervorgebracht wird.

Wie man sich die gestaltende Wirkung im einzelnen vorzustellen hat, bleibt freilich noch aufzuklären; doch haben die Experimente viel dazu beigetragen, durch Zerlegung der Wirkungsweise und Erklärung, wenigstens einiger Komponenten, auch den andern das Mystische zu nehmen.

XV. Kapitel.

Weitere Beeinflussungen der Teile. Die funktionelle Struktur und ihre Abänderung durch Natur und Experiment.

Die direkte und indirekte mechanische Beeinflussung von Geweben. Struktur des Bindegewebes und der Knochen bei Wirbeltieren. Die Hartgebilde bei niederen Tieren. Das Skelett der Spongien.

An die erörterten gegenseitigen chemischen Beeinflussungen der Organe und Gewebe lassen sich mechanische Beeinflussungen anreihen, infolge deren sich am Körper bestimmte Einrichtungen ausbilden, also ebenfalls Korrelationen, die eine gewisse gestaltende Wirkung auslösen.

Die mechanische Inanspruchnahme hängt mit der Funktion des betreffenden Organs zusammen. Es sorgt z. B. die glatte Muskulatur im Wirbeltierkörper, die um Hohlräume herum angeordnet ist, für deren Entleerung und bildet sich in entsprechenden Zügen aus. Ist durch Hindernisse, sagen wir in der Blase durch Verengerung der Harnröhre, eine vermehrte Ansammlung von Flüssigkeit Regel geworden, so verstärkt sich auch die Muskulatur in entsprechenden Lagen. Ein anderes bekanntes Beispiel bieten die Knochen der Wirbeltiere; sie werden durch ihre Funktion in gewissen Richtungen besonders in Anspruch genommen. Die eigentliche Knochensubstanz ordnet sich darum jenen nach den Konstruktionsprinzipien der Ingenieure in gewissen Druck- und Zuglinien an, und auch nach Veränderungen bei Knochenbrüchen bilden sich diese Konstruktionslinien der jeweiligen neuen Inanspruchnahme entsprechend aus (s. u. p. 146). Auch von wirbellosen Tieren liessen sich zahlreiche entsprechende Beispiele anführen. Der Schalenbau der Foraminiferen, den besonders Rhumbler untersucht hat, die Schwebstacheln vieler

Planktontiere, die den Reibungswiderstand des Wassers erhöhen, wären hier zu nennen.

Man hat also, weil die gestaltliche Ausprägung einen Zusammenhang mit der Funktion erkennen lässt, nach Roux' Vorgang hier von einer »funktionellen Struktur« gesprochen und die Erscheinungen als »funktionelle Anpassungen« zusammengefasst. Es lässt sich jedoch nicht leugnen, dass hiermit ziemlich heterogene Dinge vereinigt werden. Es ist zunächst nicht immer eine rein innere mechanische Beeinflussung, sondern gerade in den meisten Fällen wirken Druck und Zug etc. von aussen. Allerdings kommt dann im Körper doch wieder eine gegenseitige Wirkung der Gewebe aufeinander durch diese äussere Veranlassung zu Stande. Ferner ist die Wirkung nicht immer eine gestaltende, sondern oft nur eine rein quantitative. Das gilt besonders bei Muskel- und Drüsensubstanz, wo durch stärkere Inanspruchnahme meist nur eine einfache Vermehrung zu erkennen ist. Bei der Anpassung der Knochen handelt es sich dagegen um eine wirklich gestaltliche Ausprägung, und ebenso bei andern bindegewebigen Strukturen. Endlich ist auch die Reizwirkung in verschiedenen Fällen eine verschiedene, und wird, je nach dem Standpunkt, bald mehr als chemisch, bald als mechanisch ausgelegt. Bei der vermehrten Tätigkeit der Muskeln werden chemische Spaltungsprodukte erzeugt, die ähnlich wie oben bei den Drüsen erläutert, einen Reiz zur vermehrten Zelltätigkeit ausüben; bei der Ausbildung der Knochenstruktur soll es sich um die rein mechanische Wirkung eines auslösenden Reizes auf die ohnehin kalksalzausscheidenden Zellen handeln, also um eine sogen. Mechanomorphose. Indes lassen sich mechanische und chemische Reizwirkung nicht derart schulmässig trennen. Auch bei der unzweifelhaft chemischen Reizwirkung auf die Muskelzellen spielt doch der mechanische Reiz zunächst mit, und ebenso ist umgekehrt der mechanische Reiz auf die Knochenbildner von chemischer Wirkung begleitet, so dass ihm geradezu eine ernährende (trophische) Wirkung zugeschrieben wird.

Alle erwähnten Formverhältnisse, die Ausbildung und Anordnung der Muskelzüge, die Schichtung der Knochensubstanz u. a. werden in der Embryonalentwicklung ohne Eingreifen der Funktion und dennoch funktionsentsprechend angelegt. Die dabei wirkenden Differenzierungsgesetzlichkeiten sind uns zur Zeit unbekannt, und das Wort »Vererbung« bezeichnet in diesem Fall nur eine Umschreibung der Tatsachen. Alle diese Strukturen haben aber das Gemeinsame,

dass sie auch noch im ausgebildeten Organismus veränderlich und weiterer Ausbildung fähig sind, je nach den Leistungen, die an sie herantreten. Die Wirkung solcher veränderten, sei es gesteigerter oder herabgesetzter, Leistungen kann in der Pathologie, also durch Naturexperimente, und ebenso durch willkürliche Experimente studiert werden, und wirft ein Licht auf die entsprechenden Vorgänge während der Entwicklung.

Es empfiehlt sich, zunächst eine Reihe solcher gegenseitiger Beeinflussungen der Organe, mechanischer Korrelationen, im normalen Organismus kennen zu lernen, die durch die Funktion veranlasst werden, und bei denen eine gestaltende Wirkung ausgelöst wird, und dann erst, nach deren Vergleich, die Veränderungen zu betrachten, die unter besonderen Bedingungen eintreten können. Beispiele bietet zunächst die quergestreifte Muskulatur und die mit ihr in Zusammenhang stehenden Organe. Wenn man nach Cuviers Vergleichsmethode (s. Kapitel II) die homologen Muskelgruppen verschiedener Tiergattungen in Parallele stellt, so sieht man, dass die Zahl und Stärke der Bündel je nach der Inanspruchnahme grösser ist. Die Kaumuskeln der Raubsäuger sind z. B. besonders stark entwickelt; in korrelativem Zusammenhang damit steht, dass die Ansatzstelle am Skelett für eine solche Muskulatur besonders ausgebildet sein muss; es ist in diesen Fällen ein Knochenkamm, eine Crista auf dem Schädeldach, mehr oder minder stark entwickelt. Ein entsprechendes Beispiel zeigt die Klasse der Vögel an ihrem Brustbein, das infolge der ausserordentlichen Entwicklung der Flugmuskulatur eine sehr hohe Crista sterni zu deren Ansatz trägt. Bei den im Verhältnis besten Fliegern, den Kolibris, ist die Höhe dieses Kamms noch beträchtlicher, wie der sagittale Durchmesser des ganzen Brustkorbes; ähnlich ist es bei den grossen Raubvögeln; bei den Hühnervögeln ist der Kamm sehr viel kleiner, aber noch vorhanden, bei den grossen Laufvögeln fehlt er gänzlich. Dass in korrelativer Weise alsdann auch die motorischen Nerven und die versorgenden Blutgefässe stärker oder schwächer ausgebildet sein müssen, ist selbstverständlich.

Ebenso wie durch den Vergleich verschiedener Objekte, lässt sich auch experimentell an ein und demselben Organismus die Wirkung vermehrten Gebrauchs der Muskulatur nachweisen. Durch Roux ist hierbei das Gesetz der »dimensionalen Aktivitätshypertrophie« aufgestellt worden, wonach das Organ nur in denjenigen Richtungen vergrössert wird, die stärker in Anspruch genommen werden. Das lässt sich an verschiedenen Beispielen feststellen, in denen ein Muskel je nachdem

bald im Querschnitt, bald in der Länge eine Zunahme erfährt, und so ist auch bei der willkürlichen Muskulatur nicht bloss eine quantitative, sondern auch eine gewisse gestaltliche Wirkung dieses Funktionsreizes gegeben. Eine «Inaktivitätsatrophie» ist durch Nichtgebrauch ebenfalls bis zu einem gewissen Grade zu konstatieren; es findet aber hierbei kein völliges Schwinden statt, sondern ein Rest von Muskulatur bleibt stets erhalten, die morphologische Ausprägung bleibt gewahrt.

Wie mit dem Schwund der Muskulatur andere korrelative Veränderungen Hand in Hand gehen, ist aus einem vielerwähnten Beispiel Hürthle's zu ersehen. Diesem gelang es, am Kopf des Kaninchens durch halbseitige Durchschneidung des bewegenden Nerven einen entsprechenden Schwund der Muskulatur herbeizuführen; aber auch die Kopfknochen der betreffenden Seite zeigten eine mangelhafte Ausbildung. Da es sich hierbei um ganz junge Tiere handelt, so spielt der Versuch schon in die Ontogenese hinein.

Sehr zahlreich sind die Fälle, wo sich bei der glatten Muskulatur in Stärke und Anordnung eine Beziehung zur Inanspruchnahme erkennen lässt. Lehrreiche Beispiele bieten die Sphinkterbildungen bei niederen Tieren, z. B. an den Oskula der Schwämme, wo sich vom jungen Stadium an eine stetige Vermehrung und entsprechende Anlagerung der kontraktile Zellen erkennen lässt. Auch die Sphinkterbildungen, die an Pharynx und After der Trochophora der Würmer eintreten, sobald deren Darm funktioniert, sind hier zu erwähnen, und sie böten wohl Gelegenheit zur näheren experimentellen Untersuchung.

Hierhergehörige Naturexperimente lassen sich aus dem Material der pathologischen Anatomie beibringen, zumal bei den Veränderungen in Wandungen der Blutgefässe, aber auch bei anderen Störungen; so z. B. wenn bei Carcinom des Magens der Pylorus verengt ist, und daselbst eine Verstärkung und auch am Magen eine Veränderung der glatten Muskelzüge eintritt. In den meisten dieser Fälle, ob sie Gefässwand, Darmwand etc. betreffen, lässt sich nicht nur eine einfache Vermehrung, sondern auch eine entsprechende Anordnung in Ringen, gekreuzten Zügen etc. wahrnehmen, wie es aus der dimensional Inanspruchnahme folgt.

Am eindrucksfähigsten erscheint unter den Geweben die Binde substanz im weitesten Sinn, bei der nicht bloss durch Vergleich, sondern vielfach direkt, eine Wirkung auf den Reiz der Funktion konstatiert werden kann. Auch hier bietet die pathologische Anatomie zahlreiche Beispiele. Aus der normalen Gestaltung sind von Roux eine Anzahl komplizierter aber sehr instruktiver Fälle eingehend erläutert worden.

So zeigt z. B. das Trommelfell zwei Fasersysteme stärkster Inanspruchnahme, ein radiäres und ein circuläres, und entsprechende Abweichungen in der Richtung auf die übertragenden Gehörknöchelchen (Fig. 109). Auch die Konstruktion der Blutgefäße ist hierher zu erwähnen, ferner der wunderbare Bau der Ruderschwanzflosse des Delphins, bei der sich Festigkeit und Biegsamkeit vereinigen müssen, und wo ebenfalls ganz bestimmte Konstruktionslinien erkannt werden können (s. Fig. 110).

Aber auch ohne zu so komplizierten Fällen zu greifen, bietet schon die allgemeine Anordnung des faserigen Bindegewebes im Wirbeltierkörper an und für

Fig. 109.

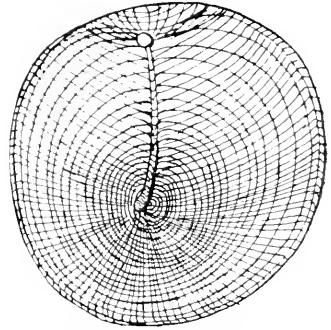
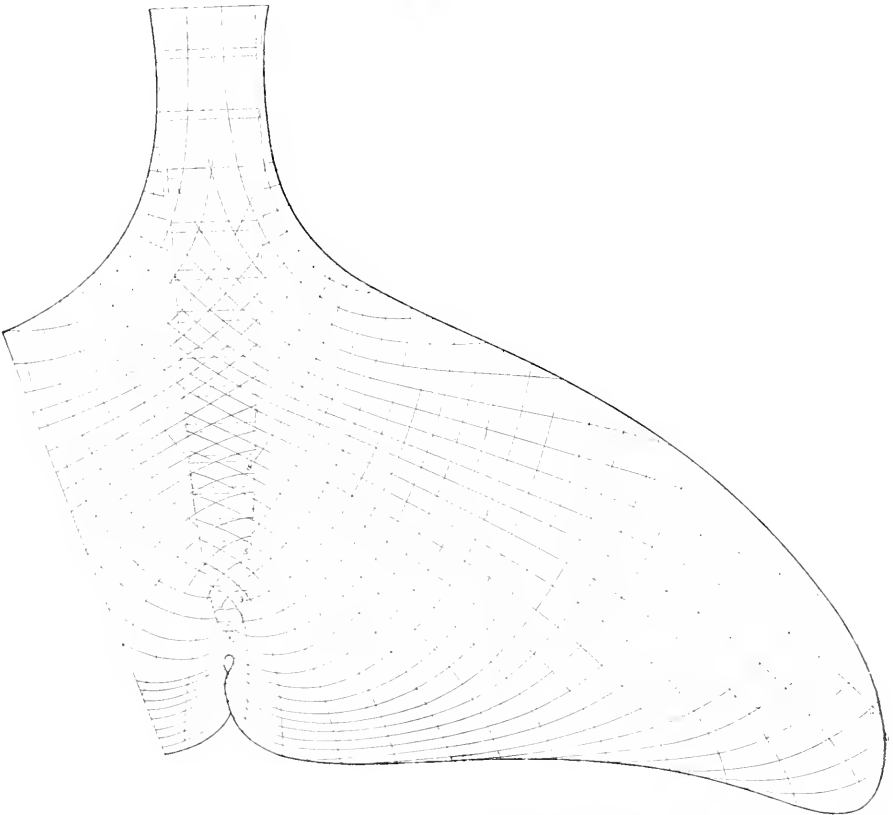
Faserverlauf im Trommelfell
(nach Hermann).

Fig. 110.



Schwanzflosse des Delphins. Nach Roux: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen.

sich Beispiele der gestaltenden Wirkung der Funktion. So entstehen je nach der Inanspruchnahme und deren Richtungen Sehnen, Bänder oder umhüllende Fascien, die der Ausdehnung und elastischen Zusammenziehung fähig sind. Die scharf abschneidende Linie, die im erwachsenen Zustand den Muskel von der Sehne trennt, entsteht in der Entwicklung, wie Mollier berichtet, erst nach und nach. Muskel- und Sehnenfaser entstehen aus einem kontinuierlichen Gewebe, jede Muskelfibrille geht kontinuierlich in eine Sehnenfibrille über (Fig. 111a); in einer ganzen Muskelfaser liegen aber diese Übergangsstellen zunächst nicht in gleicher Höhe, sondern in einer unregelmäßig gezackten Linie. Erst mit der weiteren Ausbildung bildet sich die scharfe Grenzlinie heraus (Fig. 111b). So lässt sich auch hier die gestaltende Wirkung der Funktion in die Ontogenese zurückverfolgen.

Fig. 111.

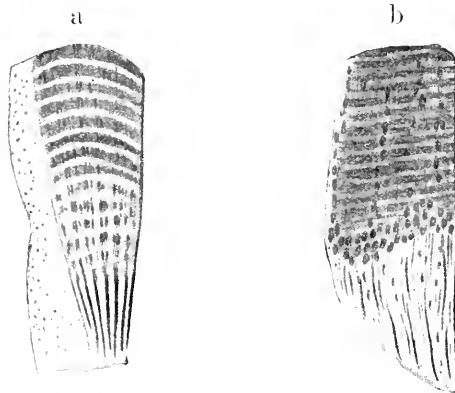


Fig. 111. Muskel und Sehnenentwicklung.

- a Muskel und Sehnenfaser ohne scharfe Grenze ineinander übergehend,
b mit scharfer Grenze im ausgebildeten Zustand.

Das in der Anatomie meist hervorgezogene Beispiel einer solchen funktionellen Struktur ist die Ausprägung des Knochens der Wirbeltiere. Die Funktion ist hierbei in weitestem Sinne zu verstehen, sei es nur einfach stützend, in der Ruhelage des Körpers, oder in Verbindung mit Muskeln arbeitend; die mechanische Beeinflussung erfolgt stets mehr oder minder indirekt, durch Zug und Druck von aussen resp. unter Vermittlung der Muskeln und des Bindegewebes. Stets werden die Linien der grössten Inanspruchnahme am stärksten ausgebildet und enthalten am meisten Knochensubstanz. Dies kommt nach den erläuterten Grundsätzen von Roux u. a. auf folgende

Weise zu Stande. Es pflanzt sich Druck resp. Zug, also der funktionelle Reiz des Gewebes, an bestimmten Stellen in bestimmten sog. trajektorischen Richtungen, die sowohl von der Druckaufnahme- wie Abgabefläche abhängig sind, am stärksten fort. Die Tätigkeit der Knochenbildner (Osteoblasten) wird dadurch wachgerufen und an diesen Stellen resp. Richtungen entsprechend viel Hartschubstanz ausgeschieden, und so werden diese Richtungslinien, die sog. Trajektorien gebildet. Umgekehrt fehlt den ausserhalb dieser Züge liegenden Stellen der mechanische Reiz, und zwar umso mehr, je mehr sich die Trajektorien selbst ausbilden; hier wird also keine neue Knochen-substanz gebildet, sondern dadurch, dass überall die Knochenzerstörer (Osteoklasten) in Tätigkeit sind und Knochen-substanz auffressen, schliesslich in diesen weniger beanspruchten Stellen Lücken erzeugt.

So muss eigentlich jeder Knochen eine funktionelle Struktur besitzen: da jedoch bei sehr vielen Knochen die Beanspruchnahme in sehr wechselnder Lage geschieht, die Funktion als Stütze oft nicht so ausgesprochen ist, und sich die Richtungen der Beanspruchnahme in mannigfachster Weise durchkreuzen können, so ist die funktionelle Struktur oft sehr verwickelt und nicht leicht erkennbar, sondern spricht sich nur darin aus, dass die Knochen-substanz überhaupt nicht kompakt, sondern in der bekannten spongiösen Weise angeordnet, also jeder Knochen mit einem Minimum von Material konstruiert ist. Deutlicher wird die Struktur bei den einfachen typischen Röhrenknochen, die ja eine weniger allgemeine Beanspruchnahme erleiden. Es werden bei ihnen, da sie mehrmals länger als breit sind, die äusseren Teile bei Biegungen etc. stets stärker gespannt als die inneren; infolgedessen wird die äussere Partie dichter und dichter bis zur fast völligen Kompaktheit, die innere loser und lockerer bis zu völligem Schwund und zur Bildung einer Markhöhle und so wird die allgemeine Form des Röhrenknochens erreicht. Wo die Funktionen noch mehr spezialisiert sind, kann man besondere Richtungen noch besser erkennen, so z. B. am unteren Ende der Tibia. Hier soll der von oben kommende Druck auf eine ganze Fläche übertragen werden; es lösen sich demnach die kompakten Röhrenwände in einzelne Belastungsstreben auf, die sich auf die ganze untere Fläche verteilen. Das Gleiche trifft für das Fersenbein zu (s. Fig. 112).

Das schönste und bekannteste Beispiel bietet das obere Ende des Oberschenkelknochens, dessen Struktur als Kranonstruktion zu deuten ist. Wenn man in einen solchen Kran von entsprechender Beanspruchnahme, rein nach Ingenieurprinzipien, die Druck- und Zug-

linien einzeichnet, so sind diese in schlagender Weise den Linien gleich, die die Natur selbst als Baumeisterin im Innern des Knochens hervorgebracht hat (Fig. 113). Man kann zwei Züge von Knochenbälkchen unterscheiden, einen von der Trochanterseite und einen von der Adduktorenseite ausgehenden. Beide stehen senkrecht zur Oberfläche des Knochens, dessen kompakte sich hier entsprechend auflöst, und beide kreuzen sich in rechtem Winkel. Die Adduktorenbälkchen entsprechen den Druck-, die Trochanterbälkchen den Zuglinien der mechanischen Konstruktion.

Fig. 112.

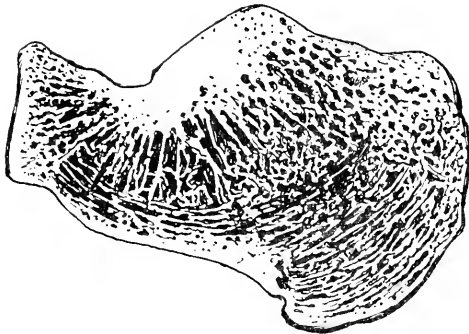


Fig. 112. Schliff durch den Calcaneus, um die Anordnung der Knochenbälkchen zu zeigen.

Fig. 113.

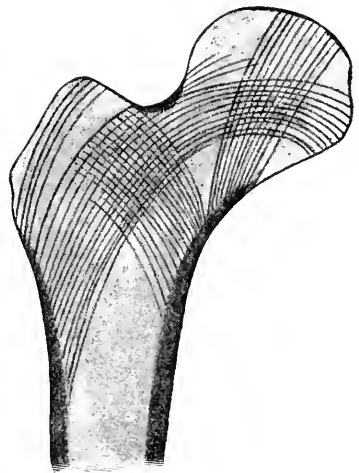


Fig. 113. Schema der Anordnung der Knochenbälkchen im Oberschenkelende nach Druck- und Zuglinien (nach H. Mayer).

Diese durch Herrn. von Mayer am normalen Knochen studierten Verhältnisse finden ihre lehrreiche Ergänzung durch das Natur- experiment in pathologischen Fällen, deren Erforschung besonders Julius Wolff zu danken ist. Hier bilden sich neue Strukturen aus, die nicht den morphologischen Verhältnissen des Knochens, sondern der neuen Beanspruchung entsprechen. Schon ganz allgemein kommt dies in einem Befund aus früherer Zeit zum Ausdruck, wonach bei einem Hund nach teilweiser Entfernung der Tibia, sich der andere Unterschenkelknochen, die Fibula, entsprechend vergrößerte und verstärkte. Noch schlagender sind die Fälle, wo auch die innere Struktur untersucht werden konnte, und wo sich z. B. bei schief geheilten

Knochenbrüchen oder sonst krankhaften Veränderungen eine ganz neue Architektur von Druck- und Zuglinien, den neuen statischen Verhältnissen entsprechend, herausbildete. Die Erklärung ergibt sich in gleicher Weise wie für die normalen Fälle. Die alten Trajektorienlinien sind nicht mehr in Gebrauch, lösen keinen Reiz aus, sondern lassen die Osteoklasten in ihrer zerstörenden Wirksamkeit aufkommen; umgekehrt müssen die Knochenbildner an neuen Stellen ihre Tätigkeit entfalten, und so entwickelt sich die veränderte Struktur. Man sieht also, dass ganz allgemein gesprochen ein mechanischer Reiz auf bestimmte Zellen eine chemisch anregende Wirkung, die Kalksalze auszuschcheiden ausübt. Es kann sich auf diese Weise auch an Stellen, wo normaler Weise kein Knochen ausgeschieden wird, bei besonderen Reizungen, vom Bindegewebe, also vom nächstverwandten (s. p. 109) aus, die Bildung von Knochenstrukturen mit wirklichem kohlensaurem Kalk erfolgen, wie es z. B. bei den sog. Exerzier- und Reitknochen der Fall ist. Diese allgemeine Vorstellung der Reizwirkung auf bestimmte, zur Ausscheidung von Kalk befähigte Zellen, ist für die Auffassung vieler Vorgänge in der Ontogenese von grosser Bedeutung.

Fig. 114.

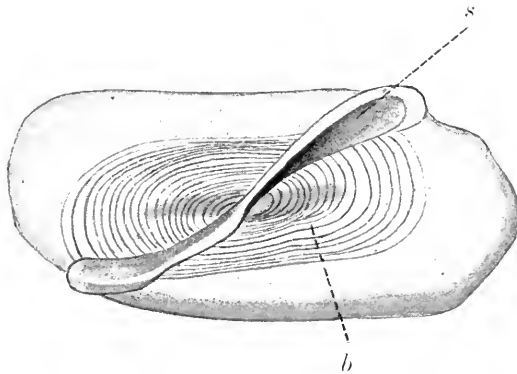


Fig. 114. Segel (*s*) der Siphonophore *Velella* mit Befestigung (*b*).

Viel weniger untersucht und überhaupt bekannt sind Beispiele funktioneller Struktur von wirbellosen Tieren, obsehon sich auch hier sehr instruktive Fälle auffinden lassen. Eimen der besten Beweise ingenieurmäßiger Konstruktion in der Natur liefert das Segel der Siphonophore *Velella*. Dieses kammartige Organ ist zum Windtreiben oberhalb der Wasseroberfläche bestimmt, während die Tierkolonie selbst direkt unterhalb schwimmt, an dem kreisrunden Deck unten angewachsen (Fig. 114). Das Segel muss also straff aufrecht stehen,

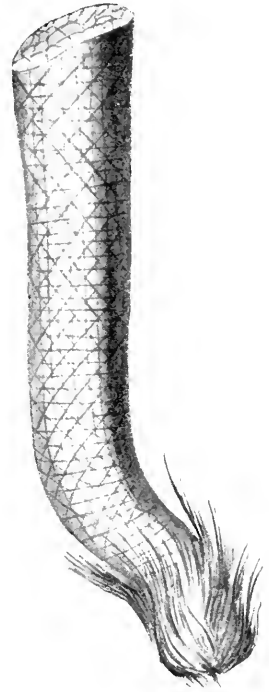
dem Wind folgen können und entsprechend am Deck befestigt sein. Dieses selbst muss aber in horizontaler Lage schwimmen bleiben und darf durch die Windstösse des Segels nicht umkippen. Beide Aufgaben sind durch entsprechende Konstruktion der faserigen Gallerte, die hier das gewöhnliche Bindegewebe vertritt, gelöst. Das Deck ist doppelt, mit einem pneumatischen Hohlraum, der durch Pfeiler in mehrere Kammern geteilt ist, und das Segel ist durch ganz besondere Verstärkungen in der Gallerte befestigt, die in den bekannten Druck- und Zuglinien, jedoch hier noch in speziell angepasster Richtung, vom Segel nach dem Deck zu umbiegen. In einer besonderen Arbeit soll dies noch Erläuterung finden, hier nur durch die Abbildung auf die auffällige Verteilung der Verstärkungslinien hingewiesen werden.

Eine Tiergruppe, bei der die mechanische Beanspruchung zur Ausprägung der Hartgebilde in besonders deutlicher Beziehung steht, sind die Spongien; doch sind auch hier die Verhältnisse in dieser Hinsicht bis jetzt zu wenig gewürdigt. Es kommt dreierlei verschiedenes Material zur Ausbildung des Skeletts in Betracht, Nadeln von kohlensaurem Kalk, Nadeln von Kieselsäure und eine Hornsubstanz, Spongïn. Das Spongïn und die Kieselnadeln können sich zu Skeletten verbinden, bei denen Festigkeit mit Biegsamkeit zusammen wirken muss. Für die einzelnen Nadeln, die 1, 3, 4 resp. 6 strahlige Gebilde sein können, hat schon F. E. Schulze einen Zusammenhang der Achsenausbildung mit der mechanischen Leistung zu konstruieren versucht. Noch besser ist dies für das Gesamtskelett möglich, besonders wenn die einzelnen Kieselnadeln durch Spongïn zusammengehalten werden. Letzteres zeigt sehr verschiedene Ausprägung; manchmal ist es nur eine Kittmasse, die die Nadelenden verlötet, manchmal bildet es baumartige Züge. Im grossen und ganzen zeigen die in der Tiefe lebenden Formen mehr ein reines Kieselskelett, die an der Oberfläche befindlichen mehr Hornsubstanz, bis schliesslich das Spongïn ganz überwiegt und so eine grössere Elastizität erzeugt wird.

Man kann durch den Vergleich der verschiedenen Wohngebiete einerseits und der Formengruppen andererseits, der Cuvier'schen Methode folgend (s. Kap. II, p. 6), nach Keller geradezu die Behauptung aufstellen, dass »die mechanische Ursache, welche zur Spongïnabildung und damit auch zur Entstehung und Weiterentwicklung der spongïnführenden Monaktinetliden und Hornschwämme führte, in dem bewegten Wasser, mit seiner starken Beanspruchung auf Druck und Zug zu suchen ist«.

Sehr deutlich zeigen auch die Hexaktinelliden, wo die Kieselnadeln auch ohne Spongin sich zu Gitterzügen anordnen und mit ihrer Kieselsubstanz verlöten können, solche Beziehung der mechanischen Beanspruchung zur Ausbildung des Hartskeletts. Dies spricht sich bei vielen Gattungen und besonders deutlich bei der bekannten *Euplectella* aus zunächst in der Röhrenform; es wird auf diese Weise grosse Tragfähigkeit mit einem Minimum von Material erreicht. Zweitens wird die Festigkeit erhöht durch longitudinale Nadelzüge oder Rippen, die wieder durch zirkuläre Rippen zusammengehalten werden. Drittens aber sind noch zwei ganz besondere Züge an diesen Röhrenformen charakteristisch, die beide spirälig um den Stamm verlaufen und sich gegenseitig in rechtem Winkel kreuzen (Fig. 115). Keller erinnert hier an einen Satz aus der Festigkeitslehre: »Wirkt auf die Wand eines Hohlzylinders, der an der Basis fixiert, am entgegengesetzten Ende frei ist, von der Seite her ein senkrecht zum Zylindermantel gerichteter Druck, so entstehen Druck- und Zugkurven, die unter einem Winkel von 45° von der Basis emporsteigen und zwei Kurvensysteme bilden, welche sich unter rechtem Winkel schneiden.« Diesen Kurvensystemen entspricht mit einer Genauigkeit, wie sie bei organischen Gebilden nicht grösser zu erwarten ist, der Verlauf der Spiralarippen von *Euplectella*.

Fig. 115.



Schema des Nadelgerüsts des Schwammes *Euplectella* nach Keller. Die horizontalen und vertikalen Linien bezeichnen das eigentliche Röhrengerüst, die Diagonalen die aufgesetzten Rippen (Druck- u. Zugkurven).

Bei Kalkschwämmen, bei denen die Nadeln einzeln stehen, wurde durch Maas auf entsprechende Anordnungen hingewiesen. Bei Sykonröhren stehen die Drei- und Vier-Strahler so, dass ihr längster Strahl mit der Längsachse zusammenfällt, die schiefen Strahlen aber so, dass die einen fast in die Verlängerung fallen und sich hier ebenfalls ohne Verschmelzung, durch blosses Nebeneinanderlegen ein Gitterwerk, spirälig um den Stamm herum ausbildet, soweit er nicht durch Tuben verändert ist (Fig. 119). Hier konnte das Zustandekommen des Gitterwerks auch ontogenetisch beobachtet werden. So lange der junge

Fig. 116.

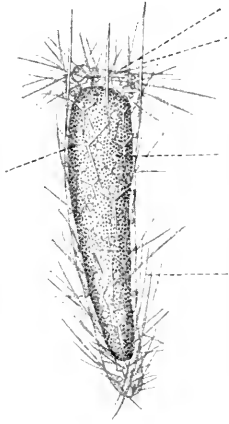


Fig. 117.

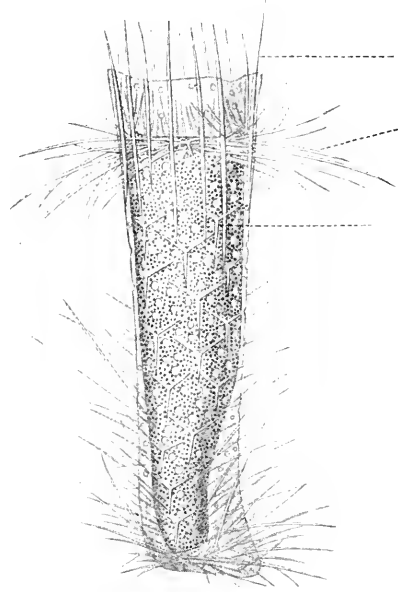


Fig. 118.

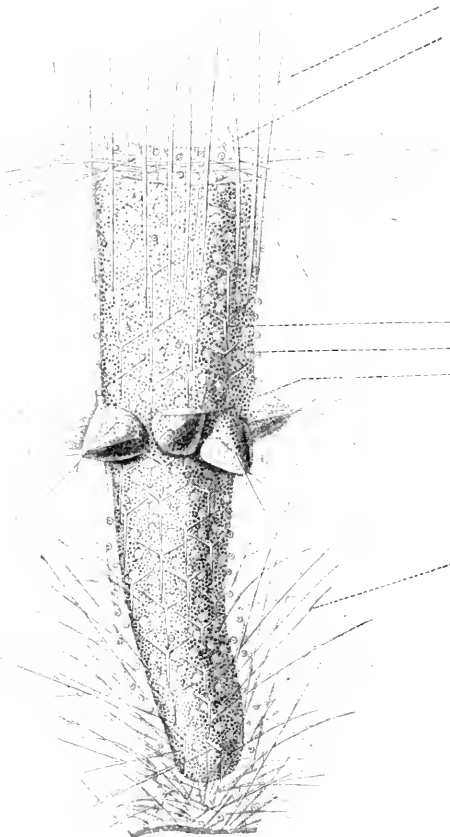


Fig. 119.

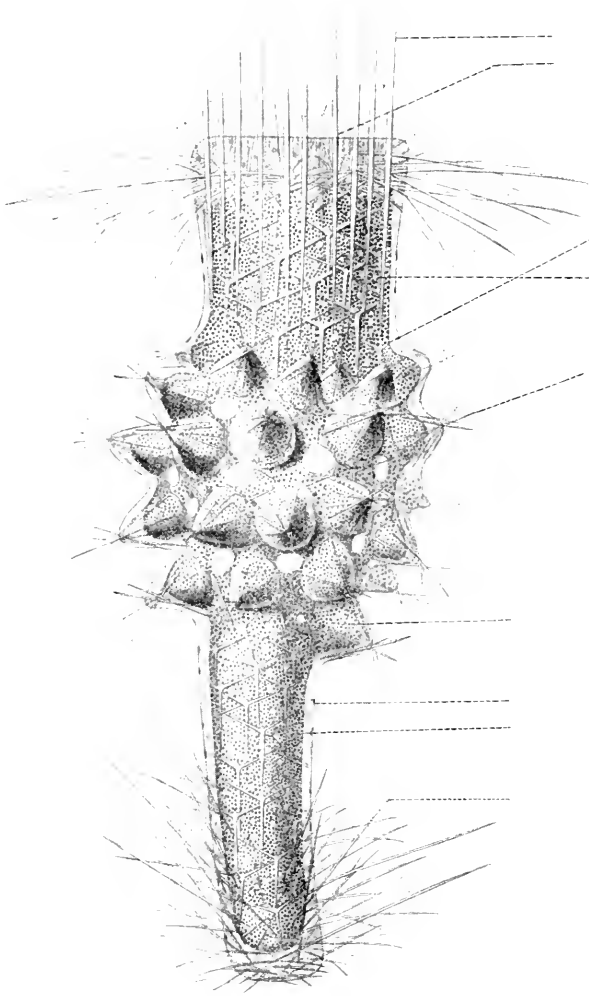


Fig. 116. 117. 118. 119. Stadien aus der Entwicklung des Kalkschwammes *Sycon* (nach Maas), um die allmählich sich einstellende „funktionelle Struktur“ des Gerüsts zu erläutern.

Schwamm noch ein unförmliches Säckchen ist ohne Auswurfsöffnung, liegen auch die betreffenden Nadeln, die schon zahlreich vorhanden sind, noch wirr durcheinander; erst wenn die Röhrenformung und Streckung eintritt und wenn der Wasserstrom nach Bildung des Osculum's seine bestimmte Richtung hat, lässt sich allmählich die Anordnung erkennen (Fig. 116, 117). Auch die später gebildeten Nadeln werden dann entsprechend orientiert (Fig. 118, 119). Der

Zusammenhang der Beanspruchung mit der Kalkausscheidung ist hier nicht so direkt erkennbar wie beim Wirbeltierknochen; indessen müssen auch hier Reize gegeben sein, die die Kalkausscheidung der Zellen an bestimmte Punkte lokalisieren. Vorgänge aus der Ontogenese anderer Gruppen werfen hierauf einiges Licht.

Hiermit ist das Gebiet der Korrelation in der Ontogenese betreten, die sich zum Teil als auslösende Wirkung von Reizen darstellen und besondere Besprechung verdienen.

XVI. Kapitel.

Die Korrelationen von Zellen und Zellkomplexen (Organanlagen) in frühen Stadien der Entwicklung und ihre gestaltende Wirkung.

Experimente und Theorie der formativen Reize.

Die Reiztheorie und ihr Verhältnis zur abhängigen und Selbstdifferenzierung. Experimente in der späteren Entwicklung der Echinodermenlarven und Amphibienembryonen. Weitere *innere* Faktoren der Entwicklung: Oberflächenspannung, ungleiches Wachstum, Faltenbildung, Zellteilung.

Wie im erwachsenen Organismus Wechselbeziehungen (Korrelationen) existieren, indem ein Organ auf direktem Weg oder durch Stoffwechselprodukte oder durch Berührung, oder sonstwie ein anderes beeinflusst, ebenso müssen auch in früheren Stadien zwischen den einzelnen Teilen solche Beziehungen und Beeinflussungen vorhanden sein. Schon im vorigen Kapitel konnte einzelner Beziehungen gedacht werden, die nicht den ganz reifen, sondern mehr jugendlichen und umbildungsfähigen Organismus betrafen, aber immerhin auf einem Stadium, wo die Organe bereits Tätigkeit ausüben, also in der Periode des »funktionellen Lebens« nach Roux'schem Ausdruck. In der noch früheren Periode, der eigentlichen Embryonal-Entwicklung, wo sich die Organe erst anlegen, sind solche Beziehungen gewiss ebenfalls vorhanden, nur aber schwerer nachzuweisen. Es müssen auch hier Berührungen und andere mechanische Beeinflussungen von Zellen und Zellkomplexen (Organanlagen) stattfinden und Wirkungen auslösen; ebenso können chemische Beeinflussungen stattfinden, nur alles in geringerem Grad, weil es sich erst um werdende Teile handelt, und schwerer analysierbar, weil in ständigem, oft nicht zu trennendem Zusammenwirken der Aussenwelt und ihrer Bedingungen.

Es ist das Verdienst von Herbst, die Wirkung solcher »formbildenden Reize« sowohl im allgemeinen erörtert, als auch versucht

zu haben, wie weit sich Gestaltungen der frühen Periode, die vor der wirklichen Ansprangung der Organe, aber nach der Furchung (s. Kapitel VI—X) und ersten Sonderung des Materials liegt, auf solche Reizwirkungen zuruckfuhren lassen. Die Definitionen von Reiz und Reizwirkung fallen verschieden aus, je nach dem allgemeinen Standpunkt, den man zu den Entwicklungstheorien einnimmt, und hangen mit der Frage nach abhangiger, resp. Selbstdifferenzierung zusammen.

Nach der einen Anschauung kann ein solcher Reiz nur eine auslosende Wirkung haben. Das Charakteristische des Geschehens geht von der gereizten Zelle resp. Zellgruppe aus, die auf eine ganz bestimmte Antwort, sozusagen eingestellt ist. Wie im Auge nicht nur Licht, sondern auch mechanische und elektrische Reize etc. eine Lichtempfindung auslosen, so ist auch jede embryonale Zelle und Zellgruppe vom Ei her ganz spezifisch beschaffen. Die gleiche Reizwirkung kann an ihr durch verschiedene Einflusse ausgelost werden, und umgekehrt mussen Zellen verschiedener Organismen und selbst verschiedene Zellsorten desselben Organismus auf den gleichen Reiz verschieden antworten. Diese Ansicht entsprache der Selbstdifferenzierung.

Von der anderen Seite wird betont, dass doch auch die Art des Reizes von Wichtigkeit ist, und die Qualitat des Anstosses auf die Qualitat des Effektes wirkt. Es konnen also verschiedene Reize auf das gleiche System verschiedene Wirkung haben. Damit wird nun nach Herbst einer reinen Auslosungstheorie fur die ganze Entwicklung das Wort geredet. Das Schicksal von Gewebszellen gleicher Potenz hangt von ihrer Lage im Ganzen ab resp. davon, welchen Reizen sie ausgesetzt werden. Dies entsprache dem Standpunkt der abhangigen Differenzierung; allerdings nicht vollkommen rein, wie schon die einschrankenden Worte „von gleicher Potenz“ beweisen. Ebenso wie in der fruher besprochenen Periode der Furchung etc. greifen auch hier die beiden Differenzierungsmoglichkeiten ineinander ein; es ist keine scharfe Scheidung zu machen, sondern von Fall zu Fall vorzugehen. Anstatt der Theorien mogen die Experimente zum Wort kommen.¹⁾ Es sind auf diesem Gebiet allerdings nur wenige mitzuteilen; die vielverwendete *Pluteus*larve des Seeigels ist auch hier ein Versuchsobjekt gewesen.

1) Diese Versuche schliessen sich an die in Kap. XI erorterten uber die Einengung der prospektiven Potenz an und hatten auch z. T. in diesem Zusammenhang besprochen werden konnen.

Im normalen Fall bilden sich nach Ausprägung der Gastrula und der Anlage des Wassergefässsystems die eigentümlichen Schwebfortsätze des Körpers, die Arme (s. p. 22, Fig. 9 u. 10), zugleich mit dem Auftreten und Auswachsen von larvalen Skelettstäben, die für diese Arme als Stütze funktionieren. Pouchet und Chabry haben durch Ausfällung des Kalkes im Seewasser, Herbst durch Zusatz von Kalium und anderen Salzen, die Bildung der Kalkstäbe unterdrückt, und es unterblieb auch alsdann die Bildung der Arme. Dadurch wird ein kausaler Zusammenhang zwischen beiden Bildungen sehr wahrscheinlich; vollkommen bewiesen wird er durch ein anderes Experiment von Herbst. Dieser hat Larven in einem künstlichen Seewasser gezogen, bei dem in allen Salzbestandteilen das Natrium durch Lithium ersetzt war (also Chlorkalium, Lithiumnitrat etc.) und dadurch sogen. Lithiumlarven mit einer Reihe von typischen Besonderheiten erzielt. Zu letzteren gehört auch die Verlagerung der kalkbildenden Mesenchymzellen aus der normalen symmetrischen Anordnung (vergl. Fig. 80). Wenn man nun diese Larven aus dem Lithiumgemisch in gewöhnliches Seewasser zurückbrachte, so bildeten die verlagerten Mesenchymzellen anstatt 2 Kalkstäbe, deren 3, 4 und 5 an andern Stellen, und es entstanden entsprechend viele Arme, ebenso atypisch wie die Stäbe gelagert (vergl. Fig. 131 und 132, p. 195). Es sind also nicht nur diejenigen bestimmten Ektodermzellen zur Arm- und Stäbchenbildung befähigt, die dies in normalem Zustand tun, sondern alle Ektodermzellen, und wo die Berührung des Kalkstabes hintrifft, wird eine Ektodermzellengruppe zum Auswachsen, zur Arm- und Stäbchenbildung angeregt.¹⁾

Es muss gleich gesagt werden, dass diese abhängige Differenzierung kein allgemeiner Befund, nicht einmal für die Echinidenlarven ist. In einem andern Fall, wo man ebenfalls an die formative Wirkung eines Berührungsreizes denken könnte, nämlich bei der Mundbildung der Larve nach Anlegen des Urdarms, ist eine unabhängige Differenzierung nachgewiesen. Im normalen Zustand bricht der Mund nach einer seichten Einstülpung da im Ektoderm durch, wo sich das Ende des Urdarms hinlegt. Aber auch Larven, bei denen man den

¹⁾ Wie auch bei den früheren Stadien erörtert, ist die prospektive Potenz einer Zelle immer grösser als ihre prospektive Bedeutung. Hierher gehört auch der von Albrecht erörterte interessante Fall von Pankreasbildung in einem Meckel'schen Divertikel, also an einer Stelle, die sonst beim Pankreasgewebe bildet, die aber genetisch auf dem eines früheren „Elementarorgans“ mit ihm zusammenhängt.

Urdarm hatte nach aussen wachsen lassen (vergl. Fig. 128 auf p. 183). bildeten trotzdem an richtiger Stelle ihren Mund. Hier sind es also ganz bestimmte Ektodermzellen, die zur Bildung befähigt sind und sich differenzieren, ob ihnen der Reiz zukommt oder nicht.

Einen sehr ähnlichen Fall, wo sich beim Zusammentreffen benachbarter Organe für eine Bildung eine formative Reizwirkung nachweisen, für eine andere Bildung ausschliessen lässt, liefert die schon in anderem Zusammenhang (bei der Regeneration) erörterte Linsenbildung der Wirbeltiere, die in bezug auf die Differenzierungsfrage besonders von Spemann studiert wurde. Es spielen da auf verschiedenen Mutterböden Prozesse, die räumlich und zeitlich ineinandergreifen: 1. die Umbildung der Augenblase zu einem Becher, 2. die Entstehung und Ablösung der Linse aus der Epidermis und 3. die Aufhellung der entsprechenden Epidermisstellen zum Corneae-epithel.

Fig. 120.

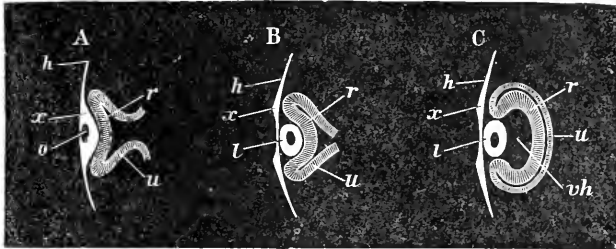


Fig. 120. Bildung der Wirbeltierlinse in der Normalentwicklung.

Diagramme der Entwicklung des Auges vom Hühnchen nach Remak (Unters. z. Entw. d. Wirbeltiere). *h* Ektoderm, *l* Linse, *o* Linseneinstülpung, *x* Verdickung an deren Rande, *r* und *u* vordere resp. hintere Wand der primitiven Augenblase (Retina, Tapetum nigrum), *vh* Glaskörper. In C ist die Verbindung mit dem Gehirn nicht getroffen.

Man könnte daran denken, dass bei der Umbildung der Augenblase zu einem doppelwandigen Becher die Einwucherung der Linse eine direkt einstülpende Wirkung hätte (Fig. 120a), oder wenigstens einen Reiz ausübte. Aber dies ist nicht der Fall. An Embryonen von *Rana fusca*, an denen eben die Medullarwülste sichtbar wurden, hat Spemann mit der heissen Nadel oder noch besser mit dem Galvanokauter entsprechende Defekte erzeugt. Die kleine Augenblase kann sich in einen richtigen Augenbecher verwandeln, ohne die Epidermis zu erreichen (Fig. 121, oc.); für dieses Geschehen liegt also Selbstdifferenzierung vor.

Dagegen wird die Epidermis in ihrer linsbildenden Tätigkeit beeinflusst durch den Reiz, den der Augenbecher bei Berührung auf sie ausübt. Bleibt der Augenbecher in der Tiefe liegen (wenn das verkleinerte Material nicht zum Erreichen der Epidermis genügt, oder wenn es ganz zerstört ist), so tritt in der Epidermis keine Spur einer Linsenwucherung auf; erreicht der Augenbecher dagegen später die Epidermis, so kann in dieser noch nachträglich eine Linse ausgeprägt werden.

Fig. 121.

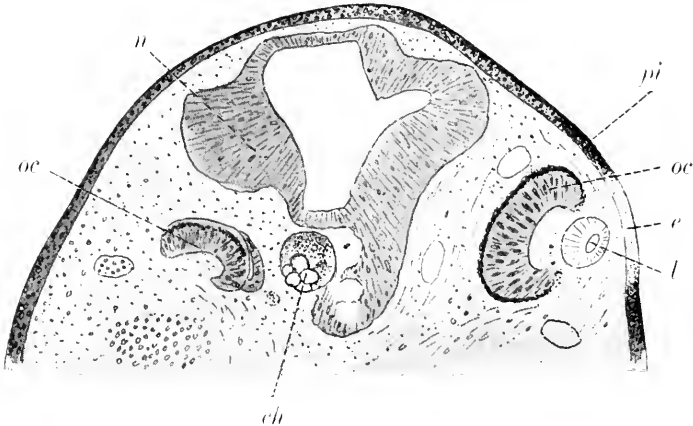


Fig. 121. Querschnitt durch einen Froschembryo mit operierter Linsenanlage. Auf der normalen Seite (rechts) Auge mit Linse (*l*) und aufgehellter Epidermis (*e*), links Augenbecher (*oc*) in der Tiefe; von Linse und von Aufhellung der Epidermis keine Spur. *pi* = pigmentierte Epidermis, *n* = Nervenrohr, *ch* = Chordarest.

Ohne einen solchen Reiz unterbleibt auch die Aufhellung der entsprechenden Epidermiszellen zur Cornea. Ein Querschnitt durch ein einseitig operiertes Tier liefert hierzu ein instruktives Bild (Fig. 121); links Epidermis, überall dunkel pigmentiert, keine Linsenbildung, in der Tiefe ein reduzierter Augenbecher; rechts an entsprechender Stelle aufgehellte (pigmentlose) Epidermis, Linsenbildung und grosser Augenbecher.

Herbst scheint auch hier anzunehmen, dass alle Ektodermzellen, oder mindestens die des Kopfabschnitts die Fähigkeit der Linsenbildung haben, und die Bildung an der jeweils vom Berührungreiz getroffenen Stelle erfolge. Spemann ist in dieser Hinsicht zurückhaltender, da bei den bisherigen Versuchen immer noch die Möglichkeit vorhanden ist, dass doch nur eine Stelle der Epidermis die Linsenbildungsfähigkeit hat, und allerdings dann noch auf den

Anstoss warten muss (»Auslösungsreiz«). Das entscheidende Experiment, ein anderes Stück Haut an die normale Linsenbildungsstelle zu verpflanzen, ist nicht gelungen; auch die Abdrängung des Augenebeckers an eine andere Epidermisstelle ist noch nicht einwandfrei ausgeführt. Nach allem jedoch, was für frühere Stadien über die prospektive Potenz bekannt ist, die stets die prospektive (normale) Bedeutung übertrifft, ist doch anzunehmen, dass im normalen Geschehen nur eine Stelle den Anstoss erhält, die anderen unter Umständen aber auch reagieren könnten. Dies scheint auch aus den allerdings noch unvollkommenen Experimenten von Barfurth an Hühnchenembryonen der Fall zu sein (s. p. 116), wo nach Verletzung eine unvollkommene Augenblase regeneriert wurde und dann eine, wenigstens linsenähnliche Bildung, auch an atypischer Stelle erschien.

Ebenso wie solche Berührungen wirken auch chemische Reize innerhalb des Organismus von einer Zelle oder Zellgruppe auf die andere, können Zellen zum Hinwandern, Anlegen an bestimmte Orte veranlassen und dadurch gestaltliche Wirkung am Ganzen ausüben. Im Dottersack eines Knochenfisches, (*Fundulus*) ist beobachtet, dass die Pigmentzellen auf die jungen Gefäße zuwandern und sich deren Wand anlegen. Das Zuwandern erfolgt erst nach Eintritt wirklicher Zirkulation und unterbleibt laut Loeb, wenn durch Kalisalze, die im übrigen die Entwicklung nicht stören, eine Hemmung der Herzpulsation des Embryo bewirkt wird. Der morphologische Rahmen ist wie normal vorhanden, auch bei den Gefäßen; es wird also aus dem Aufhören der Wanderung der Pigmentzellen auf eine chemotaktische (speziell oxygenotaktische) Bewegung der Zellen geschlossen. Auch bei anderen Vorgängen der Ontogenese, wo sich bestimmte Zellen an bestimmte Orte, speziell Oberflächen hinbegeben, wird danach auf solche Chemotaxis resp. Oxygenotaxis geschlossen, z. B. bei der Furchung der Arthropoden, wo die zuerst im Innern liegenden Kerne allmählich an die Oberfläche wandern und das Blastoderm bilden. Sehr wahrscheinlich spielen auch solche chemische Reize eine Rolle bei einem in der Ontogenese vieler Tiergruppen vorkommenden Modus der Darmbildung, nämlich dann, wenn dotterhaltiges Material zu bewältigen ist, und andere, ebenfalls entodermale Zellen dieses allmählich nach Art von amöboiden Zellen einzeln aufarbeiten, sich epithelial anlegen und nach und nach zur späteren Darmwand werden, wie es z. B. bei einigen Turbellarien, Dekapoden, Mollusken beobachtet ist.

In diesen Fällen ist die chemische Reizbarkeit von Zellen, die danach in der Ontogenese bestimmte Orte aufsuchen, nur sehr wahrscheinlich gemacht durch vergleichende Beobachtung, in einem Falle jedoch auch von Driesch experimentell bewiesen, nämlich wiederum bei der Larve der Seeigel. Hier nehmen normalerweise die Mesenchymzellen, die späteren Kalkerzeuger, eine bestimmte Anordnung ein, zunächst radiär und dann nach Ausprägung der Gastrula bilateral, indem durch die Gastrulation zwei laterale Häufchen neben dem Urdarm entstehen, die durch einen Ring verbunden sind (Fig. 122a). Driesch hat solche Larven geschüttelt, auch in frühen Stadien; die Zellen kehrten in die richtige Anordnung zurück und auch solche, die schon gleich bei ihrem Austritt aus dem Blastoderm zerstreut waren, suchten ihre richtigen Standorte in der Nähe des Ektoderms auf (Fig. 122c). (Natürlich ist hier nicht für jede einzelne Zelle die

Fig. 122 a—c.

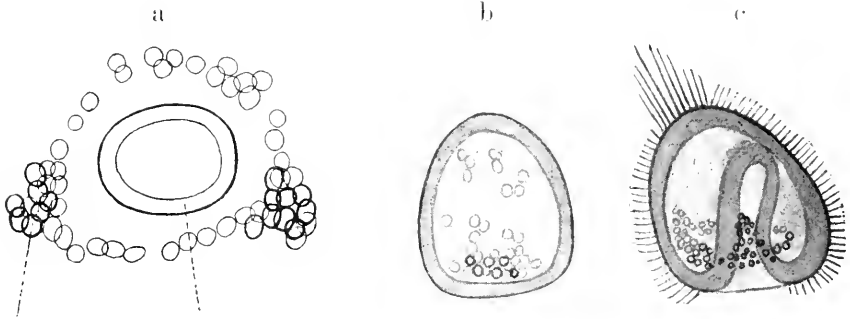


Fig. 122. Normale und trotz Schütteln wiederkehrende Lagerung der Mesenchymzellen von *Echinus*.

- a Normale Lagerung der Mesenchymzellen von *Echinus* vom vegetativen Pol aus. Ein Kranz, der bilateral symmetrische Anhäufungen aufweist.
- b Mesenchym durch Schütteln derangiert (Larve von der Seite).
- c Mesenchymzellen haben trotz Schütteln selbständig die normale Lagerung eingenommen, auch Darmanlage etc. normal.

Lagerung bestimmt, da sie ja untereinander gleichwertig, von gleicher prospektiver Potenz sind und für einander eintreten können.) Das Aufsuchen der typischen Lagerung auch vom atypischen Ort aus, schloss jede andere bewegungsbestimmende Möglichkeit aus ausser eine direkte, von ektodermalen Stellen ausgehende Wirkung, wahrscheinlich chemischer Art. Bei in Lithiumsalzen gezogenen Larven hat das Mesenchym ebenfalls eine für den speziellen Fall typische, aber von der normalen abweichende Anordnung; da dieselbe bei

allen Lithiumlarven gleichmäÙig wiederkehrt, so ist zu schliessen, dass die Reizstellen im Ektoderm anders gelagert sind wie normal, aber doch für Lithiumlarven typisch, und dass dabei die veränderte chemische Beschaffenheit des Wassers resp. der Zellen ihre Rolle spielt.

Ebenso wie chemische Reize spielen auch mechanische Beeinflussungen, die sich durch das Wachstum selbst ergeben, bei den Gestaltungsprozessen im Embryo mit. So wie im erwachsenen Körper funktionierende Organe und Gewebe aufeinander mechanisch einwirken, ebenso können auch bei entstehenden Geweben und Organe gewisse mechanische Beeinflussungen gegenseitig stattfinden, obschon man sich immer die scheinbare mechanische Einheit als zusammengesetzt aus zahlreichen einzelnen lebenden Individualitäten, den Zellen, zu denken hat.

Einen sehr vielfach diskutierten Fall dieser Art bilden die Faltungsprozesse, die sich an Epithelien während der Entwicklung zeigen, und besonders deren bedeutsamster, die Bildung des Urdarms oder die Gastrulation. Schon frühe und vor der eigentlichen entwickelungsmechanischen Richtung haben einzelne Forscher, wie Goette und His hier das mechanische Moment zur Geltung zu bringen gesucht. Es wurden dabei nicht die einzelnen Zellen als Individualitäten aufgefasst, sondern in ihrem Verband zu Membranen, Blasen als etwas Einheitliches gedacht, das physikalischen Gesetzen der Spannung, Dehnung, Torsion etc. wie andere Membranen, Blasen, Stäbe etc. unterworfen sei. Eine Berechtigung dazu war schon insofern gegeben, als die phylogenetische Erklärung, darin die Bildung des Darmhohlraums eines Urtiers zu erblicken, auf Schwierigkeiten stiess. Ferner können sich solche Faltungen und Einstülpungen in der Entwicklung mehrfach hintereinander folgen, die bedeutsame Urdarminvagination braucht nicht einmal die erste zu sein, zweitens verläuft die Bildung des Urdarms sehr oft nicht in Form einer Einstülpung, sondern kann auch durch Einwuchern eines soliden Zellpfropfs oder sogar durch selbstständiges und getrenntes Wandern einzelner Zellen erfolgen.

Für den ersten Fall bietet die Entwicklung zahlreicher Muscheln ein Beispiel. Hier ist die erste Einstülpung meist die Anlage der (zunächst unpaaren) Schalendrüse, die darum auch fälschlich öfters für die Bildung des Urdarms gehalten wurde, dann erst erfolgt die eigentliche Gastrulation. Aber auch wo die Gastrulation der erste wahrnehmbare Einstülpungsvorgang ist, können nachher andere Entwicklungsprozesse, wie Amnionbildung, Nervenrohranlage etc. unter

dem gleichen Bild der Invagination verlaufen, lauter solche »Gastrulationen« bildend. Es ist daher die Faltenbildung ein allgemeiner im Wachstum mechanisch begründeter Vorgang.

Die Erklärung wird folgendermaßen gegeben. Für die Bildung einer neuen Gestaltung ist ungleiches Wachstum anzunehmen innerhalb eines Zellverbandes; denn wenn alle Zellen gleichmäÙsig wachsen, so würde nur das Bestehende vergrößert. Eine bestimmte Zellgruppe sucht infolge der Vermehrung auf die Nachbarschaft zu drücken, da aber das Auseinanderweichen nicht wie beim gleichmäÙsigen Wachstum möglich ist, so wird die passive Umgebung nach His gleichsam einen festen Rahmen bilden um den sich dehnen und eine gröÙere Oberfläche beanspruchenden Teil, daher die Faltenbildung in Form von Ein- und Ausstülpung.

Rhumbler hat die mechanische Analyse des Vorgangs noch weiter geführt, davon ausgehend, dass es sich nicht um einen Aus-, sondern um einen Einstülpungsprozess handelt. Er macht geltend, dass die erörterten Spannungen etc. allein nicht hinreichen zur Erklärung; sonst müsste bei der Gestalt der Blastulazellen (jede einzelne bildet einen Keil, mit dem Rücken nach aussen, der Schneide nach innen), aus rein mechanischen Gründen eine Ausstülpung erfolgen. Auch der Druck der Eihülle, die dem stärkeren Wachstum einen Widerstand von aussen entgegengesetzt und in manchen Fällen mitwirkt, genügt nicht zur Erklärung, ebensowenig kann eine saugende Wirkung der verminderten Blastocoelflüssigkeit zu gunsten der Einstülpung entscheiden, vielmehr ist eine aktive Beteiligung der Ektodermzellen auch beim Invaginationsvorgang anzunehmen, eine Gestaltveränderung durch Umorientierung der Keilform und ein selbständiges Wandern, wie bei manchem scheinbaren Umwachsungsprozess, z. B. der Amphibiengastrulation. Also ist auch hier die Invagination kein soch einfacher passiver Vorgang, bei dem man Zellplatten mit toten Membranen vergleichen könnte, sondern die einzelnen Zellen wirken für sich.¹⁾ Noch offener ist dies natürlich bei der typischen Immigration, besonders der multipolaren, des Entoderms.

Selbst wenn man aber solche mechanischen Spannungen etc. als durchaus bestimmend für die Einstülpung annehmen könnte, wäre damit hier doch nicht einer abhängigen Differenzierung das Wort geredet;

¹⁾ Von Driesch wird übrigens gegen diese Wachstums- und Spannungsverhältnisse hervorgehoben, dass bei der Echinidengastrula gerade die vegetativsten Zellen die kleinsten sind, und dass auch während der Gastrulation das Gesamtvolumen des Keimes stetig wächst.

denn es sind immer Wachstumsdifferenzen und Verstärkungen in bestimmten Zellen, die als eigentliche Ursache der Spannung vorausgehen müssen, und diese Zellen kennzeichnen sich schon an der Blastula als deutlich differenziert. Es verdient Hervorhebung, dass eigentlich keine reine Blastula, also eine aus ganz gleichmäÙig aussehenden und gleichwertigen Zellen bestehende Blase bekannt ist, sondern sich der entodermale Teil mehr oder minder deutlich ausprägt durch die Verteilung der Plasmasubstanzen in den Zellen, die einfach vom Ei auf dieses Blastulastadium übergeht. Von einer wirklich abhängigen Differenzierung könnte man nur dann reden, wenn durch die Einstülpung selbst erst die Verschiedenheit der gastraln Zellen hervorgerufen würde, und wenn ganz gleichgültig bald dieser, bald jener Pol der Blastula, das heisst jede Stelle des Blastoderms sich einstülpn könnte. Das hat z. B. Delage von der sehr primitiven Larve eines Schwammes, *Oscarella*, angenommen; es wurde aber auch hier von Maas nachgewiesen, dass es immer ein schon von Anfang bestimmter Pol des Eies, resp. der Blastula ist, an dem sich die Einstülpung vollzieht, nur dass dieser Pol seine äusserliche Verschiedenheit erst im freien Blastulastadium nach und nach annimmt.

Die Faltenbildungen wiederholen sich bei der Bildung anderer Organe, z. B. der Anhangsdrüsen des Darms; hier kann man wieder die gleiche Frage stellen, ob die Verschiedenheit des Materials schon vorher vorhanden war oder erst durch die Verlegung in die Falte hervorgebracht wird, und in verschiedenem Sinn entscheiden, wie dies bereits in einem früheren Kapitel von der prospektiven Bedeutung, prospektiven Potenz und deren allmählicher Einschränkung erörtert wurde (s. p. 89).

Alle diese Dehnungs-, Pressungs- und Faltungsprozesse, bei denen sicherlich mechanische Momente mitspielen, stellen aber nur eine Seite der zahlreichen Korrelationswirkungen dar, die sich im Verlauf der Ontogenese durch den Entwicklungsvorgang von selbst ergeben; schon von allem Anfang an liegt in der Zellteilung selbst ein wesentliches Grundphänomen für alle Formbildung.

Durch die Zellteilung an und für sich wird eine Reihe mannigfaltiger gegenseitiger Beziehungen geschaffen, die sich stets weiter ändern und von formativem Einfluss sein müssen¹⁾. Schon durch

¹⁾ Von Lillie wird zwar angegeben, dass bei den Eiern des *Chaetopterus pergamentaceus* nach etwa stundenlangem Aufenthalt in KCl und nachheriger Übertragung in normales Seewasser, die Zellteilung unterbleibt, und doch am Ei Differenzierungen eintreten sollen. Das Ektoplasma vakuolisiert sich, wie das Ektoderm

die abnehmende Grösse der Teilstücke ändern sich die quantitativen Relationen von Kern und Plasma, die wie besonders von R. Hertwig gezeigt worden ist, für das Leben der Zelle sehr bedeutsam sind. Im Anfang der Entwicklung ist verhältnismässig viel weniger Kernsubstanz gegenüber der Plasmasubstanz vorhanden, wie am Ende der Furchung (s. p. 82), und durch diese veränderte Relation können, wenn sie zu einem bestimmten Grad gediehen ist, neue Prozesse ausgelöst gedacht werden. Auch qualitativ müssen sich Kern und Plasma im Lauf der Teilungen ändern, auch wenn man eine qualitativ gleiche Kernteilung wie früher auseinandergesetzt, annehmen muss. Die Plasmateilung und -verteilung geschieht ja während der Furchung nicht gleichmässig; verschiedene Mengen verschiedener plasmatischer Substanzen kommen in verschiedene Zellen zu liegen, und da Kern und Plasma doch nicht von einander zu trennen sind, sondern in steter Wechselbeziehung, auch wirklichem Stoffaustausch, stehen, so wird dadurch nach und nach immerhin eine qualitative Verschiedenheit der Kerne hervorgebracht, auch wenn die Karyokinesen selbst ganz unparteiisch verfahren.

Weiterhin ändert sich durch die blosse Zellteilung das Verhältnis von Oberfläche zur Masse. Ein gewisses Verhältnis ist hier beim Wachstum eines lebenden Organismus im allgemeinen und einer Zelle im besonderen nicht überschreitbar, weil ja die Masse im Cubus, die Fläche im Quadrat wächst und schliesslich letztere für die Bedürfnisse an Gas- und anderen Stoffaustausch der vergrösserten Masse nicht mehr genügen würde. Im Verlauf der Furchung wird dies Verhältnis für die einzelne Zelle immer günstiger gestaltet, und dadurch ergeben sich immer mannigfachere Beziehungen für den Stoffaustausch und den Verkehr mit den Nachbarzellen. Für die Bewegungsercheinungen kommt nach den Untersuchungen von Rumbler besonders das Oberflächenplasma in Betracht, und manche physikalischen Gesetze der Oberflächenspannung können nach ihm direkt auf den Organismus spez. die Zelle angewandt werden; schon deswegen ist also die durch die Furchung geschaffene Vermehrung der Zell-

der Trochophora, es bilden sich Cilien, der Dotter sammelt sich innen zu einer dichten Masse; manchmal sei sogar eine regionale Übereinstimmung mit der Trochophora vorhanden. Diese Ergebnisse scheinen noch einer Bestätigung zu bedürfen, wenn man an die vielfachen pathologischen Veränderungen denkt, die dabei möglich sind, und an die Abstufungen der Tinktionsfähigkeit. Vielleicht sind ektodermale abnorme Kerne übersehen worden, und der grosse sich „diffus färbende Kernbezirk“ im Innern entspricht der Summe der Makromerenkerne.

aussenflächen von Bedeutung; noch mehr aber darum, weil sich verschiedenartige Oberflächen ergaben: freie Flächen nach aussen, andersartige freie Flächen nach der Innenhöhle, und ferner Berührungsflächen der Teilstücke miteinander. Besonders von Rhumbler sind die Verhältnisse des Oberflächenplasmas je nach der Verschiedenheit der betreffenden Flächen studiert worden. Wie sich bei einzelnen Eiformen das Oberflächenplasma im Verlauf der Furchung zu den neugeschaffenen Flächen verhält, ist an verschiedenen Objekten von mehreren Autoren beobachtet worden. Bei den Eiern der Medusen (*Aequorea fluorescens*) folgt es nach Maas stets den neuen Flächen, auch nach Eingriffen; es werden dadurch für den natürlichen Entwicklungsgang die Mannigfaltigkeiten sehr vermehrt und für den gestörten Verlauf Regulierungen geschaffen.

Die erwähnten Mannigfaltigkeiten werden schon durch die Teilung an und für sich erreicht, auch wenn sie immer aequal wäre; dies ist aber kaum der Fall, sondern fast in jeder Furchung sehen wir sehr bald Grössenunterschiede, bestimmte Richtungen der Teilungen bevorzugt und auch einen verschiedenen Rhythmus, so dass die Verschiedenartigkeit der durch den Entwicklungsprozess erreichten Produkte noch gesteigert wird. Es fragt sich auch hier, inwieweit solche Differenzierungen durch den Gang der Entwicklung selbst erst hervorgerufen werden, oder ob sie präformiert sind. Wir können uns hier kurz fassen, zum Teil weil hierbei cytologische Fragen in Betracht kommen, die »Zellmechanik« aber, wie früher erwähnt, ausserhalb des Rahmens der eigentlichen Entwicklungsphysiologie liegt, zum Teil weil es sich hier um blosse Theorien handelt, unsere Ausführungen sich aber jeweils an Experimente anschliessen sollen. Die Experimente aber, die vorliegen, sind teilweise schon bei denen über die Eifurchung besprochen worden, teils kommen sie noch bei den äusseren Bedingungen der Entwicklung zur Erörterung; denn gerade die äusseren Bedingungen wirken auf Rhythmus und Richtung der Teilungen, ohne allerdings positiv formbildend zu sein.

Dass sich bestimmte Grössenunterschiede der Zellen herausbilden, ist, wie schon in früheren Kapiteln bemerkt, den Verhältnissen der Plasmaverteilung im Ei zuzuschreiben. Der Kern selbst sucht nach O. Hertwigs treffendem Ausdruck stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen, und hier leitet er die Zellteilung ein. Die Verteilung des eigentlichen aktionsfähigen Protoplasmas im Gegensatz zu Dotter- und anderen Einlagerungen ist in der Zelle meist räumlich

etwas ungleich; schon dadurch werden sehr bald Unterschiede unter den Produkten hervorgebracht. Je mehr eigentliches aktionsfähiges Protoplasma die Zellen enthalten, desto mehr sind sie zur Teilung befähigt. Dies kann durch experimentelle Veränderung des Dottergehalts nachgewiesen werden (s. auch die Versuche über Zentrifugalkraft p. 170). Es wird also die schon angebahnte Ungleichheit im Laufe der Entwicklung noch gesteigert; die ungleiche räumliche Verteilung und das zeitliche Vorseilen unterstützen sich gegenseitig in der Wirkung, eine immer grössere Verschiedenheit der Produkte zu erzielen. Man kann nicht sagen, dass die Entwicklung selbst die Ursache der Ungleichheit ist; vielmehr liegt letztere schon in der Ei-Struktur begründet und wird durch den Entwicklungsgang sozusagen nur ausgelöst. Was vorher kaum wahrnehmbar war, tritt dann in deutliche Erscheinung.

Die Teilungsrichtungen sind nach dem jetzt und früher gesagten ebenfalls zunächst von der Massenverteilung im Ei abhängig. Bei der Einstellung des Kerns in die Mitte seiner Wirkungssphäre (nach O. Hertwig) kommt die Achse der Spindel in die Richtung des grössten Durchmessers des bei der Teilung tätigen Protoplasmas zu liegen. Wenn durch äussere Bedingungen die Wirkung dieser Faktoren abgeschwächt, oder die Verteilung selbst geändert wird, so kann auch die Richtung der Spindeln resp. der Teilungen verändert werden, ein Anachronismus in der Folge der Teilungen auftreten, wobei aber die spätere Gestaltung meist nicht beeinflusst resp. trotz der atypischen Teilungsrichtungen zur normalen reguliert wird. Diese Untersuchungen fallen daher weniger in das Bereich der Entwicklungsphysiologie in unserem Sinne (s. p. 4), als in das der Zell- und Protoplasmanechnik, ein Gebiet, das durch R h u m b l e r, Meves u. a. spezielle Bearbeitung erfahren hat.

Der Rhythmus der Zellteilungen trägt ebenfalls zur Vermehrung resp. zum Deutlichwerden der schon im Keim vorhandenen Mannigfaltigkeiten bei, indem die zuerst wenigen und gleichzeitigen Teilungen in den einzelnen Zellen und Zellgruppen nach und nach ungleichzeitig werden. Zum Teil hängt dies ebenfalls mit den erwähnten Ungleichheiten der Plasmapverteilung zusammen, zum Teil sind die Ursachen nicht ersichtlich, wie bei den Cephalopodeneiern, wo in der Keimscheibe zwei Gruppen von Furchungszellen, zwischen denen man keine durchgreifenden Plasmaunterschiede nachweisen kann, derart in der Teilung abwechseln, dass immer eine Gruppe Karyokinesen zeigt, während die andere in Ruhe ist und umgekehrt.

Der Teilungsrythmus steht auch mit der früher erörterten Eigentümlichkeit in Beziehung, wonach jeder Spezies für ihre bestimmten Organzellen eine bestimmte Zellgrösse zukommt. Wenn diese erreicht ist, werden die Teilungen bis zur Einleitung neuer Elementarprozesse sistiert. Am halbierten, geviertelten etc. verdoppelten Furchungsmaterial sind bei Regulierung halb, viertels, resp. doppelt soviel Organzellen vorhanden, wie im typischen Fall, jedoch von normaler Grösse; die Teilungen müssen demnach je nach dem einzelnen Fall von selbst früher aufhören, resp. um eine Phase länger andauern. So kommen wir auch hier zu dem von Driesch für den Organismus angenommenen besonderen »vitalen Geschehen«.

Ebenso hängt der Rhythmus der Teilung innig zusammen mit der Frage nach den Ursachen der Zellteilung überhaupt, die wir ebenfalls einstweilen als »vitalen Phänomen« bezeichnen müssen. Der embryonale Lebensprozess besteht und offenbart sich zunächst fast ausschliesslich als Zellteilung; gerade in diesem Nichtruhen, Sichweiter teilen ist die Ursache, resp. der Anstoss zu all den Prozessen der Entwicklung gegeben, besteht die Auslösung der im Ei bereits vorhandenen Mannigfaltigkeit zu der des Organismus. Was aber eine Zelle aus der Ruhe bringt und die Teilung anregt, darüber hat man sich im allgemeinen keine Vorstellungen gemacht; man begnügt sich gewöhnlich mit dem Hinweis, dass die Zellteilung auf dem Zellwachstum beruht. Nur neuerdings hat R. Hertwig versucht, zum Teil gestützt auf die Erscheinungen des Furchungsprozesses, zum Teil auf Grund experimenteller Untersuchungen an Protozoen unsere Vorstellungen über die Vorgänge, welche zur Zellteilung führen, genauer zu gestalten. Er geht davon aus, dass ein bestimmtes Grössenverhältnis von Kern und Protoplasmamasse für jede Zelle gegeben ist. Bei der Ernährung wächst zunächst das Plasma, bis das zunehmende Missverhältnis von Kern und Protoplasma einen ansehnlichen Grad erreicht hat und ein bestimmtes Maass von Spannung zwischen Kern und Protoplasma sich entwickelt. Dann gewinnt der Kern die Fähigkeit auf Kosten des Protoplasma zu wachsen; dabei entstehen Veränderungen in beiden Zellteilen, welche zur Teilung führen. Hertwig erklärt die rasche Aufeinanderfolge der Teilungen beim Furchungsprozess durch den Hinweis, dass hier anfänglich ein enormer Unterschied zwischen Kern und Protoplasmamasse vorhanden ist, so dass nach jeder Teilung die für eine spätere Teilung nötige Spannung vorhanden ist. Ein Ruhepunkt würde erst erzielt werden, wenn die normale Ration von Kern und Protoplasmamasse erreicht ist.

C. Äussere Faktoren der Entwicklung.

XVII. Kapitel.

Die Experimente an den äusseren Bedingungen der Entwicklung.

A. Die physikalischen Vorbedingungen.

Die Schwerkraft. Der osmotische Druck. (Osmose und Wachstum.) Das Licht. Die Temperatur. (Maximum. Minimum. Optimum.) (Gestaltbildender Einfluss oder Energiequelle?)

Wie der erwachsene Organismus so steht auch der sich entwickelnde in beständigem Verkehr mit einer Aussenwelt. Je nach der Art der Entwicklung, die in freiem Wasser, in einer Eihülle, oder im mütterlichen Körper vor sich gehen kann, ist der Kreis der Aussenwelt freier oder eingengter, der Verkehr mit ihr direkt oder mehr indirekt; stets aber werden sich deren Verhältnisse, die physikalischen sowohl, z. B. die Temperatur, als die chemischen, z. B. die Zusammensetzung des umgebenden Wassers, in ihrer Wirkung bemerkbar machen.

Diese Wirkung auf die Entwicklung darf, wie in früheren Kapiteln ausgesetzt wurde, nicht überschätzt werden; man wird nimmermehr sagen dürfen, wie es von manchen Forschern geschieht, dass auch die Verhältnisse der Aussenwelt die Gestaltbildung des Embryo beherrschen; man wird diese Ursachen nie gleichstellen dürfen mit den im Organismus selbst liegenden Ursachen des Entwicklungsganges, sondern in ihnen nur Vorbedingungen sehen, die für den regelrechten Ablauf der Entwicklung notwendig sind.

Zum Teil wirken äussere Verhältnisse wie andere Reize, indem sie gewisse in der Natur des Organismus vorgesehene Dinge zur Auslösung und so Vorgänge der Ontogenese zum Ablauf bringen; als solcher ist ihrer bereits bei der Theorie der formativen Reize gedacht worden. Zum Teil stehen sie dem eigentlichen Formgeschehen noch ferner; es treten wohl bei ihrem Fehlen Missbildungen auf, die aber nicht für gestaltende Wirkung sprechen, sondern nur als Hemmungen des normalen

Ablauf aufzufassen sind. Zum Teil sind sie sogar nicht absolut notwendig, sondern nur relativ; in einer bestimmten Menge wirken sie am günstigsten, können aber bis zu minimalen Quantitäten entbehrt werden. Bei der Wärme werden unterhalb einer gewissen Temperaturgrenze die Embryonen in ihrer Entwicklung zum Stillstand gebracht, oberhalb einer gewissen Grenze deformirt; innerhalb dieser Grenzen geht die Entwicklung je nach der Höhe der Temperatur, nur langsamer oder schneller, vor sich. Das sind Dinge, die auch beim anorganischen Geschehen eintreten — auch chemische Umsetzungen finden häufig nur von einer bestimmten Temperatur ab statt und werden mit steigender Temperatur beschleunigt —, die also zum Wesen des Formgeschehens, nach Driesch's Ausdruck, nur sehr lockere Beziehungen haben.

Die äusseren Bedingungen waren das Nächstliegende, an dem das Experiment einsetzen konnte; ihre Überschätzung ist daher nur eine Folge der historischen Entwicklung der entwicklungsphysiologischen Richtung. Man experimentierte und wenn man einen Faktor der Aussenwelt für ein Geschehen als notwendig erkannt hatte, so glaubte man damit in die Spezifität des Geschehens selbst einen Einblick gewonnen zu haben; man verwechselte, in Driesch's Terminologie zu reden, blosse Mittel der Ontogenese mit wirklich determinierenden Faktoren.

Namentlich bei einer äusseren Bedingung, der Schwerkraft, ist diese Überschätzung für die Formausprägung zu Tage getreten. In dieser Frage liegen eigentlich die frühesten Ansätze einer bewusst experimentellen Richtung in der Embryologie, die Versuche von Pflüger am Amphibienei. Schon durch blosse Beobachtung ist folgendes festzustellen. Beim braunen Grasfrosch (*Rana fusca*) ist Plasma und Dotter polar differenziert und verteilt; der animale Pol braun gefärbt nach oben, der vegetative, weisslich gefärbte nach unten gerichtet, die Eiaxe also genau senkrecht. (Beim grünen Grasfrosch (*R. esculenta*) ist die Axe vom weissen zum pigmentirten Pol etwas schief gestellt.) Die erste Furche in der Entwicklung steht nun ebenfalls senkrecht, zu ihr werden die sich anlegenden Organe normaler Weise symmetrisch orientiert, die erste Furche entspricht also der Medianebene des Tieres, es wird also auch die Lagerung der Organe von der Schwerkraft bestimmt, die Schwerkraft beherrscht die Organisation. (Pflüger). Es geschieht dies dadurch, dass das befruchtete Ei als Ganzes in seiner Gallerthülle sich immer so drehen kann, dass der weisse Pol mit dem schweren Nahrungsdotter ganz nach

unten kommt bei (*R. esculenta* mit der erwähnten Abweichung). Diese selbsttätige Drehung des ganzen Eis glaubte nun Pflüger verhindern zu können. Wenn man die Eihülle nicht oder nur wenig quellen lässt, so haftet sie dem Ei fest an; das Ei befindet sich in der sog. Zwangslage, kann sich nicht drehen. Es ergeben sich dann sehr verschiedene Stellungen der Eiaxe, des pigmentierten und weissen Pols zur Gravitationsebene. Trotzdem aber fand Pflüger die Medianebene des sich entwickelnden Tieres senkrecht stehend, die kleinen, animalen Blastomeren oben, auch wenn da weisses, statt braunes Material lag, die grossen vegetativen stets unten, das Nervenrohr stets oben, den Blastoporus unten seitlich etc. Daraus zog Pflüger den Schluss, dass die Eiorganisation nichts mit dem Aufbau des Embryo zu tun habe, sondern dass dieser im weitgehendsten Sinne der Epigenese durch die in der Entwicklung selbst dazukommenden Umstände, wie hier die Schwerkraft, bestimmt werde.

Fig. 123 a, b.

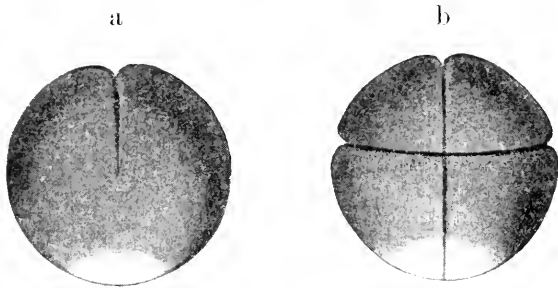


Fig. 123. Normalstehendes Froschei,

a Einscheiden der ersten Furche. Ei in der Ansicht von vorn.

b Ei in normaler Acht-teilung (dritte Furche), Ansicht von vorn.

Dieser Schluss war irrig; denn es hat sich herausgestellt, dass bei den in Zwangslage gehaltenen Eiern nur die äussere Schicht fixiert ist, im Innern aber trotzdem eine Umordnung der Teile, entsprechend der Schwerkraft, eintritt. Die Pigmentverteilung giebt also nicht wie im normalen Ei das Bild der nach der Schwere verteilten Dottermassen wieder, sondern betrifft nur die alleräussersten Schichten, wie namentlich Born durch Experimente mit an bestimmter Stelle markierten Eiern und nachfolgende Zerlegung in Schnittserien dargetan hat; im Innern herrscht die gleiche Substanzverteilung wie im normalen Ei. Bei dem ganzen Vorgang handelt es sich also nicht um eine »rätselhafte Einwirkung der Schwerkraft« auf gleichwertige Teile

des »isotropen« Eies, die dadurch verschieden würden, sondern wie O. Hertwig und Roux erläutern, sind die erwähnten Tatsachen der Entwicklung lediglich Folgen des Aufbaues des Froscheies aus Substanzen verschiedener Schwere.

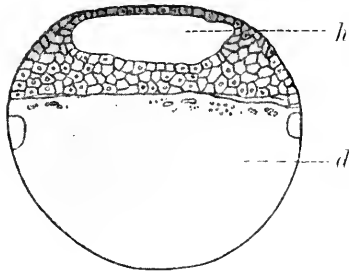
Von O. Schultze ist der sog. richtende Einfluss der Schwerkraft neuerdings auf verschiedene Weise zu beweisen versucht worden; doch scheinen diese Anschauungen durch Roux, Kathariner u. A. endgiltig widerlegt zu sein. Deren Experimente gehen in verschiedener Anordnung auf dasselbe Ziel hinaus, nämlich Eier während der Entwicklung in beständig wechselnde Anordnung zur Gravitationsebene zu bringen; Roux bewirkt dies durch beständiges Rotieren der Gefässe mit den Froscheiern in einer vertikalen Ebene um eine horizontale Axe, Kathariner durch einen beständigen Wasserstrom in dem Gefäss, so dass die Eier fortwährend herumkugeln. Die Entwicklung verlief durchaus normal, ohne dass es wegen der kurzen Dauer der jeweiligen Lage und der Zähigkeit des Materiales zu störenden Umordnungen hätte kommen können (vgl. auch Moszkowski oben p. 37).

Es wird von Korschelt und Heider mit Recht darauf hingewiesen, dass man schon aus einer grossen Reihe von Tatsachen der beschreibenden Entwicklungsgeschichte ohne jedes Experiment den richtenden Einfluss der Schwerkraft ausschliessen könne. Insekten-eier, die in sich eine polare Orientierung zeigen, werden vom Weibchen in der verschiedenartigsten Lage zur Schwerkraft angeklebt und entwickeln sich alle ganz gleichmässig; ebenso die Eier von Crustaceen, die an den Beinpaaren angeheftet, mit diesen beständig bewegt und gedreht werden. Noch überzeugender sind die Eier von Rotatorien, die kugelige Kolonien bilden; bei denen also jedes einzelne Tier radiär steht, und ausserdem sich die ganze Kolonie in beständig kugelnder Fortbewegung befindet, samt den Einzeltieren und den daran haftenden Eiern.

Hier ist auch noch das schon mehrfach erwähnte Experiment von O. Hertwig anzuschliessen, wonach im Froschei die Anordnung der Substanzen in noch weitgehendem Masse als im normalen der Schwerkraft folgen kann, wenn nämlich die Centrifugalkraft in der geeigneten Weise einwirkt. Es werden alsdann bei Umdrehung im Centrifugenapparat, dessen Geschwindigkeit man variieren kann, die Dotterplättchen noch mehr nach der vegetativen Hälfte gebracht, als im normalen Ei, und man kann, wenn man den Furchungsprozess unter den gleichen Umständen fortgehen lässt, nach 24 Stunden ein

Stadium erhalten, bei dem nur die animale Hälfte des Eies gefurcht ist (Fig. 124), die vegetative wie bei einem Vogelei unzerlegt geblieben ist, also das holoblastische Ei in ein meroblastisches überführen. Durch früheres Aufhören der Centrifugenwirkung kann man die Eier noch zu normaler Entwicklung bringen; doch ist begreiflicherweise infolge der Umordnung der Eisubstanzen eine grosse Neigung zu Missbildungen vorhanden.

Fig. 124.



Froschei, durch den Einfluss der Centrifugalkraft während der Entwicklung gesondert in eine Keimscheibe und eine unentwickelt gebliebene Dottermasse (*d*), *h* = Furchungshöhle. Nach O. Hertwig.

Auch bei der Regeneration kommt der Schwerkraft kein leitender Einfluss zu. Die Versuche, die an Hydroidpolypen in dieser Richtung angestellt worden, sind nicht eindeutig, da bei dem Auswachsen von Wurzeln resp. Stammstücken dieser festsitzenden Tiere noch andere Faktoren in Frage kommen. Bei der Linsenregeneration hat hier Wolff eine sinnreiche Variation des Versuches angestellt. Die Tritonen wurden gelähmt und in Rückenlage gehalten; dennoch entstand die neue Linse vom morphologisch-oberen, nicht topographisch-oberen Teil der Iris. Es ist also auch hier eine Beteiligung der Schwerkraft an der Lokalisation des Vorganges angeschlossen.

Eine weitere physikalische Vorbedingung, die bei allen Lebensprozessen, und besonders bei dem in Flüssigkeit lebenden Organismus in Betracht kommt, ist der osmotische Druck. Das Wasser, auch das süsse, noch mehr natürlich das Seewasser, enthält Salze von bestimmter Konzentration; auch die Körperflüssigkeiten, der Zellinhalt, sind als Lösungen von bestimmter Konzentration aufzufassen. Die Moleküle einer Lösung üben, mit Konzentration und Temperatur

steigend, einen Druck auf die umgebende Wand aus; befindet sich jenseits der umgebenden Wand eine Lösung geringerer Konzentration, so wird die Wand durch den Druck gespannt, und es wird so viel Wasser nach der stärkeren Lösung herüberdringen, bis die Konzentration auf beiden Seiten die gleiche ist. Es wird also nach rein physikalischen Gesetzen zwischen Körperflüssigkeit einerseits und dem Medium andererseits ein osmotisches Gleichgewicht bestehen, resp. sich herstellen, und es ist seit langem bekannt, dass Änderungen in den normalen osmotischen Verhältnissen Schädigungen und unter Umständen auch Ausgleiche zur Folge haben.

Das Gesagte gilt, wenn die Oberflächen der Organismen resp. der Entwicklungsstadien durchlässig sind, und wenn die Objekte selbst als Lösungen gedacht werden. Das geschieht mit mehr und minder Recht; im einen Fall sind die Zellen selbst der Sitz der osmotischen Kräfte (hierzu muss die Zelle als eine mit Salzlösung gefüllte Blase aufgefasst werden), im anderen Fall handelt es sich um Zellaggregate, z. B. eine Blastula, eine wirkliche Blase, in deren Innern sich die betreffende Lösung findet; in weiteren Fällen sind es richtig membranartig abgeschlossene, histologisch differenzierte Gebilde und Hohlräume (Gefäße, Dottersack etc.), zwischen denen und der Aussenwelt sich die osmotischen Druckverhältnisse ausgleichen müssen.

Fig. 125.

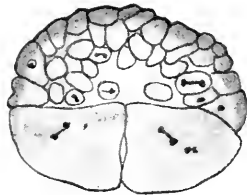


Fig. 125. Furchung des Froscheies in Kochsalzlösung. Nach O. Hertwig.

Bei allen mit Veränderung des Salzgehaltes ausgeführten Versuchen, die noch besonders bei den chemischen Bedingungen zu besprechen sind, spielt auch der veränderte osmotische Druck eine Rolle; vielfach ist überhaupt nicht zu entscheiden, was chemischer und was osmotischer Effekt ist. Bei den Versuchen von O. Hertwig, der Froscheier in Salzlösung gebracht hat, ist jedenfalls — vielleicht abgesehen von einer Giftwirkung des Chlornatriums s. u. — der veränderte osmotische Druck von besonderer Bedeutung. Wenn die Eier nach Befruchtung in Kochsalzlösung gebracht wurden, so zeigte

sich ein merkliches Zurückbleiben der Furchung, besonders am vegetativen Pol (Fig. 125), der sich ja ohnehin schwerer und langsamer furcht. Hier schnitten die Furchen, die an den Kochsalzeiern überhaupt auftraten, oft nur oberflächlich ein, so dass es im extremen Fall zu einem meroblastischen Ei kam. Daraus erklären sich die nachfolgenden Missbildungen: Vergrösserung und unvollkommener Schluss des Blastoporus, eventuell auch unvollkommener Schluss im Bereiche der Hirnanlage.

Am nachdrücklichsten hat sich Bataillon für die Wirkung des osmotischen Druckes ausgesprochen, zuerst nach seiner Versuchsreihe an *Petromyzoneiern* in verschiedenen konzentrierten Lösungen. Da Wasserverlust, der im Gewebe bei der Übertragung in stärkere Lösung stattfindet, wirkt bei der Entwicklung verzögernd und kann sie vorübergehend ganz aufheben. Bei *Petromyzon Planeri* geht die Furchung bei 0,2% Kochsalz (oder einer isotonischen Lösung) noch regelmässig weiter; Kochsalzlösungen von 0,5—0,8% stören das Fortschreiten der Furchung; bei 1% wird dieselbe gänzlich unterbrochen. Die Störung ist unabhängig von der chemischen Zusammensetzung und folgt nur dem osmotischen Druck.

Noch mehr folgert Bataillon dies aus seinen Versuchen an Amphibieneiern, er hat dieselben in sehr verschiedene Flüssigkeiten gebracht und wendet sich nach seinen Erfahrungen dagegen, denselben eine spezifische Wirkung auf die Art der Hemmung zuzuschreiben. Eine ganze Anzahl von a priori berechneten isotonischen Lösungen verschiedener Stoffe haben dieselben Störungen in der Gegend des Blastoporus veranlasst. »Der teratogene Reiz der angewendeten Substanz bemisst sich nach ihrem Molekulargewicht und dem isotonischen Koeffizienten.«

Auch bei Seeigeleiern hat Loeb durch Konzentration der Salzlösung nach Hinzufügen von Chlornatrium eine Verlangsamung der Furchung gefunden und häufig ein Ausbleiben der Plasmateilung, auch wenn der Kern schon geteilt war.

Hier sind wohl auch die Wirkungen anzuschliessen, die von E. B. Wilson bei Ätheranwendung beobachtet worden sind. Die Eier von *Toxopneustes variegatus* wurden in verschiedenen Stadien in eine 2—2,5% (nach Volum) Ätherlösung gebracht und dann wieder in normales Seewasser übertragen. Bei unvollständiger Erholung findet auch nur unvollkommene Ausbildung der Strahlungen statt. Die Kernteilung findet zwar regulär statt, aber die Zellleibteilung unterbleibt. So bilden sich Synectien mit bis zu 64 Kernen. Wenn

die Übertragung in normales Seewasser auf früheren Stadien (von 4—16 Kernen) erfolgt ist, so ergibt sich eine vollständige Furchung, aber ganz im Sinn der superfiziellen Furchung wie bei den centrolecithalen Eiern der Arthropoden (Fig. 126). Die Tiefe des Einschneidens der Furchung ist proportional der Erholung resp. der Ausbildung der Plasmastrahlung. Später können noch schwimmende Embryonen aus solchen Stadien hervorgehen. Die Ähnlichkeit mit Hemmung der Teilung, wie sie beim Froschei bei sehr verschiedenen Einflüssen sich besonders am vegetativen Pol bemerkbar macht, ist in die Augen fallend.

Fig. 126.

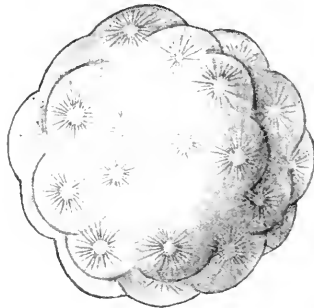


Fig. 126. Durch Äther erzeugte superfizielle Furchung eines Seeigeleies (nach Wilson).

Die Folgen der Verdünnung des Salzgehaltes auf die Seeigeleier sind laut Driesch ähnlich, was ebenfalls für eine reine Wirkung des osmotischen Druckes in all diesen Fällen spricht. Laut Gurwitsch haben bei Froscheiern verschiedene Salzlösungen eine unterschiedliche Wirkung, bei den einen tritt mehr die eine, bei den andern mehr die andere Hemmungsbildung auf. Auch für verschiedene andere Amphibieneier hat Ch. B. Wilson gefunden, dass der hemmende Einfluss der Salzlösungen in verschiedenen Embryonalzellen verschieden ist und sich bei den dotterreichen weniger mobilen Zellen eher geltend macht, als bei den aktiven Pigmentzellen. Auch verschiedene Spezies verhalten sich verschieden.

Derartige Fälle werden noch unten bei der experimentellen Veränderung chemischer Bedingungen an anderen Objekten zur Sprache kommen, hier sei nur noch auf die wichtige Rolle hingewiesen, die osmotische Prozesse beim Wachstum im allgemeinen spielen.

Nach zahlreichen Beobachtungen der Pflanzenphysiologen hat insbesondere Davenport auch beim tierischen Organismus darauf

aufmerksam gemacht, wie eine reichliche Wasseraufnahme gerade in der Hauptzeit des Grössenwachstums erfolgt. Es gleichen dabei die stärker konzentrierten Säfte in Zellen oder Höhlungen des Embryo ihren osmotischen Druck gegen das umgebende Medium, die wässrige Lösung aus. Davenport selbst hat gezeigt, dass spätere Stadien von Amphibienlarven im Verhältnis wesentlich wasserreicher sind als frühere. Loeb hat gefunden, dass abgeschnittene Tubularien in verdünntem Seewasser rascher nachwachsen. Herbst hat die bedeutungsvolle Rolle osmotischer Druckwirkungen im Blastocoel für das Gesamtwachstum der Seeigellarven nachgewiesen, indem er die umgebenden Salzlösungen entsprechend änderte, und Driesch hat gezeigt, dass manche auf andere Weise hervorgebrachten Deformationen durch blosser Wirkung osmotischen Drucks wieder ausgeglichen werden können. Dabei kommt natürlich nicht nur Aussenwelt allein in Betracht, sondern es spielen auch Druckbeziehungen zwischen den Körperhöhlen einerseits und dem Innern der einzelnen Zellen andererseits eine Rolle, also Faktoren, die sich erst durch den Entwicklungsgang selbst erheben, und die zum Teil schon in früheren Kapiteln (s. Gastrulation) berührt wurden. Wenn manche Zellen und Zellgruppen stärker wachsen, so ist vielleicht bis zu einem gewissen Grade stärkerer osmotischer Druck, grössere Konzentration der hier vorhandenen Lösungen schuld; ein Ausgleich wird durch Wasseraufnahme herbeigeführt und dadurch ein Gesamtwachstum und weitere Formgestaltung vermittelt.

Das Licht, die für die Pflanzenwelt wichtigste Lebensbedingung, wurde auch für den tierischen Organismus und seine Formbildung von Bedeutung gehalten. Man glaubte mindestens, dass die Intensität des Lebensprozesses durch das Licht erhöht, die Entwicklung im Dunkeln verlangsamt werde, und man hielt, da man auch bei einigen Tieren Bewegungen nach und von der Lichtquelle nachweisen konnte, auch einen richtenden Einfluss des Lichtes auf die Organanlagen nicht für ausgeschlossen. Es hat lange gebraucht, bis man sich von diesen Vorstellungen losmachen konnte und erkannte, dass der Entwicklungsprozess, namentlich in den ersten Phasen, vom Licht gänzlich unabhängig ist.

Früher wurde behauptet, dass die Amphibieneier im Dunkeln sich nicht entwickeln könnten, bereits in Entwicklung begriffene sich

in ihrer Ausbildung sehr verzögerten; es hat sich aber herausgestellt, dass man in den Dunkelkästen nicht für genügende Gaserneuerung gesorgt hatte, und dass die erwähnten Wirkungen bei ordentlicher Durchlüftung ausblieben.

Driesch hat eine plannmäßige Serie von Versuchen an Eiern aus ganz verschiedenen Tiergruppen, bei *Rana*, *Echinus* und einer Schnecke (*Planorbis*) angestellt; er hat jeweils einen Laich in verschiedene Teile geteilt und die einzelnen Portionen teils in normales Tageslicht, teils in völliges Dunkel, teils in Licht von bestimmter Qualität gebracht, indem er einzelne Farben des Spektrums nahm oder sie kombinierte. Es ergab sich keinerlei Unterschied in der Entwicklung, weder für Helle und Dunkel, noch für die einzelnen Farben, weder für die Furchung, noch für die Organanlage, weder fördernd noch hemmend. Ebensowenig ist, wie Roux nachgewiesen hat, irgend ein richtender Einfluss des in bestimmter Richtung einfallenden Lichtes festzustellen; die Furchung, wie die nachfolgende Lagerung der Organe, ist davon ganz unabhängig.

Für spätere Perioden der Entwicklung, wenn die Organe angelegt sind und sich nur durch Wachstum vergrößern, ist vielleicht, wenn auch kein richtender, so doch ein fördernder resp. hemmender Einfluss verschiedener Lichtqualitäten anzunehmen. Yung hat an Eiern von Amphibien, Knochenfischen und Mollusken (bes. Tintenfischen) Versuche angestellt; Dunkelheit soll nach ihm den Entwicklungsgang verzögern, noch mehr rotes oder grünes Licht allein (also je zwei ganz entgegengesetzte Lichtsorten); violettes Licht soll noch mehr wie weisses die Entwicklung befördern. Es läge also eine sehr merkwürdige Kurve der Lichteinwirkung im Spektrum vor, mit 2 Maxima und 2 Minima.

Für die Regeneration schon ausgebildeter Organe soll laut Loeb das Licht nötig sein, indem bei den Hydranthen von *Eudendrium*, die durch das Sammeln leicht abfallen, die Neubildung unterbleibt, wenn man die Stöcke im Dunkeln hält, die Kontrolltiere im Licht dagegen ihre Polypenköpfchen normalerweise regenerieren. Peebles hat sich bei *Hydra* davon nicht überzeugen können, gibt aber für *Eudendrium* jetzt ebenfalls zu, dass es im Dunkeln keine neuen Hydranthen bildet, sondern nur Stolonen an deren Stelle sprossen lässt. Ein Einfluss verschiedener Lichtsorten, den Loeb behauptet hatte, konnte nicht nachgewiesen werden. Dass Planularlarven sich im Dunkeln weiter normal entwickelten, festsetzten und Polypen bildeten, hatte auch Loeb gesehen; für den normalen Gang der Entwicklung ist also

auch hier das Licht nicht notwendig, und bei *Tabularia*, *Bougainvillea* u. a. Polypen erwies sich das Licht auch für die Regeneration als belanglos. Es sind hier jedenfalls Verschiedenheiten möglich, je nach den Belichtungsverhältnissen, unter denen die Tiere normalerweise leben; es ist schade, dass man Tiefseetiere darum nicht in ihrem Entwicklungsgang daraufhin prüfen kann.

Ein wirklicher Einfluss des Lichtes in der Tierwelt ist aber nachzuweisen in Bezug auf die Färbung der Körperoberfläche, wie sie durch Pigmentzellen geschieht. Hier kam in der That durch Veränderung oder Fehlen der Belichtung ein wesentlicher Unterschied in der Färbung, insbesondere bei sich entwickelnden Tieren hervor- gebracht werden. Solche Versuche sind von Flemming und besonders von Fischel an Salamanderlarven angestellt worden. Hier werden die Tiere, die man im Halbdunkel hält, merkwürdigerweise nicht schwächer, sondern stärker pigmentiert; wenn sie dagegen auf heller weisser Unterlage im Lichte gezüchtet werden, so tritt eine Bleichung ein, auch wenn alle übrigen Bedingungen (Temperatur, Fütterung) die gleichen sind, wie ein Kontrollversuch erwies. (Die gleiche Bleichung kann auch durch Einwirkung erhöhter Temperatur erzielt werden.) Die blässere Färbung kommt dadurch zu stande, dass 1. das Pigment an Menge geringer ist, 2. die sonst grossen, verästelten Zellen rund, kontrahiert, resp. ohne Fortsätze erscheinen.

Bei der Entwicklung von *Fundulus* entstehen im Licht zahlreiche schwarze und rote Pigmentzellen (s. o. p. 157), die die Gefässe umhüllen und Dottersack und Embryo ganz undurchsichtig machen; im Dunkeln dagegen tritt nur innerhalb des Körpers in bestimmten Organen, die es notwendig brauchen, z. B. der Retina, Pigment auf; im Dottersack und sonst kaum, und die Färbung erscheint bleich und durchsichtig.

Höhlentiere, die ständig im Dunkeln leben, zeichnen sich vor ihren Verwandten durch Rückbildung des Pigments aus; dies ist bei Spinnen in Grotten zu sehen; auch bei dem bekannten Molch der Adelsberger Grotte. Von diesem ist ferner bemerkenswert, dass er wieder dunkler werden kann, wenn er im Aquarium im Licht gezüchtet wird. Die Einwirkung des Lichts ist also bei verschiedenen Formen auf das Pigment verschieden; manche werden im Hellen, manche im Dunkeln gebleicht. Die allgemeinen Lebensverhältnisse der Tiere spielen hier jedenfalls mit, sodass die Erklärung von verschiedenen Faktoren, nicht vom Licht allein, abhängt. Erwähnenswert ist auch die Neigung vieler Alpentiere zur Dunkelfärbung, zum

Melanismus, wie sie bei Reptilien (Kreuzotter, Ringelnatter, Berg-eidechse) und bei Insekten (Schmetterlingen) hervortritt.

Von der »formbildenden« Wirkung des Lichts lässt sich also nur sagen, dass es zur Pigmententwicklung in Beziehung steht. Ein fördernder oder hemmender Einfluss des Lichts im allgemeinen auf den Entwicklungsgang ist für frühere Stadien nicht anzunehmen, für spätere sehr problematisch; ein richtender Einfluss des Lichts auf die Entwicklung ist überhaupt ausgeschlossen.

Viel bedeutsamer für die Entwicklung erweist sich die Temperatur. So wie es für den Lebensprozess der erwachsenen Tiere seit langem bekannt, ist auch für den ungestörten Ablauf der Entwicklung eine gewisse Temperatur notwendige Bedingung. Über die Höhe dieser Temperatur lässt sich nichts allgemeines aussagen; denn sowohl nahe verwandte Tiere, wie solche, die in gleichem Medium leben, verhalten sich in dieser Beziehung verschieden. Die einen können hohe wie niedere Temperaturgrade ertragen; die Spanne der Thermometerskala, innerhalb deren sie ihren Lebensprozess ausüben, ist sehr weit bemessen; sie werden als »eurytherm« bezeichnet, und das spricht sich auch in ihrem Entwicklungsgang aus. Andere Tiere sind an engere Grenzen gebunden, »stenotherm«; es kann aber dieser engere Raum in sehr verschiedener Höhe der Skala liegen; man kann von warm- und kaltstenothermen Tieren, oder von wärme- und kälteliebenden reden, und dies spricht sich ebenfalls im Entwicklungsprozess aus.

Es erhebt sich also für den einzelnen Fall die Frage, bei welcher maximaler und bei welcher minimaler Temperatur der Entwicklungsprozess noch fortgehen kann; zweitens, ob diese Maximal- und Minimaltemperaturen gleichbedeutend mit einer innerlichen Schädigung, einem wirklichen Aufhören des Entwicklungsprozesses sind, oder nur mit einer zeitweiligen Hemmung, dergestalt, dass nach Eintritt normaler Bedingungen der Verlauf wieder, wie bei einem aufgezogenen Uhrwerk in Gang käme. Damit ist auch die allgemeine Frage nach dem Wesen der Wärmewirkung, die man als formbildend oder nur als Energiequelle angesprochen hat, angeschnitten.

Zunächst ist hier die Wirkung extrem herabgesetzter Temperatur zu prüfen, weil ja die Natur selbst hier schon experimentiert, und die Eier vieler Tiere normalerweise dem Gefrieren ausgesetzt sein

können. Das ist bei vielen Süsswassertieren der Fall, die in verschiedenen Stadien der Entwicklung überwintern; auch Insekteneier müssen in sehr verschiedenen Stadien in der Lage sein, ausserordentlichen Kältegraden zu widerstehen. Es ertragen jedoch, wie das Experiment gezeigt hat, auch Eier von Tieren, die normalerweise wohl niemals in solch erniedrigte Temperatur geraten, sondern auf sehr hohe gestimmt sind, eine starke Abkühlung und sogar ein Einfrieren ohne Schaden, so das warm stenotherme Hühnerei. Es sind die Experimente von Colasanti unwidersprochen, wonach Hühnerei in einer Temperatur von -10° fast eine Stunde gehalten wurden, sodass sie völlig einfroren; nach vorsichtigem Überführen in gewöhnliche Temperaturen gingen daraus durchaus normale Embryonen hervor.

Wichtiger sind längere Unterbrechungen bei weniger niedriger Temperatur. Es ist den Geflügelzüchtern bekannt, dass befruchtete Eier ihre Entwicklungsfähigkeit längere Zeit, kühl gehalten, bewahren und später unter zusagenden Bedingungen noch zur Ausbildung gebracht werden können. Das Huhn verlässt täglich sein Nest auf kurze Zeit, und auch eine längere Abkühlung von 8—12 Stunden ist ohne Schaden ausprobiert worden. Daresté hat das experimentell verwertet; er hat Hühnerembryonen, die bereits ein Herz besaßen, zwei Tage in $+10^{\circ}$ gehalten, also bedeutend unter der normalen und minimalen (s. u.) Temperatur, dann wieder weiter bebrütet; die Entwicklung wurde wieder aufgenommen, jedoch zeigten sich vielerlei Missbildungen und häufiges Absterben. Kaestner hat diese Versuche an grösserem Material unter genauer Unterscheidung des Zeitpunktes der Kälteeinwirkung wiederholt. Am ersten Tage der Entwicklung aus dem Brutofen herausgenommen, konnten die Eier 6 Tage Kälteruhe ertragen, ohne bei nachträglicher Wiederbebrütung anormal zu werden; später vertrugen sie nur noch kürzere Unterbrechungen.

Die Entwicklung des Hühnerkeims ist von $28-43^{\circ}$ möglich; normal nur von $35-39^{\circ}$, unter 35 und über 39° ergeben sich leicht Missbildungen (innere Schädigungen und Hemmungen im Keimmaterial); unter 28 steht die Entwicklung überhaupt still und zwar vollkommen, wie sich Kaestner überzeugen konnte, 1. durch Öffnung von Kontrolleiern während der Kälteruhe. Diese standen dann genau auf dem Stadium, das der Dauer des Aufenthaltes im Brutofen entsprach; 2. durch nachträgliche Bebrütung; das Auskriechen des fertigen Hühnchens erfolgte dann um regelmässig so viel Tage später, als die Unterbrechung gedauert hatte.

Ein interessantes Gegenstück zu diesen Versuchen liefern die Eier der sich im Wasser entwickelnden Tiere, Fische, Amphibien etc. Es ist dabei zu bemerken, dass der Begriff Kaltblüter nicht mit dem Begriff eurytherm zusammenfällt, sondern dass auch bei solchen Tieren Schwankungen um eine gewisse Grenze öfters schlecht ertragen werden, nur geht die Sistierung der Entwicklung vom Optimum an abwärts nicht so plötzlich vor sich, sondern die Entwicklung verlangsamt sich mit niedriger Temperatur immer mehr; es ist daher die untere Grenze, bei der eine Entwicklung überhaupt noch statt hat, nicht mit der Schärfe zu bestimmen, wie beim Hühnchen.

Eier der Gattung *Salmo* (Lachs, Forelle) können sich noch bei Temperaturen von $2-0^{\circ}$ weiter entwickeln, bei noch weiterer Erniedrigung tritt eine Sistierung der Entwicklung ein, die aber ohne Schaden ertragen wird, wenn nicht wirkliche Eiskristalle innerhalb des Eis auftreten. Ältere Eier, bei denen die Augen sichtbar sind, sind empfindlicher als jüngere Stadien.

Beim Frosch soll nach Rauber unter 5° keine Weiterentwicklung mehr stattfinden, nach anderen jedoch auch noch unterhalb dieser Temperatur, jedoch äusserst langsam. Nach O. Hertwig wird beim Froschei nach der Befruchtung eine völlige Kälteruhe durch Abkühlung auf 0° hervorgebracht; der Furchungsprozess kann durch allmähliche Erwärmung wieder normal in Gang gebracht werden. Nach der ersten Teilung hat O. Hertwig mehrtägige Kälteruhe bei 0° ohne Missbildungen beobachtet; O. Schultze hat sogar ein Gastrulastadium 14 Tage bei 0° gehalten und nachher zur normalen Larve gebracht. Allerdings behauptet letzterer Forscher, dass ein völliger Stillstand überhaupt nicht stattfindet, sondern nur eine extreme Verlangsamung. Es ist dies aber wohl nur ein Streit um Worte; denn vorher schon, auch bei höherer Temperatur als 0° , tritt ja eine mit der Kälte zunehmende allmähliche Verlangsamung ein (nicht wie beim Hühnchen ein schnelles Aufhören), bis eben die Veränderungen zeitlich unmessbar, die Zellteilungen unmessbar langsam werden.

Nach allen diesen Versuchen am Hühnchen wie am Kaltblüter wirkt also die Temperatur wie eine Energiequelle für den Verlauf der Entwicklung an und für sich, nicht auf das morphologische Geschehen. Den Wärmeabfluss aus der Quelle und seine Umwandlung in „Entwicklungsenergie“ können wir uns zwar nicht im Einzelnen vorstellen, aber wir sehen, dass je langsamer die Quelle fließt, je mehr sie versiegt, desto mehr sich auch der Entwicklungsgang

bis zu völligem Aufhören verlangsamt. Diese rein äusserliche Beziehung der Temperatur zum Entwicklungsprozess als notwendig nur zur Abwicklung geht auch aus dem interessanten Versuch O. Hertwigs hervor, der 4 Froscheier des gleichen Laiches sich in verschiedenen Temperaturen entwickeln liess, das erste bei 10°, das zweite bei 15°, das dritte bei 20°, das vierte bei 24°. Am dritten Tage stand das erste Ei auf dem Stadium der Gastrula, das zweite

Fig. 127 a—d.

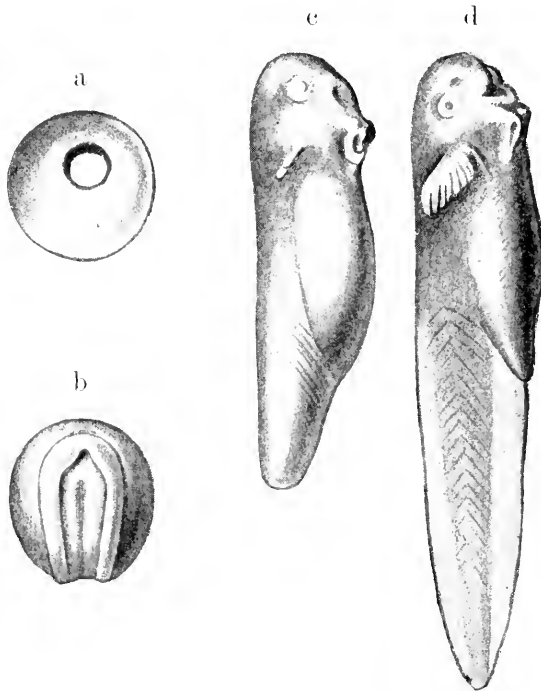


Fig. 127. Vier Froscheier, die sich in verschiedener Temperatur drei Tage entwickelt haben (nach O. Hertwig).

- a entwickelt bei 10°, auf dem Gastrulastadium mit rundem Blastoporus,
- b entwickelt bei 15°, mit Medullarplatte, deren Ränder zu Wülsten erhoben sind,
- c entwickelt bei 20°. Embryo mit Kiemenhöckern und beginnendem Ruderschwanz.
- d entwickelt bei 24°. Embryo mit Kiemenbüscheln und langem Ruderschwanz.

zeigte Medullarplatten und Wülste, das dritte Streckung, Kopf, Kiemenanlage und ein abgesetztes Schwanzende, das vierte Kiemenbüschel, Ruderschwanz mit allen inneren Teilen (Fig. 127 a—d). In keinem Ei ist irgend eine Abnormität vorhanden, nur stellen sie

trotz der gleichen Zeit infolge der ungleichen Temperatur zeitlich verschiedene Stadien dar. Das erste Ei wird bei gleich niedriger Temperatur noch weitere 10 Tage brauchen, um das Stadium zu erreichen, das das vierte Ei schon jetzt einnimmt; aber es wird es erreichen, und die Temperatur ist somit nur Energiequelle für den Ablauf des Prozesses, ohne an ihm selbst morphologisch tätig zu sein.¹⁾ Mit Recht macht Driesch auf die Analogie mit chemischen Vorgängen aufmerksam, die auch von gewisser Temperatur ab vor sich gehen und mit steigender beschleunigt werden. Vorgänge, die wir hier ebensowenig verstehen wie dort, die aber mit dem formativen Geschehen nur in äusserlichem Zusammenhang stehen.

Die letzterwähnten Versuche führen bereits auf den Einfluss erhöhter Temperatur, da die Vorgänge bei 24° eine Beschleunigung über die normale Entwicklungsdauer darstellen. Auch noch höhere Temperaturen werden ertragen, doch wirken sie auf die Dauer schädlich. Diese obere Temperaturgrenze ist je nach der normalen Lebensweise verschieden, bei Eiern von *Salmo trutta* und *fario*, die im Winter laichen, ist die äusserste Grenze nach Rauber schon bei 12—15° gelegen, und das ist wohl noch zu hoch gegriffen; denn schon oberhalb 7° wird die Entwicklung leicht anormal, das Optimum liegt unter 4°. Bei anderen Fischen, die im Sommer laichen, liegt die obere Grenze bedeutend höher. Ebenso liegt sie bei *Rana esculenta*, der in späterer Jahreszeit laicht, höher als bei *Rana fusca*. Die schädlichen Wirkungen zeigen sich in einer Art Wärmelähmung, aber schon bei nicht so extremer, anormal erhöhter Temperatur dadurch, dass gewisse Eiteile resp. plasmatische Substanzen mehr davon betroffen werden wie andere. Die vegetative Hälfte, in der die Teilungen schon ohnehin langsamer und schwieriger vor sich geht, wird davon zumeist betroffen, hier unterbleiben die Teilungen ganz, und schon gebildete Blastomeren können nachträglich wieder zusammenfliessen. Dementsprechend erklären sich die resultierenden Miss- resp. Hemmungsbildungen. Dass es sich um eine schädigende

¹⁾ Einen analogen Fall bietet die Entwicklung der Fische. Hier wird von den Züchtern geradezu von bestimmten „Tagesgraden“, die zur Entwicklung nötig sind, gesprochen. Die Tagesgrade stellen das Produkt von Zeit und Temperatur dar; so z. B. sind für den Lachs bis zum Ausschlüpfen ungefähr 408 Tagesgrade, also 204 Tage bei 2°, oder 102 Tage bei 4°, oder 136 Tage bei 3° etc. bis zum Ausschlüpfen erforderlich. Natürlich müssen hierbei die Maxima und Minima berücksichtigt werden, und wir werden bei 12½ Tagen und 32° keinen Lachsembryo, sondern eine Missbildung zu erwarten haben (s. p. 183).

Wirkung auf die Eibestandteile und nicht um einen direkten Einfluss der Wärme auf die Form handelt, zeigt sich auch darin, dass die genau gleiche Wirkung, Zurückbleiben und Aussetzen der vegetativen Hälfte in der Furchung, auch als schädigende Nachwirkung der Kälte und anderen äusseren Einwirkungen beobachtet wird. Die Deformation ist also nur Folge der im ganzen verlangsamten Teilung, und von einer gestaltbildenden Wirkung der Temperatur kann danach keine Rede sein.

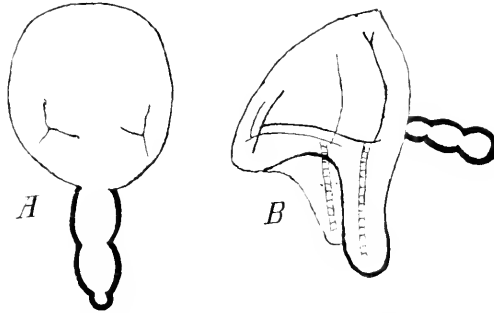
Für das Hühnerei ist 42° die obere Grenze der Entwicklung; bei 43° findet ein direktes Absterben ohne Möglichkeit der Erholung statt, aber schon über 39° entstehen leicht Missbildungen.

Auch die Eier verschiedener Echinodermen haben nicht alle ein gleich hohes Optimum, bei *Strongylocentrotus lividus* liegt die günstigste Temperatur laut Vernon zwischen 17—22°; bei *Sphaerechinus granulatus* treten laut Driesch Wirkungen erhöhter Temperatur auf die Entwicklung bei 30—31°, bei *Echinus microtuberculatus* bereits bei 26° auf. Die Furchung verläuft alsdann mit wesentlicher Beschleunigung. Das Charakteristische dafür ist, dass das zwischen einer jeden Teilung normaler Weise sich einschiebende Ruhestadium mit Aneinanderschmiegen der Blastomeren in der Wärme ausfällt, und die Teilungen viel schneller aufeinanderfolgen; auch treten unregelmässige Lagerungen und häufig anormale Grössenverhältnisse der Blastomeren auf. Wenn die Eier dann wieder in gewöhnliche Temperatur zurückgebracht werden, so ergeben sich trotzdem aus den meisten dieser unregelmässigen Furchungsstadien normale Plutei; ein Resultat, das die geringe formbildende Kraft der Wärme dartut, aber auch für die Beurteilung der Furchung und das Determinationsproblem (s. p. 84) von Wichtigkeit ist. Noch höhere Temperaturen verursachen dauernde Schädigung, resp. Absterben. —

Auch spätere Stadien unterliegen noch dem Einfluss der Wärme; der Urdarm wird nach aussen ausgestülpt (sog. Exogastrula). Es fragt sich aber, ob hier nicht auch osmotische Prozesse im Spiel sind, da doch durch die Wärme in der Zuchtschale Verdunstung eintritt und der Salzgehalt erhöht wird; gerade die Aus- statt Einstülpung des Darms scheint darauf hinzuweisen. Für die allgemeinen Fragen der abhängigen oder Selbstdifferenzierung sind diese Experimente von grosser Bedeutung, insofern als auch der nach aussen gekehrte Darm seine typische Dreiteilung erfährt, und indem sich die Mundbucht am Ektoderm auch ohne Berührung des Darms anlegt (Fig. 128a u. b).

Auch hier bei Seeigeln hat sich herausgestellt nach Vernon, dass der schädigende sowohl wie der fördernde Einfluss der Temperatur nicht auf allen Stadien gleich ist. Zur Zeit der Befruchtung ist er am grössten und nimmt mit fortschreitender Entwicklung ab. Beim Froschei und Hühnchenei scheinen umgekehrt Temperaturanomalien, mindestens Erniedrigung auf frühen Stadien besser ertragen zu werden.

Fig. 128 A. B.



A Exogastrula, B darmlose, junge Pluteuslarve eines Seeigels, durch Einwirkung von Wärme erhalten, nach Driesch (Mitth. zool. Station Neapel, Bd. 11). Den beiden Larven hängt der Urdarm aussen an; im Inneren ist das Kalkskelett sichtbar.

Für die Anschauung, die Wärme nicht als gestaltbildenden Faktor, sondern als Energiequelle für den Entwicklungsablauf aufzufassen, bieten die Experimente bei erhöhter Temperatur nur eine Ergänzung zu den erörterten bei herabgesetzter Temperatur. Innerhalb der erwähnten Grenzen hat eine vermehrte Wärmezufuhr eine Beschleunigung eine verminderte Wärme Verzögerung des Ablaufs zur Folge. Das Optimum entspricht nicht der höchsten Temperatur, bei der die Entwicklung überhaupt noch vor sich geht, liegt aber dem Maximum näher als dem Minimum. Eine Überschreitung des Maximums hat meist eine zerstörende Wirkung auf den Keim oder wenigstens einzelne Teile zur Folge; ein Heruntergehen unter das Minimum wird dagegen meist ertragen bis zum Gefrieren, und zwar in sehr verschiedenen Entwicklungsständen, je nach den allgemeinen biologischen Verhältnissen der Art.

Andere vermeintliche Wirkungen der Wärme auf die Formausprägung haben sich als nicht, oder nicht ausschliesslich, durch Temperatur hervorgebracht erwiesen. So z. B. rührt der Einfluss, den man auf die Geschlechtsbestimmung bei Rotatorien angenommen hatte, von der durch die Wärme veränderten Nahrung her, indem die Infusorien etc.

der Zuchtgefässe andere waren. Auch die viel erörterten Experimente an Schmetterlingen, bei denen durch Einwirkung von Kälte und Wärme Änderung in der Flügelfärbung hervorgebracht wird, haben nicht in der Temperatur eine einheitliche Erklärung, sondern stehen mit einer ganzen Reihe Faktoren in Zusammenhang. Zudem gehören diese Versuche in das Gebiet der »Umwandlungsphysiologie«, nicht der Entwicklungsphysiologie, so dass sie hier nicht besprochen werden können.

XVIII. Kapitel.

Die Experimente an den äusseren Bedingungen der Entwicklung.

B. Die chemischen Vorbedingungen.

Die notwendigen Gase (embryonale Atmung). Embryonale Nahrungsaufnahme. Die im Wasser, besonders im Seewasser notwendigen Stoffe.

Der Organismus steht als solcher in beständigem Stoffaustausch mit seiner Umgebung; er entnimmt ihr Stoffe in gasförmiger, flüssiger und fester Gestalt, um sie in seinem Innern zu verarbeiten, teils zum Aufbau zu verwenden, teils in anderer Weise an die Umgebung wieder abzugeben. Die organisch-chemischen Prozesse innerhalb des Organismus müssen auf diese Weise von der chemischen Beschaffenheit des Mediums beeinflusst werden, und es fragt sich, inwieweit diese Beziehung schon während der Entwicklung besteht und ihren Einfluss auf die Entwicklung selbst äussert.

Es kommen zunächst die gasförmigen Stoffe in Betracht, es fragt sich z. B.: bedarf der Entwicklungsprozess ebenfalls des Sauerstoffs, noch ehe Lungen resp. Kiemen vorhanden sind? Zweitens kommen die Stoffe in Betracht, die von aussen her zum Aufbau des Körpers aufgenommen werden. Soweit dies durch den Darmkanal geschieht, gehört deren Erörterung der Ernährungsphysiologie an; da aber in vielen Fällen die noch unreifen Larven bereits fressen, so ist auch hier eine Beeinflussung der Entwicklung noch möglich. Am ehesten ist diese anzunehmen, wo der Organismus direkt aus seiner Umgebung — das ist besonders bei den im Wasser lebenden Tieren der Fall — ohne Vermittelung des Darmkanals, Stoffe aufnimmt, um sie verändern und in seinem Innern zu verwerten; es sei nur an den Gehäusebau der Tiere erinnert. Da müssen sich die chemischen

Verhältnisse des Mediums schon während der Entwicklung geltend machen. Es bleiben aus dem ganzen Gebiet der Stoffaufnahme, abgesehen von den wenigen Fällen der Larvenfütterung, zwei Gebiete übrig für die experimentelle Bearbeitung in der Entwicklungsphysiologie: 1) die notwendigen Gase, 2) die im Wasser enthaltenen Stoffe resp. Salze.

Die erste Frage ist die der embryonalen Atmung. Man kann sich vorstellen, dass zum Entwicklungsprozess an und für sich Energie verbraucht wird, dass bei diesem Lebensprozess der fortschreitenden Zellteilung, Neuordnung etc. Oxydationen geliefert werden bis zur Kohlensäurebildung, und dass demnach ein Sauerstoffbedürfnis besteht. Es ist ferner vorstellbar, dass dies auch ohne Lungen resp. Kiemen befriedigt werden kann, da ja auch viele erwachsenen Tiere keine besondere Atmungsorgane besitzen (z. B. bei Crustaceen oft nahe Verwandte von kiementragenden kiemenlos sind) und ihren Gasaustausch direkt durch die Körperoberfläche besorgen. Der Nachweis des Gaswechsels an embryonalen Stadien kann nur mit besonderen Methoden geschehen, die eine genaue Messung des Sauerstoffs, der Kohlensäure etc. gestatten, und deren besondere Beschreibung in das Gebiet der Physiologie gehört.

Das Hühnerei hat hier das erste Versuchsobjekt gebildet. Es ist durch Preyer und Pott festgestellt worden, dass schon vom ersten Tage der Bebrütung an der Hühnchenembryo O aus der Luft aufnimmt und CO_2 abgibt. So gering die absolute Menge dieses Gasstoffwechsels ist, so ist er doch merklich grösser als am unbefruchteten Ei. Auch haben die Autoren das Verhältnis der ausgeschiedenen Kohlensäure zum aufgenommenen Sauerstoff gemessen und dabei ganz entsprechende Werte gefunden, wie für die gewöhnliche Atmung.

Dies wäre eigentlich reine Physiologie des Embryo, nicht Entwicklungsphysiologie. Von einem Beitrag zu letzterer kann man erst dann reden, wenn nicht nur die Stoffe des normalen Gasaustauschs geprüft, sondern die Verhältnisse experimentell abgeändert werden, qualitativ und quantitativ, wenn andere Gase zur Anwendung kommen etc., so dass man fragen kann: welche sind notwendig zum Zustandekommen des normalen Embryo?

Das Atembedürfnis ist natürlich nicht so gross; infolgedessen hat die O-verniedrigung keinen so leicht nachweisbaren Einfluss; denn etwas O, so viel als zur embryonalen Atmung nötig, ist leicht vorhanden. Aus Eiern z. B., die man mit mehreren Lagen Papier

und Klebestoff dicht umhüllt hatte, entwickelten sich zur richtigen Zeit normale Hühnchen. Aber schon in verdünnter Luft ist ein Langsamerwerden bis zum Stillstand zu beobachten, besonders von der Bildung der Blutgefässe an, wie Kontrollversuche deutlich zeigen. Bei völligem Abschluss, der durch Überfirnissen der Eier erzielt wird, tritt Ersticken ein und zwar um so eher, je weiter das Hühnchen gediehen ist, besonders nach Bildung der Allantois, welcher ja eine respiratorische Funktion zukommt. In schlechter, stagnierender Luft ist eine Schädigung des Keims zu konstatieren, ebenso in einer Wasserstoffatmosphäre. Zuerst geht da die Entwicklung noch weiter (wahrscheinlich ist der wenige in den Membranen etc. vorhandene O hierzu noch genügend); dann aber zeigen sich deutliche Schädigungen und Missbildungen, ebenso bei teilweisem Firnissen. Die letzteren sind nur aus O-Mangel im allgemeinen, nicht aus der besonderen Lage der O-quelle zu erklären.

Eine Entwicklung in reinem Sauerstoff anstatt in Luft hat dagegen keine sonderliche Wirkung; es wird zwar etwas mehr O aufgenommen als normal, aber auch etwas mehr CO_2 abgegeben, so dass der Coefficient der gleiche bleibt. Die Entwicklung selbst war bei diesen Versuchen weder beschleunigt, noch zeigten sich Missbildungen an den Embryonen.

Am Froschei hat Samassa eine Reihe von orientierenden Versuchen angestellt, zunächst ebenfalls die O-entziehung kontrolliert, indem er die Eier eine Stunde nach der Befruchtung teils in eine H-atmosphäre brachte, teils in eine Atmosphäre, in der der Sauerstoff durch pyrogallussaures Kali absorbiert wurde, also in Stickstoff. Nach vier Tagen herausgenommen zeigten sich die Eier beider Portionen auf dem Blastulastadium, wie es bei den Kontrolleiern schon am ersten Tage auftrat. Die Wirkung war also zunächst eine sehr starke Verzögerung. Wieder in normales Wasser gebracht, zeigten die Eier eine Fortentwicklung, aber mit sehr erheblichen Störungen (spina bifida aller Art, keine Umwachsung der vegetativen Hälfte etc.), also Bildungen wie sie als allgemeine Hemmungen und Verlangsamungen auch bei anderen äusseren Einwirkungen auftreten.

Von dieser verhältnismässig geringen Schädigung ist die Wirkung der Kohlensäure sehr verschieden und kommt direkt einer Vergiftung gleich. Wenn man frisch befruchtete Eier in CO_2 bringt, so tritt gar keine Teilung oder nur eine einzige, und diese in sehr unregelmässiger Form auf. Schon ein kürzerer Aufenthalt

(unter 24 Stunden) genügt zur völligen Abtötung; die darnach in normales Wasser gebrachten Eier erholen sich nicht mehr, furchen sich nicht, auch nicht unregelmässig, weiter, sondern sind abgestorben.

Die Wirkung verminderten Druckes in verschiedenen Abstufungen hat Rauber geprüft; zunächst waren dabei keine besonderen Unregelmässigkeiten der Entwicklung wahrzunehmen, nur ein etwas späteres Ausschlüpfen der Kaulquappen; aber bei weiter herabgesetztem Druck, Verminderung um $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Atmosphäre, wobei der Gehalt des Wassers an O ungefähr proportional dem Druck abnimmt, trat eine grössere Empfindlichkeit und Sterblichkeit auf; bei $\frac{1}{2}$ Atmosphärendruck gelangten nur 2 von 137 Eiern zum Ausschlüpfen. Bei direkter Einwirkung der Luftpumpe tritt schnelles Absterben ein.

Bei reinem Sauerstoff hat Samassa keine Missbildungen und keine Beschleunigung der Entwicklung gefunden. Die Menge des O ist nach ihm ohne Einfluss auf die Geschwindigkeit des Ablaufs. Die Wirkung von N und H soll wie die der Kohlensäure auf ihrem eigenen schädigenden Einfluss beruhen, nicht auf O-mangel; das Ei von *Rana temporaria* soll in den ersten 20 Stunden vom O der Umgebung ganz unabhängig sein.

Dazu hat Godlewski eine Reihe weiterer sehr genauer Versuche angestellt. Ihm scheint aber nur für die ersten Stadien, d. h. die Furchungsperiode, bewiesen, dass das Ei den Sauerstoff von aussen entbehren könne. O ist aber trotzdem auch da vorhanden; die kleinen Mengen, die sich im Wasser, in der Gallerte und im Gewebe selbst befinden und nicht entfernen lassen, werden wahrscheinlich bis auf die letzten Spuren verbraucht und ermöglichen den Ablauf der Furchungsperiode.« Das O-bedürfnis macht sich schon gleich vom Beginn der ersten Furchung an geltend; auch eine CO_2 -ausscheidung findet schon während der ersten Stunde der Entwicklung nachweislich statt (Samassa hatte die Kohlensäure früher erst am vierten Tage, dann in minimaler Menge am Ende des ersten Tages gefunden). Die Atmungsenergie nimmt mit fortschreitender Entwicklung zu. Laut Bataillon (eigentlich dem ersten Experimentator) steigt die Kurve nicht gleichmässig an, sondern geht je nach den Entwicklungsprozessen höher hinauf und sinkt wieder

Ganz andere Verhältnisse des O-Bedürfnisses zeigen die Eier verschiedener Parasiten, bei denen die Entwicklungsfähigkeit ohne O und in anderen Medien geprüft wurde. Noch nach mehrwöchentlicher

Einwirkung von CO_2 , N u. s. w. ergab sich bei den Eiern von *Ascaris megaloccephala* keine Schädigung, sondern nur ein teilweiser Stillstand, nach welchem sie sich wieder in normalen Verhältnissen ungestört weiter entwickelten. Umgekehrt war ihnen eine reine O -Atmosphäre und auch Steigung des Sauerstoffdruckes verhängnisvoll; der Sauerstoff wirkt hier nach P. Bert, wie sonst die Kohlensäure als Gift. Es hängt dies jedenfalls mit der Lebensweise dieser Parasiten zusammen, die auch im normalen Zustand O nur in minimaler Menge oder gar nicht zum Leben notwendig haben, wie Bunge angibt. Dieser hat *Ascaris mystax*-Exemplare in Kochsalzlösung viele Tage ausserhalb des Darms ohne O gehalten; gleichwohl zeigten sie Stoffwechsellvorgänge, Kohlensäureproduktion. Es ist von Weinland nachgewiesen, dass solche Zersetzungen ohne O stattfinden können und zwar durch Zerlegung von Kohlehydraten (Glykogen), an denen der Körper dieser Tiere auffallend reich ist. Bei so verschiedenen Verhältnissen, die wie Weinland bemerkt, auch für andere Parasiten, Trematoden und Cestoden gelten, ist natürlich in Bezug auf Sauerstoffbedürfnis und Empfindlichkeit gegen sonst schädigende Gase ein umgekehrtes Verhältnis zu erwarten wie bei freilebenden Formen.

Aber auch bei freilebenden Formen scheint das O -Bedürfnis und die Empfindlichkeit sehr verschieden zu sein und in Beziehung zur Lebensweise zu stehen. Die Eier des Fisches *Ctenolabrus* sterben ohne O ab, furchen sich in H nur 2—3 mal, wenn noch etwas O zurückgeblieben war, sonst blieb die Furchung überhaupt aus; in CO_2 tritt rasches Absterben ein. Die Eier von *Fundulus* dagegen können 12 bis 15 Stunden ohne O verbringen und sich weiter furchen bis zur Bildung einer ansehnlichen Keimscheibe. Laut Driesch ist bei letzteren offenbar im Keimesinnern für chemische Energiepotentiale gesorgt, welche bis zu einem gewissen Grad die energetische Rolle der Oxydationen ersetzen können. Das muss gewiss der Fall sein, so wie bei *Ascaris* durch Zerlegung der Glykogene; aber die erste Ursache hier wie dort ist die andere Lebensweise. *Ctenolabrus* ist ein pelagischer Fisch, gegen Schwankungen aller Art, Wärme, Wasserzusammensetzung etc. sehr empfindlich; *Fundulus* lebt am Boden, in einem schlechter ventilierten Medium. Auch bei *Fundulus* nimmt die Empfindlichkeit mit fortschreitender Entwicklung zu.

Die Sauerstoffzufuhr ist also für die Entwicklungsvorgänge der Tiere, von Sonderfällen wie Parasiten abgesehen, eine Notwendigkeit. Das Bedürfnis ist verschieden gross bei verschiedenen Arten und in

einzelnen Stadien der Entwicklung, im allgemeinen zuerst sehr gering und dann allmählich ansteigend. Der Sauerstoff vermittelt Oxydationen, die eine Energieproduktion darstellen, ist also selbst als Energiequelle zu bezeichnen; die Parasiten verschaffen sich die Energieproduktion auf andere Weise.

Dass bei den chemischen Beeinflussungen der Entwicklung auch die Nahrungsaufnahme herangezogen werden kann, dann nämlich, wenn noch unfertige Stadien bereits fressen, ist oben erwähnt worden. Allerdings ist der Einfluss auf die „Gestaltbildung“ sehr untergeordneter Art. Bei Spinnern (*Gastropacha pini*) und namentlich beim bekannten deutschen Bärenspinner (*Aretia caja*) ist es Koch gelungen, durch Fütterung mit bestimmten Blattsorten statt der gewöhnlichen Nährpflanze abweichende Färbungen zu erreichen. Die Unterschiede der Bienenköniginnen von den Arbeitern werden bekanntlich dadurch hervorgerufen, dass zu ersteren bestimmte Larven durch besondere Kost (qualitativ und quantitativ) in besonderen Zellen herangezogen werden; die Staaten regulieren dies nach Bedarf. Diese durch Nahrung hervorgebrachten Unterschiede sind nicht so merkwürdig, da es sich ja hier nicht um Erzeugung einer besonderen Form handelt, sondern die Arbeiter ja nur Weibchen mit verkümmerten Genitalorganen sind und die Veränderungen in den Genitalorganen notwendigerweise andere Korrelationen (s. p. 137) verursachen.

Bei den Termiten soll auch, was merkwürdiger wäre, das Verhältnis von Soldaten und Arbeitern, die beide verkümmerte Weibchen darstellen, reguliert werden können. Bemerkenswert ist, dass Abstufungen zwischen den verschiedenen Ausprägungen existieren. Arbeiter, Soldaten etc. nicht immer so scharf unterschieden werden können, was jedenfalls sehr für die Wirkung der erörterten Einflüsse spricht.

Dass die Nahrung auf die Skelettbildung wirkt, ist Physiologen und Ärzten lange bekannt; die Zusammensetzung der Milch, speziell ihr Gehalt an Salzen ist für die Knochenbildung des Kindes von grosser Bedeutung. Durch zahlreiche Fütterungsversuche ist nachgewiesen, dass bei Entziehung von Salzen an jugendlichen Stadien der Säuger an den Knochen eine der Rhachitis ähnliche Degeneration eintritt, bei Erwachsenen die organische Grundlage des Knochengewebes zwar erhalten bleibt, aber alle Kalksubstanz nach und nach

schwindet, so dass die Knochen weich werden, und die Erscheinungen der Osteoporese eintreten. Umgekehrt kann durch Hinzufügung gewisser Salze, durch Phosphor und Arsen, die Knochenbildung in ganz anormaler Weise gesteigert werden, so dass namentlich an den Epi- und Diaphysen ganz andere Bildungen auftreten, u. A. die ganze Markhöhle von wirklichem Knochengewebe ausgefüllt sein kann. Andere Salze, in denen das Ca-Ion entsprechend ersetzt ist, haben ebenfalls Anomalien bei Verfütterung zur Folge.

Wichtiger für den sich entwickelnden Organismus sind die Stoffe, die er aus dem umgebenden Medium, d. h. wenn er sich im Wasser befindet, direkt aufnimmt, weil ja diese Stoffe schon vor dem Fressen von allem Anfang der Entwicklung in Betracht kommen. Der Gehalt an Salzen ist deswegen stets von Bedeutung nicht nur im Seewasser, sondern auch im Süswasser; denn letzteres ist ja ebenfalls nicht rein, sondern enthält ebenfalls zahlreiche Salze, wenn auch andere und in geringerer Quantität wie das Seewasser.

Man kann sich vorstellen, dass dotterreiche Eier sehr viele zur Entwicklung nötige Substanzen bereits in ihrem Eibekommen; das wird z. B. durch die Experimente an *Labradereiern* bewiesen, die in ihrer Entwicklung von verschiedenen sonst nötigen Stoffen des Meerwassers unabhängig sind. Aber auch solche Eier werden sich nie von den chemischen Verhältnissen des Mediums ganz emanzipieren können, schon weil der osmotische Druck in Betracht kommt; das wird u. a. durch die oben angeführten Versuche am Froschei bewiesen (s. p. 171).

Ein dotterarmes Ei wird eine Reihe von Stoffen direkt aus dem Wasser aufnehmen müssen, man braucht nur an den kohlensauerem Kalk für das Skelett zu erinnern. Hier liefern die Echinodermen und speziell die Seeigel ein sehr geeignetes Versuchsobjekt, da bei ihnen sehr früh ein larvales Kalkskelett zur Ausbildung kommt. Pouchet und Chabry haben die Entwicklung von solchen Eiern in kalkarmem resp. kalkfreiem Seewasser vor sich gehen lassen und dabei alle Abstufungen im Zurückbleiben der Kalkstäbe erhalten, von solchen Larven an, bei denen sie nur unvollkommen ausgebildet waren, bis zu solchen, wo sie vollkommen fehlten. Es fehlten alsdann auch die charakteristischen Armfortsätze; sonst aber war alles regulär vorhanden, Wimperschmür, Darm und auch das Mesenchym, das sonst die Skelettstäbe erzeugt.

Planmässige Versuche nicht nur über die Bedeutung des Kalks, sondern über die Rolle aller im Seewasser vorhandenen Stoffe in der

Entwicklung hat besonders Herbst in sehr grossem Umfange an Echinodermeneiern angestellt; dann auch Loeb an Fischen und ebenfalls an Echinodermen. Die Herbst'schen Versuche sind in mehrfacher Beziehung von Wichtigkeit, wenn auch nicht gerade immer für die Wirkung chemischer Beeinflussung. Manche der Experimente zeigen atypische Bildungen, die durch veränderten osmotischen Druck hervorgerufen werden, wenn man andere Salze nimmt; in anderen Fällen werden als Giftwirkungen zu bezeichnende Unterdrückungseffekte hervorgerufen, sodass man positiv von einer

Fig. 129.

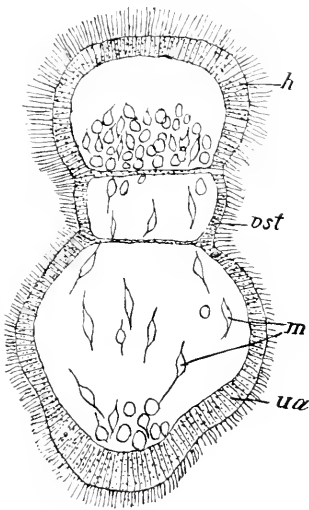


Fig. 130.

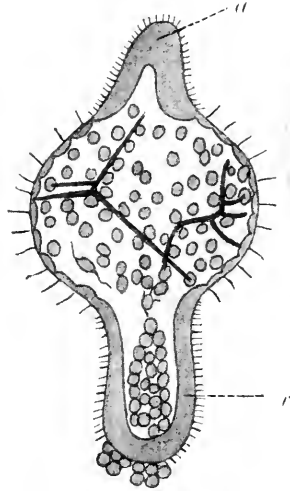


Fig. 129. Seeigellarve in einem Gemisch von Seewasser und Chlorlithium gezogen, sog. Lithiumlarve, nach Herbst (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 55). *m* Mesenchymzellen, *ua* Urdarmabschnitt, *h* Hautabschnitt, *bst* Verbindungsstück. Die Larve war 5 Tage alt.

Fig. 130. Andere sog. Lithiumlarve mit zapfenartigem Fortsatz am animalen (*a*) und aussenliegenden Urdarmabschnitt (*r*) am vegetativen Pol. Mesenchymzellen und Kalkstäbe innen. Nach Herbst (1895).

chemischen Wirkung auf die Form reden dürfte. Manchmal werden auch bei gewissen Salzen typische Veränderungen in den Larven hervorgerufen; das ist z. B. bei den schon mehrfach erwähnten sog. Lithiumlarven der Fall, die Herbst erhalten hat, indem er die Eier von *Sphaerechinus granularis* in einem Seewasser aufzog, indem das Natrium der Salze durch Lithium ersetzt war (also mit Chlorlithium, Lithiumsulfat etc.). Es ergeben sich sehr charakteristische Exogastrolae in eigentümlicher Herstellungsweise. Die Blastula streckt sich

und bildet dann durch Einschnürung zwei Abschnitte, deren kleiner dem Urdarm, der also nach aussen gestülpt ist, und deren grösserer dem Ektoderm der Gastrula entspricht. Mesenchym ist vorhanden, auch der Wimperring ausgebildet; aber keine Kalkstäbe und dementsprechend auch keine Arme (s. p. 154).

Am bedeutsamsten für unsere Erörterungen sind jene Versuche von Herbst, die darauf hinausgehen, festzustellen, welche Stoffe (Elemente resp. Salze) durch andere in isotonischer Lösung ohne Schaden vertretbar sind und welche nicht, also welche absolut notwendig sind; ferner welche von allem Anfang und stets gebraucht werden, und welche nur von einem gewissen Stadium ab und für bestimmte Prozesse. Es hat dies erst nach und nach aus einer sehr grossen Zahl von Einzelversuchen gefolgert werden können; Herbst hat darüber eine zusammenfassende Übersicht geliefert, der wir hier folgen.

Von absolut notwendigen Elementen, ohne deren Vorhandensein im Seewasser die Entwicklung der Echinodermen nicht ungestört abläuft, sind Natrium, Kalium, Chlor, Schwefel, Magnesium, Kalk und vielleicht Eisen zu nennen. Eine Vertretbarkeit ist nicht, oder nur in sehr engen Grenzen bei einigen möglich, z. B. kann Kalium durch Calcium und Rubidium, Chlor durch Brom ersetzt werden, nicht aber Schwefel durch Selen und Tellur.

Von Verbindungen ist vor allem als notwendig das Hydroxyl, OH, zu nennen oder mit anderen Worten, eine gewisse Alkalinität des Wassers, die durch die Bicarbonate geliefert wird. Damit stimmt Loeb's Befund überein, dass durch Alkalien schon in geringer Menge die Entwicklung beschleunigt, durch Säuren verzögert wird. Der Grund für beides liegt vielleicht in einer Beförderung resp. Verzögerung der Oxydationsvorgänge und damit der synthetischen Prozesse. Das Hydroxyl ist nach Herbst bei *Sphaerechinus* und *Echinus* speziell notwendig zur regelmässigen Ausgestaltung der Larvenform; ohne dasselbe kommen Faltungen verschiedener Art an den Blastulae vor, die z. T. durch Erhöhung der Alkalinität wieder ausgeglichen werden können. Auch die Grössenzunahme der Larven wird durch OH befördert und die Wimperbewegung gesteigert.

Chlor ist durchaus notwendig und spielt eine allgemeine Rolle in der Ontogenese. Wenn man ein Seewasser mit HCO_2Na an Stelle von ClNa nimmt und die anderen Chloride durch Sulfate ersetzt, so beginnt die Furchung nur gerade, verläuft aber längst nicht zu Ende; in der Kontrollkultur, bei der ebenfalls das ClNa entsprechend ersetzt

ist, die aber die anderen Chloride noch enthält, gedeiht die Entwicklung wenigstens bis zur Blastula. Auch in allen späteren Stadien erweist sich das Wasser mit Cl stets jenem ohne Cl in Bezug auf Entwicklungsfähigkeit und Erhaltung der Lebenstätigkeit überlegen.

Kalium ist ebenfalls schon für die Furchung notwendig. In K-freiem Wasser verläuft die Furchung verschiedener *Echinus*-arten nicht bis zu Ende; bei *Sphaerechinus* entwickeln sich zwar ohne K noch Blastulae; dieselben sind aber klein und trübe und brauchen viel länger als die Kontrolleier bis zum Blastulastadium. Auf späteren Stadien ist K überhaupt nicht zu entbehren und zwar insbesondere für das Wachstum des Keims, das durch Wasseraufnahme geschieht. Auch für die Wimperbewegung und Kontraktion spielt es eine Rolle.

Calcium ist schon von allem Anfang nötig. Ca-freies Seewasser ist ein Mittel, um die Furchungszellen auf jedem Stadium zur Isolierung zu bringen. Man kann anstatt einer Blastula etwa 1000 einzelne wimpernde Zellen erhalten. Auch an späteren Stadien und anderen Tieren (Larven von *Polynnia* und *Cione*) gelang es, durch Ca-Entziehung eine Lockerung der Zellen herbeizuführen. Werden schon teilweise zerfallene Keime wieder in normales Seewasser gebracht, so wird ein weiterer Zerfall sofort sistiert, und es werden sogar schon etwas gelockerte Zellen wieder zu festerem Verband zusammengeführt.

Für spätere Stadien ist Calcium natürlich erst recht notwendig und zwar in Form des kohlensauren Kalks selbst. Die Steinmann'sche Ansicht, dass die Organismen selber durch ein Stoffwechselprodukt (Ammoniumkarbonat) CO_3Ca aus dem im Meerwasser vorhandenen SO_4Ca erst erzeugten, ist von physiologisch-chemischer Seite durch Biedermann widerlegt, und auch Herbst hat bewiesen, dass die Seeigellarven CO_3Ca direkt aus dem Meerwasser aufnehmen.

Damit sind wir bereits bei Betrachtung der Stoffe, oder in moderner Ausdrucksweise, der Ionen angelangt, die nicht von allem Anfang an, sondern erst auf späteren Stadien der Entwicklung von Bedeutung sind. Da sind zunächst die Sulfate, resp. das SO_4 -Jon zu nennen. Die verschiedenen untersuchten Echinodermen verhalten sich hierin ebenfalls etwas verschieden. Bei *Asterias glacialis* (nicht bei den Echiniden) spricht sich der SO_4 -Mangel in geringerer Grösse aus; auch werden die Larven faltig, indem zwar das Ektoderm durch Zellteilung an Fläche zunimmt, aber der osmotische Druck im Blastocoel zu seiner Straffspannung nicht ausreicht. Der Darm bleibt bei allen Formen, auch Echiniden, ohne SO_4 sehr rudimentär, besonders

bei *Sphaerechinus*; seine Gliederung in drei Abschnitte bleibt aus. Ausserordentlich deutlich ist sodann die Beteiligung des SO_4 an der Pigmentbildung, indem diese im SO_4 -freien Medium bei *Sphaerechinus* und *Echinus*larven absolut unterdrückt ist. Werden die Larven in gewöhnliches Seewasser zurückgebracht, so kann die Pigmentbildung nachgeholt werden, wenn der Aufenthalt in der künstlichen SO_4 -freien Mischung nicht zu lange gedauert hat.

Auch bei der Skelettbildung spielt SO_4 eine Rolle, was sich erstens in einer Verzögerung der Kalkabscheidung im SO_4 freien Medium und zweitens in Anomalien äußert, die bei ungenügender Sulfatmenge am Skelett zu bemerken sind. Es besteht auch normalerweise das Skelett der Pluteuslarven, wie das der Kalkschwämme, nicht aus reinem Kalkspat, sondern enthält Beimengungen von SO_4 Ca. Durch die Unregelmäßigkeiten der Skelettbildung wird auch die Architektonik der Larvenform, also die normalerweise bestehende Bilateralität beeinflusst. Dies äussert sich zunächst in einer abnormen Lagerung der kalkbildenden Mesenchymzellen, die an ihrem Entstehungsherd nahe am Urdarm liegen bleiben, anstatt sich entfernt von ihm dem Ektoderm anzuschmiegen (s. Fig. 80 u. 82). Noch auffallender wird die Störung, wenn die Keime wieder in SO_4 -haltiges Seewasser zurückgebracht werden. Es erfolgt dann die Ordnung der Kalkbildner am Ektoderm, aber es werden nicht 2, sondern 3 und 5, sogar 7 Dreistrahler in unregelmässiger Lagerung gebildet (Fig. 131 und 132). Auch in der Richtung des Darmverlaufs macht sich die Störung der Bilateralität geltend, indem die normale Knickung nach der späteren Mundseite ausbleibt, so dass eine Annäherung an Radiärbau auch hier entsteht; entsprechend ist auch der Wimperring um 90° verlagert, so dass er senkrecht zur Gastrulaachse steht. Solche mehr radiär gebauten Larven hat Herbst auch mit vorübergehender Lithiumeinwirkung erzielt, ja bei *Echinus miliaris* auch in gewöhnlichem Seewasser von selbst auftretend häufig am Ende der Laichzeit, und auch bei *Strongylocentrotus miliaris* in normalen Kulturen gelegentlich beobachtet. Er schliesst daraus, dass die ohnehin vorübergehende Bilateralität der Seeigellarven sehr labilen Charakter hat, dass sie durch Sulfate gehemmt wird. Überhaupt ist bemerkenswert, dass es in all den Herbst'schen Versuchen die larvalen, also dem speziellen Bedürfnis angepassten Charaktere sind, und nicht die innere Organisation, die sich ändert. (Einleitung, s. p. 19). Ebenso sollen die Sulfate hemmend auf die Wimperschopfbildung wirken, indem ohne SO_4 der Schopf langer Geisseln, der sich am animalen Pol der Blastula und Gastrulae

Fig. 131.

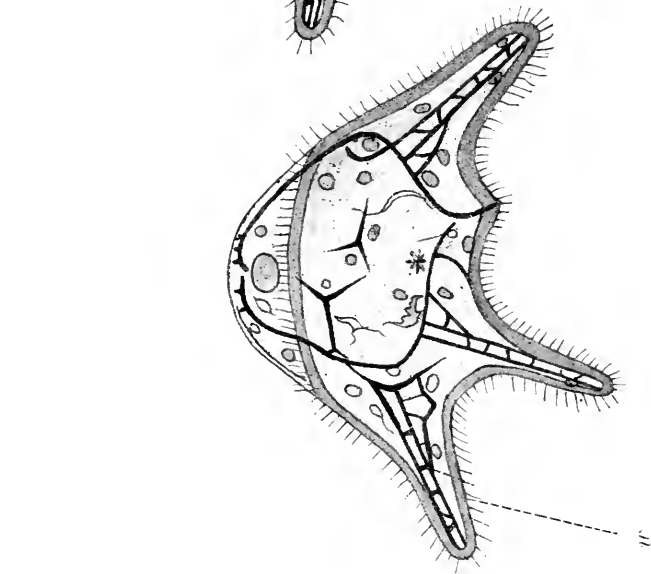


Fig. 132.

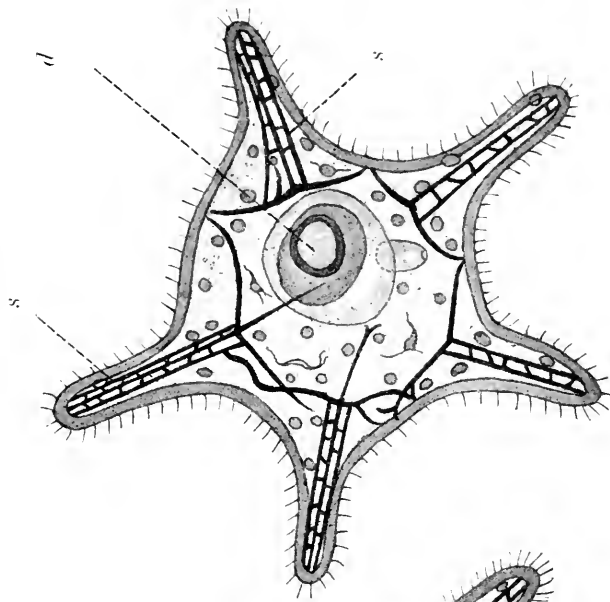


Fig. 131 und 132. Lithiumplutei, die anstatt zwei mehrere irreguläre Kalkstäbe gebildet haben und deswegen auch in der Form und den Armen unregelmässig sind. Nach Herbst (1895). *d* = Darm, *w* = Wimpernschur, *s* = Skeletstäbe.

Fig. 131 mit drei Gitterfortsätzen und drei Armen.

Fig. 132 mit fünf Gitterfortsätzen und fünf Armen und wie „ein Suppenteller“ flacher Gesamtform.

befindet, mächtig verlängert wird. Durch Ca-zusatz kann diese Ausbildung noch gesteigert werden, so dass das SO_4 -Jon also nur die Aufgabe hätte, die Wirkung des Calciums auf das richtige Maass zu beschränken. Auch bei anderen Stoffen wird noch von solcher antagonistischer, sich gegenseitig aufhebender Wirkung zu reden sein.

Magnesium ist bei *Asterias*keimen noch ausser dem Calcium zum Zusammenhalt der Zellen notwendig (bei den Echiniden genügt Ca allein); aber auch bei den Seeigeln spielt Mg bei der Darmbildung

eine Rolle, indem ohne Mg, namentlich bei *Sphaerechinus*, der Darm rudimentär bleibt. Dass auch die Skelettbildung beeinflusst wird, ist begreiflich; ebenso wie bei den Kalkschwämmen wird dem normalen Kalkstab ausser dem Kalkspath und dem schon erwähnten SO_4Ca noch etwas SO_4Mg zukommen. Endlich ist Mg für die Wimperbewegung von Bedeutung, wie auch aus Versuchen von R. Lillie an Larven des Wurms *Arenicola* konstatierte; zur Kontraktion kann es aber, im Gegensatz zum K, entbehrt werden.

Fig. 133.

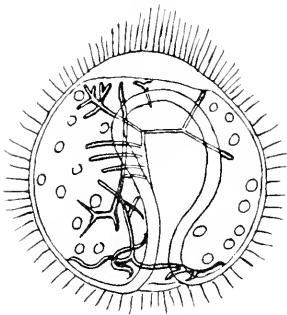


Fig. 134.

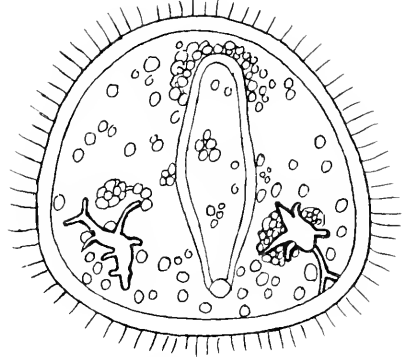


Fig. 133. *Echinus*larve, aus S-freier Lösung gezüchtet. Nach Herbst.

Fig. 134. *Sphaerechinus*larve, in Mg-freier Lösung gezüchtet. Nach Herbst.

Ganz allgemein lässt sich noch sagen, dass für alle Stoffe, die notwendig sind — nach Analogie mit der Wärme — ein Optimum der Konzentration existiert, bei dem die Geschwindigkeit der Entwicklung am grössten ist; ferner haben alle notwendigen Stoffe einen Anteil an der Grössenzunahme der Larve, teils direkt durch Beteiligung am osmotischen Druck, teils indirekt durch Wirkung auf die Skelettbildung.

In gewissem Gegensatz dazu stehen die Versuche von Loeb, wenigstens hinsichtlich ihrer Deutung. Loeb nimmt an, dass es nicht auf die Notwendigkeit einzelner Salze, sondern auf das »physiologische Gleichgewicht« der angewandten Lösungen ankomme; es dürfe eben nur die Gewebszusammensetzung, spez. der Proteide nicht gestört werden. Er hat gefunden, dass Eier von *Fundulus* leben bleiben und sich entwickeln in destilliertem Wasser wie in Seewasser, und ferner auch in Seewasser, dem noch 5% ClNa zugesetzt ist, dass sie dagegen in reiner ClNa -Lösung meist auf frühen Stadien absterben und

nur ein kleiner Teil Embryonen bildet, die nicht einmal zum Ausschlüpfen kommen. Er schliesst daraus, dass Na allein giftig wirkt, und dass dem K und Ca besonders die Aufgabe zukäme, die Wirkung des Na aufzuheben, oder anders ausgedrückt, nach weiteren Versuchen, dass die Chloride von Na, K, Ca allein genommen für *Fundulus* giftig sind, nur alle drei zusammen nicht, also kein Salz, auch für die Echiniden nicht, für sich allein notwendig wäre.

Fig. 135.

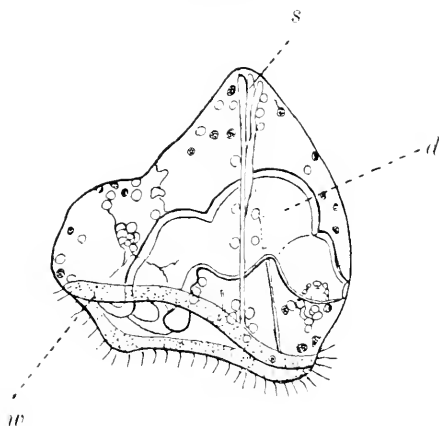


Fig. 135. Pluteuslarve von *Echinus* aus einer den Cl-Salzen aequi-molecularen Brom-Seewassermischung. Nach Herbst (1901). Man sieht, dass alle Pluteuscharaktere vorhanden, aber nicht in typischer Weise ausgebildet sind, spez. an Darm (*d*) und Skelett (*s*). *w* = Wimperschnur.

Man wird sowohl gegen die Allgemeingiltigkeit wie gegen die Annahme einer »Gift«wirkung des Na mit Herbst Einspruch erheben dürfen. Na kommt auch bei *Fundulus* in allen Gewebssäften vor und ist laut Herbst sogar direkt notwendig, um das Ausfallen der Globuline aus dem Blut zu verhindern. »Wenn aber ein Stoff in irgend einer Weise unentbehrlich ist, darf man nicht allgemein von seiner Giftigkeit reden. Er kann dann höchstens in einem speziellen Falle schädlich wirken, wenn ihm in diesem Fall nicht andere Stoffe als Antagonisten entgegen arbeiten.«

Wie dies Entgegenarbeiten zu denken ist, darauf werfen einige ganz andersartige Versuche von Herbst einiges Licht. Es ist seit lange von vielen Fischen bekannt, dass sie das Übertragen von süßem zu salzigem Wasser anstandslos vertragen. Erst neuerdings sind solche Versuche am Stichling von Giard in sehr genauer Weise wiederholt

worden. Für die äussere Haut mit ihren Schuppen und ihrer Schleimabcheidung ist dabei wohl ein völliger Abschluss zu denken; aber auch für die Kiemenepithelien ist eine besondere Beschaffenheit anzunehmen. Frédericq vergleicht sie mit dünnen Kautschukmembranen, die wohl für Gase, aber weder für Wasser noch Salze durchlässig sind. Wenn Loeb also seine *Funduluseier* in reines Chlor-natrium bringt, so wird dieses Salz gar nicht eindringen, da sich die Membranen der Keime nach Herbst wohl ebenso verhalten (im Gegensatz zu den Membranen resp. Epithelien der Echinodermen). Es hat nun Herbst bei ganz jungen Aalen, die vom Meer in den Sarnoffluss hinaufwanderten, also ebenfalls indifferent für den Salzwechsel waren, beobachtet, dass sie in ClNa gebracht, ihre Kiemenepithelien in einzelne Zellen auflösen. Wir hätten somit eine wirklich aktive Wirkung des Na, die durch Ca, wie die früher erwähnten Experimente zeigen, aufheben lässt, da bei Ca-Ausfall die Zellen auseinandergehen. Experimente an anderen Fischeiern stehen noch aus; es gilt also der Satz, dass Na und Ca Antagonisten sind, zunächst nur für die Kiemenepithelien und wahrscheinlich das Blastoderm der Fische. Wie es damit bei den Echinidenkeimen steht, soll noch von Herbst untersucht werden.

Jedenfalls wird man sich vor zu frühen Verallgemeinerungen zu hüten haben; denn es sind ja schon innerhalb der Echinodermen solche Unterschiede für die Rolle der notwendigen Stoffe festgestellt; so z. B. ist bei *Asterias* zum Zusammenhalt der Zellen ausser Ca noch Mg notwendig, bei Echiniden genügt gegenüber der event. lockernden Wirkung des Na das Ca allein. Auch sonst sind gerade durch Herbst so vielfache Unterschiede im einzelnen bekannt geworden, dass man nur höchstens innerhalb eng begrenzter Gruppen des Tierreichs die notwendigen und die vertretbaren Stoffe zusammenstellen darf; auch verschiedene Gewebe und Zellsorten, sowie verschiedene Stadien desselben Tieres verhalten sich in ihrem chemischen Bedürfnis verschieden.

Es soll diese Erkenntnis auch vor allzu kritiklosem Experimentieren hüten, so z. B. davor, an Eiern, die normalerweise überhaupt nichts aus der Umgebung aufnehmen, mit Lösungen herumzuprobieren. Es ist nicht einzusehen, was für die Auffassung des Entwicklungsgangs gewonnen werden soll, wenn man dem Hühnchenkeim durch die angebohrte Eischale Lösungen verschiedener Substanzen zufließen

lässt. Aber auch bei Eiern, die sich im Wasser entwickeln und normalerweise im Stoffaustausch mit ihrer Umgebung stehen, sollen, was in vielen Fällen leider versäumt worden ist, die zu prüfenden Stoffe eine gewisse Beziehung zum normalen Geschehen haben; sonst wird nur eine Giftwirkung ohne klärende Bedeutung für den Entwicklungsgang erzielt. Die experimentelle Richtung würde damit bei den äusseren Faktoren zu einem planlosen Probieren, was sich z. B. eine Seeigellarve alles bieten lässt, oder bei den inneren, bei der Regeneration dessen, was man z. B. bei einem Regenwurm alles abschneiden kann. In solchen Fällen stünde die experimentelle Entwicklungsgeschichte gewiss nicht über der beobachtenden und vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Es wird an ihren eigenen Vertretern liegen, sie durch geeignete Auswahl der Experimente in bezug auf Objekt und Medium in kausaler Erkenntnis über die beschreibende Richtung hinauszuführen.

Sachregister.

A.

Abhängige Differenzierung 13, 99, 153.
Äthereinwirkung 26, 172.
Äquipotentielles System 72, 85.
Alkalinität des Wassers 192.
Alpentiere 176.
Amphibieneier 20, 32 ff., 68, 167.
Amphioxuseier 46.
Anachronismus der Furchungsteilungen 39, 64.
Animale Zellen des Keims 30, 46, 86.
Annelideneier 63.
Arthropodenfurchung 157.
Ascideneier 52, 67.
Ascidien-Regeneration 117.
Atavismus 120.
Atmosphärischer Druck 187.
Atmung, embryonale 185.
Äussere Faktoren 9, 166 ff.
Auflösungstheorie 153.
Autonomie d. Lebensvorgänge 83, 129, 165.

B.

Befruchtung 2, 4, 65, 68.
Bindesubstanz 142.
Blastomeren 22, 25.
Blutkörperchen 134.

C.

Calcium 193.
Centrifugalkraft 170.

Chemotaxis 157.

Chorda 53, 105.

Chlor 192.

Chromatin 75.

Corneabildung 156.

Crinoidenregeneration 107.

Crustaceen-Auge 122.

Ctenophorenei 66.

Ctenophorenfurchung 54.

Cuvier'sche Vergleichsmethode 5, 141, 148.

D.

Descendenztheorie 2, 128.

Dimensionale Hypertrophie 140.

Direkte Entwicklung 19.

Doppelbildungen 32, 35, 50, 93, 94.

Dotterlappen 65.

Dotterverteilung 8, 49, 72, 75, 190.

Druckwirkung 27, 35, 37, 43, 63.

E.

Echinodermeneier 21, 24 ff., 68, 172, 182, 192.

Eidechschwanz 106, 115.

Eifragmente 65.

Eistruktur 11, 64 ff.

Einfluss des Ganzen 75, 113, 125, 127, 130.

Einschränkung der prospektiven Potenz 87, 91.

Elemente, notwendige 192.

Elementarorgan 89, 96, 112.

Elementarprozess 96, 112.
 Energiequelle 183, 188.
 Entwicklungsmechanik 3.
 Entwicklungsphasen 18, 20, 84.
 Entwicklungsphysiologie 3.
 Epigenese 13, 14, 85.
 Epithelien 159, 198.
 Eurytherme Tiere 177.
 Evolution 12, 14, 85.
 Experiment versus Beobachtung 5, 7.
 Exogastrula 183.

F.

Färbung 176.
 Faltenbildung 159, 192.
 Festigkeitslehre 145, 149.
 Fischeier 49, 93, 179, 181, 188.
 Foraminiferenschale 139.
 Forellenembryo-Regeneration 104.
 Formative Reize 15, 152 ff.
 Funktionelles Leben 18, 131, 141.
 Funktionelle Struktur 139.
 Furchungsprozess 17, 23, 73, 84, 165, 187.

G.

Gase 185.
 Gastrulation 18, 159, 182.
 Gefrieren 177.
 Geschlechtsorgane 20, 137.
 Gewebsverjüngung 98, 112.

H.

Halbbildung 25, 33, 52, 55, 63.
 Heteromorphose 113 ff.
 Histologische Spezifität 99, 111.
 Histologische Sonderung 18.
 Höhlentiere 176.
 Hühnchenembryo-Regeneration 115.
 Hypophyse 135.

I.

Idioplasma 12, 75, 81.
 Inaktivitätsatrophie 142.
 Individuelle Variation der Entwicklung
 7, 38.

Innere Sekretion 134, 138.
 Isolierung 24 ff.
 Isotropie des Eies 65.

K.

Kälteruhe 178.
 Kalium 193.
 Kalkbildung 193.
 Kastration 136 ff.
 Keimblätter 18, 89, 97, 106, 112.
 Kernplasmarelation 165.
 Kiemen 133.
 Knochenstruktur 145.
 Kohlensäure 186.
 Korrelation 129 ff.
 Krebsscheere-Regeneration 120.

L.

Larvenleben 19.
 Leber 131.
 Leukocyten und -Regeneration 102.
 Lichtwirkung 174.
 Linse des Auges. Neubildung 107 ff.,
 125, 155 ff.
 Lithiumlarven 10, 158, 191.
 Lunge 133.

M.

Magnesium 195.
 Markierungen am Ei 39, 168.
 Mechanomorphose 140.
 Meduseneier 42, 67, 163.
 Medusen-Regeneration 115.
 Mehrfachbildung bei Regeneration 116,
 125.
 Melanismus 177.
 Mesenchymzellen 91, 158.
 Metaphysisches 113, 165.
 Molluskeneier 61, 65.
 Mosaiktheorie 12, 37.
 Mosaikfurchung 52.
 Muskulaturbeeinflussung 142.
 Myzostomidenei 66.

N.

Nahrung 189.
 Natrium 196.
 Natürliche Zuchtwahl 128.
 Neovitalismus (s. auch Vitalismus) 3.
 Nervensystem und -Regeneration 122, 124.
 Niere 132.

O.

Oberflächenspannung 163.
 Optimum der Temperatur 183.
 Organbildende Keimbezirke 65.
 Organologische Sonderung 18.
 Osmotischer Druck 170, 191.
 Oxygenotaxis 157.

P.

Pankreas 154.
 Parasitenatmung 187.
 Phasen der Entwicklung 18, 20, 84.
 Phylogenie 2, 120.
 Physiologische Regeneration 99.
 Planarien-Regeneration 116.
 Plasmatische Schichtung im Ei 28, 36,
 38, 43, 59, 72, 80.
 Plutenslarve 22.
 Pigmentzellen 157, 176.
 Postgeneration 35.
 Proportionalität 81.
 Prospektive Bedeutung 41, 60, 154, 157.
 Prospektive Potenz 13, 41, 89, 90, 153,
 157.
 Protoplasmamechanik 4, 163.
 Protozoen 165.

Q.

Qualitativ ungleiche Kernteilung 12, 27,
 84, 162.

R.

Regeneration 4, 15, 98 ff.
 Regeneration und Schwerkraft 170.
 Regeneration und Licht 175.
 Regenwurm-Regeneration 101, 124.

Regulationen 5, 23, 42, 98 ff.
 Reiztheorie 15, 140, 152 ff., 166.
 Reptilien-Regeneration 106, 117.
 Reserveidioplasma 81.
 Richtung des Experiments 9, 198.
 Rieseneier (Ascaris) 77.

S.

Salzgehalt 171, 189.
 Sauerstoff 185.
 Schilddrüse 134.
 Schmetterlinge 184, 189.
 Schnürung der Keime 38, 39.
 Schwefel 193.
 Schwerkraft 37, 167 ff.
 Sehnenentwicklung 144.
 Selbstdifferenzierung 12, 84, 99, 153.
 Sexualcharaktere, sekundäre 136.
 Siphonophorensiegel 147.
 Spezieseseigenschaften im Ei 11, 70 ff., 74.
 Spezifische Faktoren der Entwicklung
 15, 23 ff.
 Spezifische Zellgrösse 82.
 Spezifität der Gewebe 99, 111.
 Sphinkteren 142.
 Spongenskelett 148.
 Spongiosa der Knochen 145.
 Starrheit der Plasmanschichtung 36, 59.
 Stenotherme Tiere 177.

T.

Tagesgrade 181.
 Teilungsrichtung der Zellen 164.
 Temperaturwirkung 177 ff.
 Termiten 189.
 Trajektorien der Knochen 146.
 Transplantationsversuche 94.
 Trommelfell 143.
 Trophischer Reiz 140.

U.

Ultimäres Elementarorgan 74, 97.
 Umwandlungsphysiologie 184.

V.

Vegetative Zellen des Keims 30, 46, 86,
182.
Verlagerungsexperimente 24, 26, 32, 37,
43, 48, 58, 63.
Verschmelzungsexperimente 76, 79.
Verwachsungsexperimente 95.
Vitalismus 3, 83, 113, 129, 165.
Vogelsternum 141.
Vorentwicklung des Eies 4, 74.

W.

Wachstum 173.
Wimperung 30, 196.
Wundfläche 125.

Z.

Zellentheorie (Unzulänglichkeit der) 75.
Zellkern 74, 162.
Zellmechanik 4, 163.
Zellteilung 161 ff., 182.
Zerlegungstheorie der Entwicklung 12.
Zwangslage der Eier 168.
Zweckmässigkeit 128.

Berichtigungen.

Seite 75. Zeile 8 von oben lies Samenzelle anstatt Sammelzelle.
Seite 192 lies Caesium anstatt Calsium.

Einführung in die **Physikalische Anatomie.**

Von

Dr. Hermann Triepel,

Privatdocent und Prosektor am anatomischen Institut in Greifswald.

I. Teil: **Allgemeine Elasticitäts- und Festigkeitslehre in
elementarer Darstellung.**

II. Teil: **Die Elasticität und Festigkeit der menschlichen
Gewebe und Organe.**

Mit 23 Figuren im Text und 3 lithographierten Tafeln.

— Preis Mk. 6.— —

Der durch zahlreiche sorgfältige Arbeiten schon bekannte Verfasser, ein Schüler Bonnet's, behandelt hier die Elasticität und Festigkeit der menschlichen Gewebe und Organe. Eine elementare Darstellung der allgemeinen Elasticitäts- und Festigkeitslehre ist vorangestellt. Für den Chirurgen sind solche Studien von hohem Werth, und es sind auch von chirurgischer Seite schon Einzelstudien auf diesem Gebiete gemacht, welche vom Verfasser zum Theil herangezogen werden; andere z. B. die Studien Stubenrauch's in München über die Harnblase, sind nicht berücksichtigt, wie denn auch die den Chirurgen interessirende physikalische Beschaffenheit der Leber, Milz, Niere, Lunge u. s. w. unbesprochen blieb. Natürlich nehmen die Extremitätengewebe, Knochen, Knorpel, Muskeln, Sehnen, Bindegewebe den Haupttheil der Arbeit ein. Es ist als Verdienst dem Verfasser anzurechnen, dass er mit seinem Buch eine klare und sichere Grundlage für weitere und speciellere Arbeiten geschaffen hat.

Helferich i. d. Zeitschrift f. Chirurgie.

Vorlesungen über **Allgemeine Embryologie**

von

Dr. R. S. Bergh,

Dozent der Histologie und Embryologie an der Universität Kopenhagen.

Mit 126 Figuren im Text. Preis M. 7.—.

. . . In seiner Art ausgezeichnet und eine Fundgrube für allerlei interessante Daten aus der allgemeinen Entwicklung der Wirbelthiere und der Wirbellosen, welche man sonst aus der Litteratur mühsam zusammensuchen muss, ist vorliegendes Werk. Die Anordnung des Stoffes ist die durch den Gang der Entwicklung gegebene: Befruchtung, Furchung, Keimblätter u. s. w. In allen diesen Abschnitten, sowie in den folgenden über die experimentellen Untersuchungen hinsichtlich der Bedeutung der ersten Furchungszellen, in den Abschnitten über Resorption und Regeneration und über die Beziehung der Embryologie zur Descendenzlehre ist das Für und Wider sorgfältig erwogen. Den Schluss des Buches bildet ein kurzer Abriss der Geschichte der Embryologie und Anleitungen zu einigen Beobachtungen und Versuchen embryologische Gegenstände betreffend.

Alles in Allem sind hie „Vorlesungen“ von Bergh eine werthvolle Bereicherung unserer Lehrmittel.

Berliner klin. Wochenschrift.

Verlag von J. F. BERGMANN in Wiesbaden.

Vorlesungen
über die
Pathologische Anatomie des Rückenmarks.

Unter Mitwirkung

von

Dr. Siegfried Sacki, Nervenarzt in München.

Herausgegeben

von

Dr. Hans Schmaus,

A. O. Professor und I. Assistent am pathol. Institut in München.

Mit 187 theilweise farbigen Textabbildungen.

Preis: Mk. 16.—.

... Die Vorlesungen von Schmaus über die pathologische Anatomie des Rückenmarkes sind das erste und einzige jetzt existierende Werk, in welchem die verschiedenen Krankheiten dieses Organs auf Grund streng anatomischer Forschung in zusammenhängender Form bearbeitet sind....

... Die zahlreichen, nach Originalpräparaten des Verfassers hergestellten vortrefflichen Abbildungen tragen wesentlich zum leichteren Verständniss des überaus klar und anregend geschriebenen Textes bei....

... Schmaus, welcher gerade in der Erforschung der pathologischen Anatomie des Nervensystems schon Hervorragendes geleistet hat, hat sich durch die Herausgabe des vorliegenden Werkes ein grosses Verdienst und damit gewiss auch den Dank nicht nur aller Fachgenossen, sondern auch der Kliniker und Aerzte erworben; denn thatsächlich wird durch das ausgezeichnete Werk eine empfindliche Lücke in der medizinischen Litteratur endlich ausgefüllt.

Professor Hauser i. d. Münchener med. Wochenschrift.

Grundriss der Kinderheilkunde

mit

besonderer Berücksichtigung der Diätetik

von

Dr. med. Otto Hauser,

Spezialarzt für Kinderkrankheiten in Berlin.

Zweite gänzlich ungearbeitete Auflage. — Mk. 8.—.

Verlag von J. F. BERGMANN in Wiesbaden.

Grundriss
der
chirurgisch-topographischen Anatomie

mit Einschluss der
Untersuchungen am Lebenden.

Von
Dr. Otto Hildebrand.
ord. Professor der Chirurgie an der Universität Basel.

Mit einem Vorwort von
Dr. Franz König,
ord. Professor der Chirurgie, Geh. Med.-Rath, Direktor der Chirurg. Klinik in Berlin.

Zweite gänzlich umgearbeitete Auflage.

Mit 98 theilweise mehrfarbigen Abbildungen im Texte.

Preis Mk. 7.—, geb. Mk. 8.—.

Kursus
der
Pathologischen Histologie

mit einem
Mikroskopischen Atlas
von 28 Lichtdruck- und 8 farbigen Tafeln.

Von
Professor **Dr. L. Aschoff** und Professor **Dr. H. Gaylord**
in Marburg in Buffalo.

Preis geb. Mk. 18.—.

Klinischer Leitfaden
der
Augenheilkunde

von
Geh. Rat Dr. Julius v. Michel.
o. ö. Professor der Augenheilkunde an der Universität Berlin.

— **Dritte umgearbeitete und vermehrte Auflage.** —

Gebunden Mk. 8.60.

Es giebt grosse, mittlere, kleine und kleinste Lehrbücher. Die ersten sind zu kostbar und zu umfangreich für den Studirenden, sowie für den praktischen Arzt, die letzten sind unbrauchbar für jeden Zweck, ausser dem Einpauken, die zweiten und dritten liefern für die Mehrzahl der angehenden Aerzte den Quell der Belehrung. **Michel's Lehrbuch** gehört zu den **besten und neuesten.**

Centralblatt für praktische Augenheilkunde.

Verlag von J. F. BERGMANN in Wiesbaden.

Grundriss
der
pathologischen Anatomie.

Von
Dr. Hans Schmaus,
Professor an der Universität München.

Sechste vermehrte Auflage.

— Mit 270 theilweise farbigen Abbildungen. —
Preis Mk. 13.—. Gebunden Mk. 15.—.

. . . . Der Inhalt zeigt in der That bei aller Kürze und doch angenehmen Darstellung eine ausreichende Vollständigkeit. . . . Die zahlreichen Illustrationen sind meist nach Originalzeichnungen sauber und schön wiedergegeben und werden dem Anfänger das Verständniß ausserordentlich erleichtern.

Das Werk kann also dem jungen Mediciner in jeder Beziehung auf's Angelegentlichste empfohlen werden. Es ist ein sehr glücklicher Mittelweg von dem Verfasser geliefert worden zwischen den umfangreichen Lehrbüchern und den meist nichts weiter als Definitionen enthaltenden Compendien.
Berl. klin. Wochenschrift.

Taschenbuch
der
Medicinisch-Klinischen Diagnostik.

Von
Dr. Otto Seifert, und **Dr. Friedr. Müller,**
Professor in Würzburg Professor in München.

Zehnte gänzlich umgearbeitete Auflage.

Mit Abbildungen. In englischem Einband. Preis Mk. 4.—.

Von dem bekannten und mit Recht weit verbreiteten Taschenbuche ist die neue, zehnte Auflage erschienen. Ref. schätzt dies Büchelchen seit langer Zeit als eines der besten seiner Art und kann auch die neue, „gründlich umgearbeitete Auflage“ mit gutem Gewissen jedem Praktiker warm empfehlen.

Stadelmann-Berlin in der Deutschen Aerzte-Zeitung.

Soeben erschienen:

Grundriss
zum Studium
der
GEBURTSHÜLFE

in
achtundzwanzig Vorlesungen und fünfhundertfünfundsiebenzig bildlichen Darstellungen.

Von
Dr. Ernst Bumm,
Professor und Direktor der Universitäts-Frauenklinik in Halle a. S.

Zweite vermehrte Auflage.

— Gebunden Preis Mark 14.60. —

Blätterumkehrung

in

E i d e r N a g e t h i e r e.

Von **Dr. Emil Selenka**, Professor in München.

Mit 6 Tafeln. — Preis: Mk. 15.—.

Das Opossum (Didelphys virginiana).

Von **Dr. Emil Selenka**, Professor in München.

Mit 14 Tafeln. — Preis: Mk. 40.—.

**Beutelfuchs und Känguruhratte. Kantjil
Affen Ostindiens. Kalong.**

Von **Dr. Emil Selenka**, Professor in München.

Mit 12 Tafeln. — Preis: Mk. 42.—.

**Auge und Integument der Diadematiden.
Ueber zwei parasitische Schnecken.**

Von

Dr. Paul Sarasin und **Dr. Fritz Sarasin**.

Mit 5 Tafeln. — Preis: Mk. 14.—.

**Entwicklungsgeschichte der Helix Waltoni.
Knospenbildung bei Linckia Multifora.**

Von

Dr. Paul Sarasin und **Dr. Fritz Sarasin**.

Mit 4 Tafeln. — Preis: Mk. 14.—.

**Anatomie der Echinothuriden
und der**

Phylogenie der Echinodermen.

Von

Dr. Paul Sarasin und **Dr. Fritz Sarasin**.

Mit 8 Tafeln. — Preis: Mk. 18.—.

Entwicklungsgeschichte

und

**Anatomie der ceylon. Blindwühle.
Ichtyophis glutinosus.**

Von

Dr. Paul Sarasin und **Dr. Fritz Sarasin**.

Mit 24 Tafeln. — Preis: Mk. 60.—.

Grundzüge der Allgemeinen Anatomie

zur Vorbereitung auf das Studium der Medizin nach
biologischen Gesichtspunkten

bearbeitet von

Professor Dr. **Fr. Reinke**,

Prosektor am Anatomischen Institut in Rostock.

— Mit 64 Abbildungen. —

Preis: Mk. 7.60.

Es ist dankenswerth und sehr zu begrüßen, dass die kausalen Forschungen und Betrachtungen, die in den verbreiteten deskriptiven Lehrbüchern meist übergangen werden, hier im allgemeinen klar und richtig dem wissenschaftlichen Publikum dargeboten werden. **Biologisches Centralblatt.**

Jedem, der sich für die modernen biologischen Probleme interessiert, sei die Lektüre des klar und ansprechend geschriebenen Buches empfohlen, welches ausser anderem auch den Vorzug hat, nicht sehr theuer zu sein.

Anatomischer Anzeiger.

Die Leitungsbahnen des Gehirns und des Rückenmarks,

nebst

vollständiger Darlegung des Verlaufes und der Verzweigung
der Hirn- und Rückenmarksnerven

von

Dr. Rudolf Glaessner, Prag.

— Mit 7 farbigen Tafeln. —

Mk. 3.—

Das vorliegende Werkchen soll den Studirenden der Medizin in das Verständniss des so complicirten Gebietes der Leitungsbahnen des menschlichen Gehirns einführen. Der Verfasser hat den Gedankengang festgehalten bei der Schilderung der Verlaufsrichtung der Hirnbahnen ihre Funktionsrichtung als die einzig massgebende zu beschreiben. Im I. Theil werden die Markfasersysteme des Gehirnes und des Rückenmarkes, das Kleinhirn und der Verlauf der Bahnen abgehandelt. Der II. Theil bespricht die Nerventopographie nach Systemen geordnet. Am Schluss des Werkes finden sich 7 farbige Tafeln, welche in schematischer Weise die Fasersysteme und den Verlauf der Bahnen illustriren, respektive der topographischen Orientirung dienen. **Die schwierige Aufgabe, die sich der Verfasser gestellt hat, hat er in vortrefflichster Weise gelöst, indem die Klarheit seiner Darstellung und die übersichtliche Art der Anordnung ein leichtes Erfassen dieser so schwierigen Verhältnisse ermöglichen.** Die Ausstattung des Buches ist eine vortreffliche.

Wiener klin. Rundschau.

Die
Morphologie der Placenta
bei Nagern und Raubthieren.

(Embryologische Untersuchungen Heft III).

Von

Dr. A. Fleischmann,
a. o. Professor der Zoologie in Erlangen.

Mit 5 Tafeln. — Preis Mk. 22.—.

Untersuchungen über einheimische Raubthiere.

(Embryologische Untersuchungen Heft I).

Von

Dr. A. Fleischmann,
a. o. Professor der Zoologie in Erlangen.

Mit 5 Tafeln in Farbendruck. — Preis Mk. 21.—.

Die
Stammesgeschichte der Nagethiere.
Die Umkehr der Keimblätter.

(Embryologische Untersuchungen Heft II).

Von

Dr. A. Fleischmann,
a. o. Professor der Zoologie in Erlangen.

Mit 3 Tafeln in Farbendruck. — Preis Mk. 20.—.

Keimblätter
und
Primitivorgane der Maus.

Von

Dr. Emil Selenka,
Professor in München.

Mit 4 Tafeln. — Preis Mk. 12.—.

Keimblätter der Echinodermen.

Von

Dr. Emil Selenka,
Professor in München.

Mit 6 Tafeln. — Preis Mk. 15.—.