

## Über die Polarität des Seeigel-Eies<sup>1)</sup>.

(Vorgetragen in der Sitzung vom 25. Oktober 1900.)

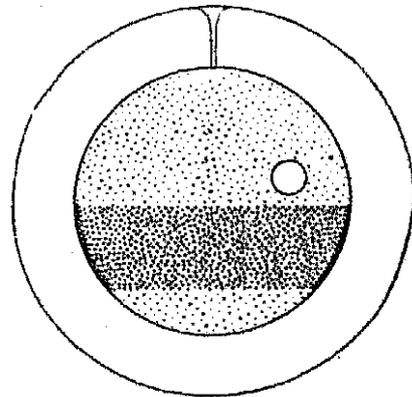
Von

Th. Boveri.

Als ich bei Gelegenheit anderer Untersuchungen die Eier des *Strongylocentrotus lividus* genauer betrachtete, fiel mir auf, dass das unter der Eioberfläche abgelagerte gelbrote Pigment, welches grösseren Massen von Eiern und auch den Ovarien die tief rote Färbung verleiht, nicht gleichmässig in der Eirinde verteilt ist, sondern zu einem Ring angeordnet (Fig. 1), dessen weiter Rand nahezu mit einem grössten Kreis des Eies zusammenfällt, dessen enger Rand eine ungefärbte Protoplasmakappe hervortreten lässt, deren Volumen etwa  $\frac{1}{20}$  von dem des Eies beträgt.

Die Verfolgung der Entwicklung zeigte, dass die durch den Pigmentring bedingte Eiachse mit der Achse des sich furchenden Keimes und mit der Achse der *Gastrula* zusammenfällt. Da die hierdurch gegebene Möglichkeit, die Larvenpolarität auf eine sichtbare Polarität des Eies zurückzuführen, für eine Reihe entwicklungsphysio-

Fig. 1.



<sup>1)</sup> Die hier kurz mitgeteilten Untersuchungen wurden ausgeführt mit Unterstützung von Seiten der kgl. Preuss. Akademie der Wissenschaften. Ich spreche dafür an dieser Stelle meinen ergebensten Dank aus. In gleicher Weise bin ich der Verwaltung der russischen zoologischen Station in Villefranche, besonders Herrn Dr. v. Davidoff, für die während meines dortigen Aufenthaltes im März und April 1900 genossene Gastfreundschaft und Förderung bei meinen Arbeiten zu lebhaftem Dank verpflichtet.

logischer Fragen und Versuche an dem bisher als für unser Auge gleichartig geltenden Seeigel-Ei<sup>1)</sup> von grosser Wichtigkeit ist, beschloss ich, den Verhältnissen soweit als möglich nachzugehen. Leider gestattete die mir noch übrig gebliebene kurze Zeit von dem Vielen, das hier zu thun gewesen wäre, nur Weniges auszuführen; auch dieses Wenige hätte ich nicht zu Stande bringen können ohne die beständige sachkundige Mitarbeit meiner lieben Frau.

Fig. 1 lehrt, dass der Eikern der durch den Pigmentring bedingten Polarität nicht folgt und eine Vergleichung vieler Eier ergiebt, dass er ganz beliebig zu derselben orientiert sein kann. Der Durchmesser, der durch seine stets vorhandene Excentricität bestimmt wird, bedeutet sonach keine Eiachse<sup>2)</sup>. Dagegen prägt sich die durch die Pigmentierung bezeichnete Polarität noch in einer anderen Eigentümlichkeit des Eies aus. Bringt man nämlich Echiniden-Eier in Seewasser, das mit Tusche versetzt ist, so erscheint um jedes Ei ein breiter lichter Hof; es ist dies die für gewöhnlich unsichtbare Gallerthülle, in welche die Tusche nicht eindringt. Ich fand nun, dass an jedem Ei ein dünner, annähernd cylindrischer Tuschestreifen bis an die Eioberfläche heranreicht, dass also die Gallerthülle in radiärer Richtung von einem Kanal durchsetzt ist. Dieser Kanal trifft ausnahmslos auf die Mitte der unpigmentierten Eihälfte (Fig. 1). Sein Vorhandensein ist deshalb von Wert, weil es gestattet, die erkannte Polarität des reifen Eies auf die des Ovarialeies (der Ovocyte I. Ordnung) zurückzuführen. Hier besteht unser Ring noch nicht, das Pigment ist ganz gleichmässig in der Rinde verteilt; nur die Excentricität und Form des Keimbläschens ermöglicht die Konstruktion einer „Achse“. Die Frage ist, ob diese Achse mit dem später durch die Excentricität des Eikerns ausgezeichneten Durchmesser oder mit unserer durch den Ring bestimmten Achse zusammentrifft. Der Gallertkanal giebt die Antwort; er, schon an der Ovocyte nachweisbar, trifft stets auf den Punkt, dem

1) Zu meiner Überraschung fand ich nachträglich, dass *Selenka* (17) schon 1883 die charakteristische Pigmentierung des *Strongylocentrotus*-Eies beschrieben hat, ja dass seine immer wieder citierte, sich freilich nun als irrtümlich herausstellende Angabe, der Mikromerenpol des Seeigel-Eies sei der animale, gerade auf dieses Merkmal gestützt war (pag. 36). Eine genauere Besprechung seiner Angaben wie der späteren in Betracht kommenden Litteratur verschiebe ich auf die ausführliche Arbeit.

2) Sollte das Ei eine Symmetrie-Ebene besitzen, so wäre es denkbar, dass sich der Eikern stets in ihr aufhält.

das Keimbläschen am nächsten liegt (Fig. 2). Häufig ragt ein kleiner Protoplasmahöcker (*Selenkas* Dotterhügel) in den Kanal hinein. Es giebt also schon in der Ovocyte I. Ordnung eine feste, mit der des Eies übereinstimmende Polarität, die die Stellung des Keimbläschens bestimmt.

Durch das ganze Tierreich bezeichnet man denjenigen Pol der Ovocyte, dem das Keimbläschen angenähert ist, als den animalen; wenden wir diese Bezeichnung für *Strongylocentrotus* an, so haben wir auf Grund unserer Feststellung auch den späteren Eipol, der der unpigmentierten Hemisphäre angehört, als animalen Pol zu bezeichnen, eine Benennung, die sich, wie gleich gezeigt werden wird, durch die Schicksale der verschiedenen Eiregionen rechtfertigt.

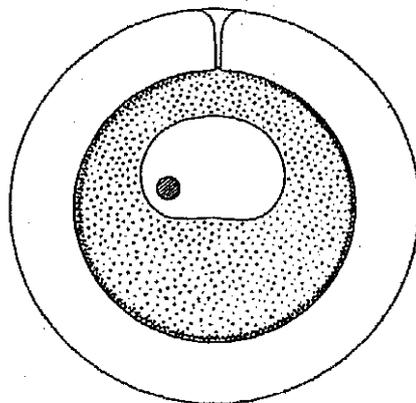
Die Richtungskörper werden genau am animalen Pol gebildet und treten fast stets in den zu dieser Zeit sich erweiternden Gallertkanal hinein und durch diesen nach aussen. Noch in Eiern mit jungem Eikern fand ich das Pigment diffus in der Rinde verteilt; erst jetzt erfolgt die Umordnung, die man im strengen Sinn des Wortes als „Eireifung“ bezeichnen könnte. Der Eikern wandert dabei, immer unter Beibehaltung einer gewissen Excentricität, an einen beliebigen Punkt.

Über die Entstehung des Gallertkanals stehen mir keine direkten Beobachtungen zur Verfügung. *Selenka* (16) hat gefunden, dass die Ovocyten auf gewissen Stadien mit einer Art von Stiel der Ovarialwand aufgepflanzt sind, eine Beobachtung, die ich bestätigen kann. Ein solcher Zustand kommt auch bei anderen Tieren vor, und wir kennen Fälle von Mollusken-Eiern, wo die gleiche Anordnung zu einer mit unserem Gallertkanal völlig übereinstimmenden *Micropyle*<sup>1)</sup> führt, indem sich der Protoplasmastiel aus der schon vorher gebildeten Hülle zurückzieht. Es kann kaum zweifelhaft sein, dass der Kanal am Seeigel-Ei<sup>2)</sup> in der gleichen Weise entsteht. Trifft dies zu, so

1) Auch der Gallertkanal des Seeigel-Eies ist eine, freilich unnötige *Micropyle*. Ein frühzeitig an seine äussere Öffnung gelangendes Spermatozoon dringt hier fast momentan bis an die Eioberfläche vor und führt die Befruchtung aus, ehe die Nebenbuhler sich sehr weit in die Gallerthülle hineingearbeitet haben.

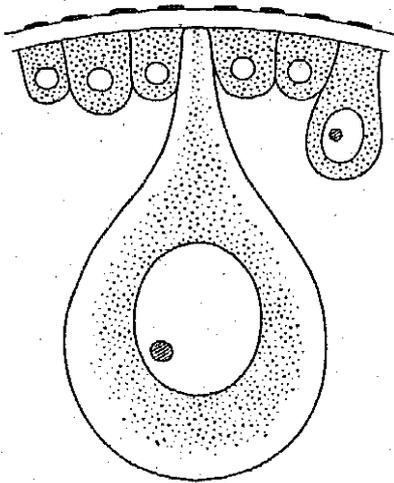
2) Ich konstatierte den Kanal auch bei *Sphaerechinus* und *Arbacia*.

Fig. 2.



können wir über die Entstehung der Polarität des Eies folgendes aussagen. Dieselbe ist identisch mit der Polarität der einzelnen Zellen des Keimepithels, der Art, dass die der Stützlamelle der Ovarialwand aufsitzende Seite der jungen Ovocyten dem animalen, die ins Lumen gerichtete Seite dem vegetativen Pol entspricht (Fig. 3)<sup>1)</sup>. Diese primitive Polarität prägt sich in der reifen, losgelösten Ovocyte für unser Auge aus in der Form und Lage des Keimbläschens, in manchen Fällen auch in dem oben erwähnten Dotterhügel, der in den Gallertkanal hineinragt, später in dem Entstehungsort der Richtungskörper. Sie geht auf das Ei über, beeinflusst aber hier nicht mehr die Lage des Kerns. Sichtbar wird sie jetzt durch die Ausbildung des Pigmentringes, einen Vorgang, der darauf schliessen lässt, dass sich gleichzeitig tiefer greifende Umgestaltungen im Protoplasma abspielen.

Fig. 3.



Sie geht auf das Ei über, beeinflusst aber hier nicht mehr die Lage des Kerns. Sichtbar wird sie jetzt durch die Ausbildung des Pigmentringes, einen Vorgang, der darauf schliessen lässt, dass sich gleichzeitig tiefer greifende Umgestaltungen im Protoplasma abspielen.

Der erste Furchungskern wird in seiner Endstellung wieder durch die Polarität des Plasmakörpers bestimmt<sup>2)</sup>. Er liegt genau in der Eiachse, ein wenig gegen den animalen Pol verschoben. Die Verbindungslinie der beiden Centrosomen, die an den beiden Enden des längsellipsoiden Kerns liegen, steht senkrecht auf der Eiachse, sie fällt also in eine Ebene, die mit dem breiten Rande unseres Ringes parallel läuft. Ich nenne sie die karyokinetische Ebene des Eies. Auch die vier oder sechs Centren bei Di- und Trispermie fand ich in mehreren Fällen sämtlich annähernd in dieser Ebene angeordnet.

Aus dem Gesagten folgt unmittelbar, dass einer jeden der beiden primären Furchungszellen ( $1/2$  Blastomeren) die Hälfte des Pigment-

1) Sollte sich die Polarität der Zellen des Keimepithels bis auf diejenige der Blastulazellen zurückführen lassen, so würde der animale Pol des Eies der nach innen gerichteten Seite der Blastulazellen entsprechen.

2) Da die bestimmte Einstellung der Kernteilungsfiguren ohne Zweifel auf einer Beziehung zwischen der Zellsubstanz und den Centrosomen beruht, so liegt es nahe, auch bei der Einstellung oder Nichteinstellung ruhender Kerne an die An- oder Abwesenheit eines dem Kern angefügten Centrosoms zu denken. In dieser Beziehung ist es bemerkenswert, dass wir sowohl am Keimbläschen wie am I. Furchungskern extranukleäre Centrosomen vorfinden, der Eikern aber eines solchen entbehrt und nur ein intranukleäres, für gewöhnlich latentes Cytocentrum besitzt (vgl. Boveri 4, Kap. VII b).

ringes zufällt; jede  $\frac{1}{4}$  Blastomere erhält von ihm ein Viertel. Die erste und zweite Furche schneiden stets zuerst am animalen Pol ein. Die äquatoriale Furche erfolgt so, dass in die vier animalen Zellen ein schmaler Bereich des breiten Ringrandes übergeht; der übrige, weitaus überwiegende Teil des Pigmentringes gelangt zu gleichen Teilen in die vier vegetativen Zellen, deren jede an ihrem vegetativen Pol eine kleine unpigmentierte Kappe — ein Viertel derjenigen des Eies — besitzt. An diesen Zustand knüpft nun die Mikromeren-Bildung an. Während die vier animalen Zellen durch meridionale Furchen in einen Kranz von acht Zellen zerfallen, teilen sich die vier vegetativen so, dass die pigmentlose Kappe zu einer sehr kleinen Tochterzelle (Mikromere) wird, der grosse pigmentierte Bereich zu einer grossen.

Das charakteristische 16 Zellen-Stadium besteht sonach vom animalen zum vegetativen Pol aus 1. einem Kranz von acht mittelgrossen Zellen (Mesomeren), die an ihrem äquatorialen Rand Spuren von Pigment enthalten, 2. einem Kranz von vier grossen, an ihrer ganzen äusseren Fläche pigmentierten Zellen (Makromeren), 3. einem Kranz von vier kleinen, völlig pigmentlosen Zellen (Mikromeren). Es ist für unsere Betrachtungen unnötig, den Furchungsverlauf weiter zu verfolgen. Bekanntlich geht die anfänglich durch die kleineren Zellen des Mikromerenpoles sich ausprägende Polarität an der fertigen Blastula völlig verloren; die Blastula zeigt weder in der Form noch in der Zellengrösse eine Spur von Polarität. Wohl aber ist die Polarität auch jetzt noch an dem Pigmentring erkennbar, der die Blastula ganz ebenso umzieht, wie er das Ei umzogen hat, zwar verschwommener, aber doch vollkommen deutlich. Hierdurch sind wir in die Lage versetzt, mit voller Sicherheit zu entscheiden, ob und wie die in den folgenden Entwicklungsvorgängen in die Erscheinung tretende Larvenpolarität auf die der Furchung und des Eies zurückzuführen ist. Die an meinen Larven schon vor der Mesenchymbildung durch die Streckung der Blastula unterscheidbare Achse fällt mit unserer Eiachse zusammen; das primäre Mesenchym entsteht an unserem vegetativen Pol, indem anscheinend alle hier gelegenen pigmentlosen Zellen und zwar nur solche in die Furchungshöhle eintreten. Ist das primäre Mesenchym gebildet, so schliesst die Pigmentierung am vegetativen Pol zusammen, der ganze pigmentierte Teil der Blastulawand wird als Urdarm eingestülpt, so dass der Urmund ziemlich genau mit unserem breiten Ringrand zusammenfällt. Die grosse unpigmentierte Hälfte der Blastulawand wird zum Ektoblast.

Hieraus ergibt sich, dass die schon im reifen Ei unterscheidbaren drei Zonen den drei Primitivorganen der Larve entsprechen: die vegetative unpigmentierte Kappe liefert das primäre Mesenchym und also auch das Larvenskelett, die pigmentierte Zone bildet den Darm und seine Derivate, die unpigmentierte animale Hälfte des Eies liefert den Ektoblast und seine Differenzierungen. Annähernd entspricht auch jeder der drei Zellenkränze des 16 Zellen-Stadiums einem der drei Primitivorgane, aber nicht vollkommen, worauf ich unten zurückkomme.

Der im Vorstehenden gelieferte Nachweis einer die normale Entwicklung beherrschenden Polarität des Keimes und die durch die unmittelbare Sichtbarkeit dieser Polarität gegebene Möglichkeit, jedes Stadium eines bestimmten lebenden Keimes, seiner Orientierung nach, auf die vorhergehenden und nachfolgenden zu beziehen, wird für die kausale Erforschung aller derjenigen ontogenetischen Vorgänge von Bedeutung sein, bei denen eine Abhängigkeit von einer Polarität des Keimes im allgemeinen oder von der erkannten plasmatischen Differenzierung im besonderen in Frage kommt. Hierüber sei hier folgendes gesagt:

1. Bezüglich der Formstörungen, der Streckungen und Abplattungen, wie sie durch Schütteln oder Pressen der Eier hervorgerufen werden, gestatten die *Strongylocentrotus*-Eier mit ihrem Pigmentring ein gewisses Urteil darüber, ob und inwieweit durch diese Insulte die relative Lagerung der Eiteilchen beeinflusst wird. Das Ergebnis ist, dass Streckungen und Pressungen, wie sie für gewöhnlich in Betracht kommen, den Pigmentring intakt lassen, nur seine Dimensionen ändern. Streckt sich ein Ei in der Richtung der Achse, so wird der Ring mit der notwendigen Verengung entsprechend breiter, wird das Ei senkrecht zur Achse gestreckt, so wird der Ring weiter und schmaler. Wir dürfen daraus wohl schliessen, dass auch im Innern des Eies keine erheblichen Verlagerungen der Teilchen stattfinden. Ein gestrecktes Ei verhält sich zu einem kugeligen ähnlich wie eine ausgedehnte Hydra zu einer zusammengezogenen. — Bei stärkerem Schütteln, wie es behufs Isolierung der Blastomeren nötig ist, kann das Pigment seine Anordnung verlieren; sicher werden dabei auch Verlagerungen im Innern anzunehmen sein.

Die bekannte schädigende Wirkung des starken Schüttelns dürfte hiermit in Zusammenhang stehen.

2. Der Pigmentring setzt uns in den Stand, mit voller Sicherheit zu bestimmen, was bisher nur indirekt oder auch gar nicht bestimmbar war, in welcher Richtung wir ein Ei strecken oder pressen und welchem Teil des Eies (oder der Blastula) ein gewonnenes Fragment entstammt. In letzterer Hinsicht ist eine besonders genaue Bestimmung in der Weise möglich, dass man Eier, die durch das Schütteln zunächst nicht zerteilt, sondern nur sehr stark eingeschnürt sind, durch Erschütterung vermittelst der Pipette zum Zerreißen bringt<sup>1)</sup>.

3. Die Möglichkeit, im deformierten Ei die Achse zu bestimmen, ergab mir Aufschlüsse über die gerade am Seeigel-Ei mehrfach erörterte Frage, welche Faktoren die Stellung der Teilungsfigur bestimmen. Nach *Zieglers* (22, 23) Angaben soll das Seeigel-Ei genau der *Hertwigschen* Regel folgen. Dies ist jedoch, wenigstens für das *Strongylocentrotus*-Ei nicht ganz richtig. Mit dem in der *Hertwigschen* Regel ausgedrückten mechanischen Faktor konkurriert ein zweiter, der in der Eistruktur begründet ist. Schon in der Thatsache, dass sich im kugeligen Ei trotz gleichmässiger Dotterverteilung die Spindel immer in die „karyokinetische Ebene“ einstellt, spricht sich dies aus. Wird nun durch Streckung des Eies eine Dimension vor den anderen bevorzugt, so sind zwei Fälle denkbar: entweder die längste Dimension fällt in die karyokinetische Ebene oder sie bildet mit ihr einen Winkel. Im ersteren Falle besteht zwischen den beiden Faktoren kein Widerstreit; die Spindel stellt sich zugleich in die karyokinetische Ebene und in den längsten Durchmesser. Im zweiten Fall dagegen haben wir einen Konflikt, in welchem bei kleineren Winkeln stets und dauernd die Eistruktur siegt. Aber auch in mehreren Eiern, die in der Richtung der Achse so stark gestreckt waren, dass sich der lange Durchmesser zu einem kurzen wie 2:1 verhielt, habe ich die Spindelachse zunächst fast genau in der karyokinetischen Ebene gefunden. Kurz vor der Teilung allerdings trat dann hier eine Drehung ein, so dass die Spindelachse schliesslich zu beiden in Betracht kommenden Richtungen einen Winkel von  $45^{\circ}$  bildete, was man als Einstellung in die Resultante bezeichnen kann. — Ganz entsprechende Ergebnisse lieferte die Pressung der Eier.

<sup>1)</sup> Auf diese Weise würden sich auch die Schicksale zweier zusammengehöriger Fragmente verfolgen lassen.

Mit diesen Thatsachen steht eine andere im engsten Zusammenhang, die man an Eifragmenten beobachtet, die nur einen Teil der normalen Zonen besitzen, sowie an  $\frac{1}{2}$  Blastomeren ähnlicher Beschaffenheit, entstanden durch abnorme Verteilung der drei Zonen auf die beiden Blastomeren, wie sie z. B. in dem eben erwähnten Fall des in der Achsenrichtung gestreckten Eies mit schief gestellter Spindel eintritt. Das Centrosoma in derartigen Zellen und mit ihm der Kern (erster Furchungskern oder Blastomerenkern) liegt auch hier in der karyokinetischen Ebene und also unter Umständen sehr stark excentrisch. Das Streben der Centrosomen nach dieser bestimmten Zone macht sich sogar in Fragmenten geltend, denen die karyokinetische Ebene vollständig fehlt, indem hier die Teilungsfigur unter Umständen sehr weit in der Richtung, wo diese Ebene liegen sollte, verschoben ist. — Wir werden aus dieser Erscheinung schliessen dürfen, dass auch in anderen Zellen, in denen wir das Centrosom stets in einer bestimmten Region antreffen, eine plasmatische Differenz hierfür massgebend ist.

Die Bindung der Centrosomen an eine bestimmte Ebene hört auf nach der zweiten Furche. Die vier Spindeln der  $\frac{1}{4}$  Blastomeren stehen bekanntlich auf der Ebene, in der die des Eies und der  $\frac{1}{2}$  Blastomeren lagen, senkrecht. Dies kann nach dem oben Gesagten nicht ohne weiteres durch die *Hertwigsche* Regel erklärt werden; denn in einem Ei, das in der gleichen Richtung noch stärker gestreckt ist als die  $\frac{1}{4}$  Blastomere, steht die Spindel nicht so. Wir müssen also annehmen, dass im Vierzellenstadium entweder eine Differenz zwischen den beiden Centrosomen besteht, oder dass Plasmaverschiebungen oder lokale Änderungen der Plasmabeschaffenheit stattfinden, welche die Bindung der Spindel an die ursprüngliche karyokinetische Ebene aufheben. Für eine solche Annahme spricht auch die von *Driesch* (5) festgestellte Thatsache, dass im dispersem befruchteten Ei die äquatoriale Furche bei dem von *Driesch* als „normal“ bezeichneten Entwicklungsmodus erst auf dem Achtzellenstadium eintritt, auch hier erst, nachdem zwei Teilungsschritte vorhergegangen sind, während man sie nach der *Hertwigschen* Regel auf das durch simultane Vierteilung des Eies gebildete vierzellige Stadium folgend erwarten sollte.

Es ist nun noch hinzuzufügen, dass die Wirkung der Plasmastruktur auf die Centrosomen-Stellung nicht in allen Eiern gleich stark ist. Ich habe Fälle beobachtet, wo die Spindel in Eiern, die in der Richtung der Achse gestreckt waren, genau der *Hertwigschen* Regel

folgend, auf der karyokinetischen Ebene senkrecht stand. Ich habe Grund zu der Annahme, dass es sich hier um etwas geschwächte, vielleicht überreife Eier handelt, wenn sie auch zu völlig normaler Entwicklung befähigt sind.

4. In Eiern dieser letzteren Art, wo dann die erste Furche das Ei in eine animale und eine vegetative Zelle (wie normalerweise bei der Nematoden-Entwicklung) zerlegt, ist der Furchungstypus in sehr auffallender Weise verändert, ähnlich wie dies *Driesch* (6) für gepresste Eier festgestellt hat. Hierüber soll die ausführliche Arbeit Genaueres an der Hand von Abbildungen bringen; einstweilen sei nur bemerkt, dass speziell die Mikromerenbildung ganz unterdrückt sein kann, obgleich die vegetative Polkappe aufs deutlichste ausgeprägt ist, und dass in manchen Fällen nun an der Grenze der animalen und vegetativen Hälfte einige kleine Zellen — abnorme Mikromeren — auftreten. Auch hierzu dürften in einigen der *Driesch*-schen Pressungsversuche Analogien vorliegen. Aus allen diesen Zuständen können normale Larven hervorgehen.

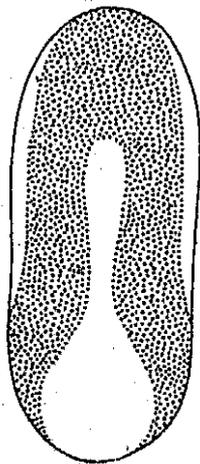
5. Eine der wichtigsten Fragen, deren Beantwortung durch den Pigmentring möglich wird, ist die, ob die Larvenpolarität notwendig an die in dem Ring sichtbar werdende Polarität geknüpft ist, oder ob hier nur eine Prädilektionsrichtung besteht, die durch gewisse Faktoren zu Gunsten anderer Richtungen unterdrückt werden kann. Hier fragt es sich vor allem, ob eine dem Ei durch Streckung oder Pressung aufgezwungene geometrische Achse, die mit unserer Strukturachse einen Winkel bildet, ihr gegenüber in Betracht kommt. Sowohl die Streckungs- wie die Pressungsversuche lehren, dass solche Formveränderungen des Keimes ganz ohne Einfluss sind. Besonders instruktiv sind hier die Streckungsversuche. Streckt man Eier vor der Befruchtung und ist die Deformation eine beträchtliche, so erhält man auch eine entsprechend gestreckte Blastula, deren längster Durchmesser unter Umständen mehr als doppelt so lang ist als einer der kürzesten. Die Streckung mag nun zur Strukturachse erfolgt sein, in welcher Richtung sie will, stets setzt die Mesenchymbildung an der vegetativen Polkappe ein und bildet sich aus der angrenzenden Region der Urdarm. Besonders auffallend tritt diese Thatsache in Fällen hervor, wo die Streckung senkrecht zur Eiachse eingetreten war und nun die Mesenchymbildung und Darmeinstülpung in der Mitte der Längsseite erfolgt.

6. Bei diesen Streckungsversuchen habe ich zwei Larven mit doppeltem Urdarm erhalten, beide Male aus Eiern, die annähernd

senkrecht zur Achse gestreckt worden waren. Die Eier waren leider nicht Schritt für Schritt in ihrer Entwicklung verfolgt worden; nur soviel konnte festgestellt werden, dass auch hier die beiden Därme, wenigstens zum weit überwiegenden Teil aus der pigmentierten Zone hervorgegangen sind. Das primäre Mesenchym schien in beiden Fällen nur in einem einfachen Kranz um den einen (stärkeren) Darm vorzuliegen, jedenfalls waren nur zwei Skelett-Dreistrahler symmetrisch zu diesem entwickelt<sup>1)</sup>. (Diese Fälle sind mit den Doppelbildungen in Parallele zu stellen, die *Spemann* (18) durch Einschnürung von Tritonenkeimen in der Richtung der Medianebene erzielt hat.) Man wird kaum fehl gehen, wenn man die Ausdehnung der normalerweise kreisförmigen Darmbildungszone zu einem langgestreckten Feld — in einem Falle noch mit seichter Einschnürung auf dem Blastulastadium — für die doppelte Einstülpung verantwortlich macht. Ist dies richtig, so können Eier, die in der Richtung der Achse gestreckt sind, derartige Doppelbildungen nicht liefern<sup>2)</sup>.

7. Bei zwei gestreckten Eiern trat das primäre Mesenchym in zwei getrennten Gruppen auf. Das eine Ei war genau senkrecht zur Achse gestreckt und die stark verlängerte vegetative Polkappe durch eine Einbuchtung in ihrer Mitte bisquitförmig eingeschnürt. Die zwei Mesenchymhaufen entsprachen genau dieser Konfiguration. Es entwickelte sich jedoch nur eine Darmeinstülpung, in der Mitte der Längsseite, an der das Mesenchym gebildet worden war, und also in der Hauptsache die pigmentierte Zone in sich begreifend. Auch entstand nur ein Paar von Dreistrahler, symmetrisch zum Urdarm.

Fig. 4.



Das zweite dieser Eier war in einem zur Achse spitzen Winkel sehr stark gestreckt und zwar so, dass es nach der angefertigten Profilskizze sehr wahrscheinlich erscheint, dass die vegetative Polkappe in einen schmalen Zipfel ausgezogen war, wie es in der beistehenden Figur 4, die die Ansicht vom vegetativen Pol darstellen würde, hypothetisch angenommen ist. Hier entstand eine Hauptgruppe und eine aus nur etwa 5—6 Zellen bestehende Nebengruppe von Mesenchym. Auch hier bildete sich nur ein Urdarm. Die Larve wurde dann krank.

1) Die Larven wurden in diesem Zustande abgetötet.

2) Ganz andere Bedingungen entstehen natürlich bei sehr starken Einschnürungen, die zu einer Verdoppelung der Furchungshöhle führen; sie entsprechen mehr denen bei voller Durchschnürung.

Aus diesen Beobachtungen, zusammen mit den sub 6 angeführten dürfte zu folgern sein, dass Mesenchymbildung und Darmbildung nicht in einem so strengen Abhängigkeitsverhältnis stehen, dass jedes Mesenchymcentrum notwendig eine Darmeinstülpung bedingt. Ja es wäre denkbar, dass unter gewissen Umständen an einem oder auch mehreren Punkten Mesenchym entsteht und an einer anderen Stelle die Darmeinstülpung erfolgt.

8. *Driesch* hat gezeigt (8), dass beliebige durch Schütteln vor oder nach der Befruchtung gewonnene Fragmente von Seeigel-Eiern sich nach verschiedenen Typen furchen, welche annähernd Bruchstücken des Furchungsbildes eines normalen Eies entsprechen. Er hat demgemäss die einzelnen Bruchstücke auf verschiedene Regionen des Eies bezogen und ist zu dem Schlusse gelangt; dass schon im Plasma des unbefruchteten Eies eine Art von Organisation vorhanden sein muss, die den Furchungstypus bestimmt. Diese Folgerungen konnte ich, wie nicht anders zu erwarten war, durch Züchtung von *Strongylocentrotus*-Eifragmenten, deren Verhältnis zum ganzen Ei durch die Pigmentierung festgestellt worden war, bestätigen, jedoch nur insofern, als die Gesamtheit der *Driesch*schen Versuche in der That das beweist, was er ganz allgemein bezüglich einer besonderen, für den Furchungstypus massgebenden Polarisierung des Eiplasmas geschlossen hat. Dagegen ist der Furchungsverlauf des Bruchstückes — vorläufig abgesehen von den sogleich zu besprechenden Ganzfurchungen — kein untrügliches Mittel, um die Herkunft eines Fragments zu bestimmen. So habe ich z. B. den *Driesch*schen Fragmentfurchungstypus F (mit einer Mikromere auf dem Achtzellenstadium, die dann noch eine kleinste Mikromere bildet) an einem Bruchstücke ablaufen sehen, welches keine Spur des normalen Mikromerenpoles (der vegetativen Polkappe) besass. Wahrscheinlich ist die hier auftretende Mikromere in eine Kategorie zu stellen mit jenen Pseudomikromeren, die bei Pressungs- und Streckungsversuchen an der Grenze der animalen und vegetativen Hemisphäre auftreten können.

9. *Driesch* hat bei seinen in Rede stehenden Versuchen über Fragmentfurchung gefunden (8, 9), dass eine Anzahl von Bruchstücken sich nicht als Fragmente, sondern verkleinert ganz furchen. Von Fragmenten, die längere Zeit nach der Befruchtung gewonnen wurden, zeigten ca. 16%, von solchen, die unmittelbar nach der Befruchtung entstanden waren, ca. 30% die Ganzfurchung. *Driesch* hat aus diesem Befund den Schluss gezogen, dass sich die von ihm postulierte Plasma-

Organisation nach Störungen „zum verkleinerten Ganzen“ regulieren könne.

Es mag durch eine allmähliche Umgestaltung in der Auffassung von *Driesch* bedingt sein, dass dieser in seinen Anschauungen sehr wesentliche Punkt von einer Unklarheit nicht frei ist. An den verschiedensten Stellen und wieder in seinen letzten Veröffentlichungen betont *Driesch*, dass er sich die Organisation des Eies so denkt, dass das Eiplasma eine durchgängige polar-bilaterale Orientierung seiner Teilchen besitzt, die in jedem Abschnitt desselben gleichermassen vorhanden ist und bei Störungen durch Umlagerung oder Entnahme sich durch in ihr selbst gelegene Faktoren wiederherstellt (11, pag. 733). Und wenn auch *Driesch* bei seinen soeben veröffentlichten Untersuchungen über die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes eine differente plasmatische Beschaffenheit der einzelnen Eiregionen mit Sicherheit nachweisen konnte, so geht doch auch aus seinen letzten Ausführungen wieder hervor, dass er bei jener „Regulierung zum Ganzen“, wie sie sich in der Ganzfurchung der Fragmente äussert, nicht etwa eine Wiederherstellung jener plasmatischen Differenzierung, sondern eine Wiederherstellung der normalen Orientierung der kleinsten Teilchen im Auge hat. Diese Annahme ist aber nicht im Stande, zu erklären, dass sich ein Fragment unter Umständen als Bruchstück des normalen Furchungsbildes, unter Umständen verkleinert ganz furcht. Denn die Annahme involviert, dass der Furchungstypus des normalen Eies durch die gleichsinnige Orientierung der polarisierten Plasma-Teilchen in einem kugeligen Körper bedingt ist. Gewinnen wir nun ein Fragment, das sich wieder kugelig abrundet, so ist entweder die Orientierung der Teilchen erhalten geblieben, bzw. wiederhergestellt, oder nicht. Im ersteren Falle muss verkleinerte Ganzfurchung eintreten, im letzteren zwar eine unregelmässige, aber sicher keine Bruchstückfurchung. Eine solche ist auf Grund jener *Driesch*-schen Annahme überhaupt unmöglich. Nur Abhängigkeit des Furchungstypus von einer Plasmaschichtung und Wiederherstellung einer dem Zustand im ganzen Ei entsprechenden Schichtung in gewissen Fragmenten könnte einerseits Fragmentfurchung, andererseits Ganzfurchung identischer Fragmente erklären.

In der That spricht alles, was ich selbst von Ganzfurchung bei Bruchstücken gesehen habe, dafür, dass dieselbe auf einer der Plasmaschichtung des Eies ähnlichen, polaren und konzentrischen Schichtung beruht, die aber, wie ich annehmen muss, nicht in beliebigen Fragmenten sekundär auftreten kann, sondern gewissen Fragmenten gleich

von ihrer Entstehung an zukommt. Man erhält nämlich aus Eiern, die senkrecht zur Achse gestreckt sind, sich dann in der Mitte einschnüren und hier bis zum Durchreißen immer mehr verdünnen, Fragmente, die nach der Abkugelung fast genau wie Miniatureier aussehen, einen kontinuierlichen Pigmentring aufweisen und alle drei Zonen im gleichen Verhältnis besitzen wie das Ei. Solche Bruchstücke zeigen verkleinerte Ganzfurchung. Aber auch Bruchstücke, die nur annähernd diesen Bedingungen genügen, furchen sich, wenn auch mit geringen Abweichungen, verkleinert ganz. Ausserdem bieten kleine, rein vegetative Bruchstücke bis zum Sechzehnzellen-Stadium ein Furchungsbild, das wie eine verkleinerte Ganzfurchung aussieht. Ich halte es für möglich, dass so unter günstigen Umständen 30% Ganzfurchungen zur Beobachtung kommen können, die ohne jede Regulierung erklärbar sind. Eine solche scheint mir demnach überhaupt sehr zweifelhaft zu sein. Sollte sie vorkommen, so müsste man sie gewiss am ehesten dann erwarten, wenn man den Bruchstücken sehr viel Zeit zu ihrem Eintreten zur Verfügung lässt. Ich habe nun, noch ehe ich auf den Pigmentring aufmerksam geworden war, Fragmente, die zu anderen Zwecken 24 Stunden gelegen waren, ehe sie befruchtet wurden; in ihrer Furchung verfolgt und beobachtete hierbei die gleichen Bruchstückfurchungen, wie an frisch gewonnenen Fragmenten.

Man wird hier fragen, wie bei dieser Deutung der *Driesch'schen* Ergebnisse die von ihm beobachtete Halfurchung von Fragmenten (sein Typus G) erklärt werden soll. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Fragmente durch Streckung senkrecht zur Achse entstanden sind, so dass ein jedes etwa dem Bereich einer primären Blastomere entspricht, genau wie jene Bruchstücke, bei denen allein ich selbst gerade Ganzfurchung beobachtet habe. Diese Verschiedenheiten in der Furchung gleichartiger Bruchstücke möchte ich vorläufig aus der verschiedenen Art erklären, wie sie entstanden sind. Um dies näher zu erläutern, sei zunächst auf folgende Thatsachen hingewiesen. *Driesch* hat an isolierten  $\frac{1}{2}$  Blastomeren ausnahmslos Halfurchung, *Wilson* (21, pag. 319) an zwei solchen von *Toxopneustes* Ganzfurchung beobachtet; es kommt also beides vor, wenn auch letzteres, wie es scheint, viel seltener. Ich habe nun in meiner soeben erschienenen Arbeit „Über die Natur der Centrosomen“ (4) von zwei verschiedenen Serien die Teilung des Eies von *Echinus microtuberculatus* abgebildet. Die Figuren lehren, dass die Teilung in der einen Serie durch eine bis zur Teilungsachse durchschneidende Einfurchung, in der anderen durch eine Zellplatte bewirkt

wird. Bedenkt man nun, dass das Ei nicht nur in animal-vegetativer Richtung geschichtet ist, sondern auch von der Achse zur Peripherie höchst wahrscheinlich differente Schichten besitzt, wovon wir ja wenigstens eine in dem Pigmentring wirklich sehen, so ist die Annahme wohl begründet, dass bei der Zellteilung vermittelt Durchschnürung die  $\frac{1}{2}$  Blastomere ringsum die gleiche Schichtung gewinnt, die das Ei besass, während bei Zellplattenbildung der gegen die andere Zelle gerichteten Seite die Oberflächenschicht des ganzen Eies fehlt. Der erste Modus würde verkleinerte Ganzfurchung, der zweite Halfenfurchung bedingen<sup>1)</sup>. Bei der Fragmentierung durch Zerschütteln könnte die verschiedene Art, wie das Ei zerreisst oder zerbricht, ähnliche Unterschiede bewirken, und der Umstand, dass *Driesch* den grössten Prozentsatz von Ganzfurchung dann fand, wenn das Protoplasma beim Zerschütteln besonders weichflüssig war, spricht noch ganz besonders für diese Erklärung. Eine nachträgliche Regulation wäre also auch für diese Erscheinung unnötig.

10. *Driesch* hat aus allen seinen verschiedenen Bruchstücktypen normal gestaltete Zwerglarven gezogen. Es ist von dem höchsten Interesse festzustellen, an welcher Stelle der Blastula hierbei die Mesenchymbildung und die Darmeinstülpung auftritt. Denn wenn es auch selbstverständlich ist, dass in den meisten Bruchstücken ganz andere Plasmabereiche zu Ektoderm, Entoderm und Mesenchym werden als bei der normalen Entwicklung, so könnte sich nun an unseren Ringeiern doch vielleicht insofern eine Gleichartigkeit der für die erste Differenzierung bestimmenden Momente aufdecken lassen, als es denkbar ist, dass die Polarität, die sich in dem Pigmentring ausprägt und der, wie oben gezeigt wurde, die Entwicklung des ganzen Eies folgt, auch die Lokalisierung der ersten Differenzierungen im Bruchstückkeim bestimmt. Leider ist das, was ich bisher in dieser Frage zu ermitteln vermochte, sehr spärlich. Die Zahl der in ihrer Herkunft klaren Fragmente, die ich isolieren konnte, war eine geringe, und auch von diesen gingen, offenbar infolge der Konzentrationsunterschiede des Wassers beim Übertragen von dem Deckglaspräparat in das Zuchtschälchen, die meisten zu Grunde. — Ich habe aus einem Fragment vom Typus des ganzen Eies eine Larve erhalten, bei der alle Schichten in der normalen Weise in die drei Primitivorgane übergangen. Aus einem Bruchstück, das annähernd oder rein der vegetativen Hälfte des Eies entsprach, habe ich eine Gastrula gezogen, bei der die Differenzierung des primären Mesenchyms,

<sup>1)</sup> Ausserdem wird wohl auch die Form der Blastomere in Betracht kommen.

wie normal, an der vegetativen Polkappe stattfand. Wie viele Mesenchymzellen gebildet wurden, habe ich nicht bestimmt; doch ist anzunehmen, dass es beträchtlich weniger waren als im Ganzkeim; denn der Urdarm ging zum Teil noch aus der vegetativen Polkappe hervor, was zur Folge hatte, dass das beim Ganzkeim reichlich pigmentierte sekundäre Mesenchym völlig pigmentlos war. Der grösste Teil des Pigmentes fand sich in den Ektoblastzellen. — Vorwiegend animale Stücke mit einem kleinen Pigmentbereich, wie sie bei schräger Streckung der Eier entstehen, sind sehr häufig; doch vermochte ich kein solches bis zur Larve zu verfolgen. Dagegen waren in einer genauer untersuchten Massenkultur Zwerglarven enthalten, welche auf solche Stücke zurückzuführen sein dürften. Sie waren dadurch charakterisiert, dass das nicht sehr reichliche Pigment einseitig zum Teil in dem Urdarm, zum Teil in dem angrenzenden Bereich des Ektoblast abgelagert war. Bemerkenswert ist, dass in allen von mir beobachteten Zwerglarven das primäre Mesenchym pigmentlos ist.

Ein sehr auffallendes Ergebnis in der erwähnten Massenkultur ist endlich dieses, dass sich Blastulae, die gar kein Pigment enthielten, überhaupt nicht weiter entwickelten. Um die isolierte Zucht solcher rein animaler Fragmente habe ich mich besonders bemüht. Völlig pigmentlose von beträchtlicher Grösse sind recht selten; von dreien, die ich unter dem Deckglas in ihrer (völlig äqualen) Furchung verfolgte und dann isolierte, gingen zwei zu Grunde, das dritte lieferte eine sehr lebenskräftige Blastula mit einseitiger Wandverdickung und unregelmässig zerstreuten Mesenchymzellen, vermochte aber nicht zu gastrulieren.

Was sich auf Grund dieser fragmentarischen Beobachtungen vorläufig sagen lässt, ist dieses, dass die gemachten Befunde sich mit der Annahme, die Differenzierung bei der Bruchstücklarve setze an deren vegetativsten Punkt ein, sehr gut vereinigen lassen.

Ein Versuch, Blastomeren durch Schütteln zu isolieren, um zu verfolgen, wie sich ihre Polarität zu der der entstehenden Larve verhält, gelang nicht. Die zu dem Versuch benützten Eier liessen eine Trennung in die einzelnen Blastomeren nicht zu. Mit der neuen Methode von *Herbst* (14), der Züchtung in kalkfreiem Seewasser, die sich in den kürzlich mitgetheilten Versuchen von *Driesch* (13) so ausgezeichnet bewährt hat, wird sich der in Rede stehende Versuch nun mit Leichtigkeit ausführen lassen.

11. Nachdem an den *Strongylocentrotus*-Eiern eine Polarität gesehen werden kann, liegt die Frage nahe, ob auch die Bilateralität

der älteren Larve schon in einer Struktur des Eies erkennbar vorgebildet ist. Meine Beobachtungen in dieser Hinsicht waren durchaus negativ. Ich habe versucht, Marken am Ei anzubringen, um zu entscheiden, ob die erste Furche mit der Medianebene der Larve zusammentrifft; es gelang aber nicht. An einer Anzahl in der Richtung der Achse beobachteter Eier habe ich den Spermapfad und dann die Stellung der ersten Furchungsspindel festgestellt. In allen Fällen stand die Spindel auf dem Spermapfad annähernd senkrecht, was mit den entsprechenden Beobachtungen von *Wilson* an *Toxopneustes variegatus* (20, pag. 323) gut harmoniert. Ob nun hierdurch für die normale Entwicklung die Bilateralität bestimmt wird, muss unentschieden bleiben; nahezu sicher aber scheint es mir zu sein, dass man durch Deformierung des Eies die Medianebene künstlich bestimmen kann. Ich habe drei Fälle verfolgt, in denen an dem Ei durch Streckung in einer zur Achse schiefen Richtung eine bilaterale Symmetrie hervorgerufen worden war und in denen sich diese Formstörung bis zur Anlage des Skeletts aufs deutlichste erhielt. In diesen drei Fällen fällt die bilaterale Symmetrie des Larvenkörpers, wie sie sich in der Darmneigung und in der Stellung der Skelet-Anlagen äussert, mit der dem Ei aufgezwungenen bilateralen Symmetrie genau zusammen. An Zufall ist hiebei nicht zu denken; man könnte das Zusammentreffen nur noch so erklären, dass sich die Eier in einer präformierten Symmetrieebene besonders leicht strecken, so dass gerade solche Fälle die gewöhnlichen wären. Könnte diese Annahme ausgeschlossen werden, so würden wir den auffallenden Gegensatz zu konstatieren haben, dass die Bilateralität durch Deformierung künstlich bestimmt werden kann, die Polarität, wie sub 5 gezeigt worden ist, nicht. Daraus würde aber wohl zu schliessen sein, dass die Momente, welche für die Polarität der Larve massgebend sind, von denen, welche die Bilateralität bestimmen, essentiell verschieden sind.

---

Ich fasse im Folgenden die hauptsächlichsten Ergebnisse, die sich aus den mitgeteilten Beobachtungen ableiten lassen, kurz zusammen.

Die Schichtung des Eiplasmas zu mindestens drei differenten Zonen dürfte in erster Linie darauf abzielen, die verschiedene Qualität der späteren Primitivorgane in einfacher Weise vorzubereiten. Bei der stets in gleicher Weise ablaufenden (normalen) Entwicklung muss eine Kugelkappe von bestimmter Grösse Mesenchym liefern, ein daran

grenzender bestimmter Bereich muss den Urdarm bilden, der Rest wird zu Ektoderm. Diese drei Larvenbereiche, zu ganz verschiedenen Funktionen berufen, müssen gewisse Differenzen zwischen sich ausbilden. Es ist eine Vereinfachung der Entwicklung, wenn schon im Ei eine solche Sonderung verschiedener Substanzen eintritt, dass jedes Primitivorgan direkt gerade diejenigen erhält, die ihm zur Ausbildung seiner weiteren Differenzierung am dienlichsten sind.

Die Thatsache, dass Eibruchstücke gastrulieren (*O.* und *R. Hertwig* [15]) und sich zu Plutei entwickeln (*Boveri* [1]), beweist, dass diese Scheidung und die Anwesenheit der drei Zonen wenigstens innerhalb gewisser Grenzen nicht notwendig ist. Doch wird die beträchtlich langsamere Entwicklung der meisten Bruchstücke in den späteren Stadien wohl darauf beruhen, dass sie etwas, was das normale Ei von Anfang besitzt, erst gewinnen müssen.

Ich habe früher aus einer Vergleichung der Furchung bastardierter Eier mit der Furchung homospermer Eier der gleichen Species den Schluss gezogen ([2] pag. 469), dass der gesetzmässige Verlauf der Furchung durch die Beschaffenheit des Eiplasmas bestimmt werde, ein Satz, den *Driesch* später auf Grund der gleichen und anderer Versuche, besonders seiner wichtigen Experimente über die Fragmentfurchung bestätigt und weiter gestützt hat. Wir werden jetzt genauer sagen dürfen, dass es die erkannte Schichtung des Eiplasmas ist, worauf die besondere Eigentümlichkeit der Furchung unserer Eier, speziell die Mikrómerenbildung, beruht. Ist dies richtig, so muss natürlich auch beim Sphaerechinus-Ei, welches den Pigmentring nicht besitzt, der gleiche Furchungstypus die gleiche Ursache haben, und wir gelangen so zu dem Resultat, dass nicht etwa der Pigmentring es ist, der dem von ihm umzogenen Bereich des Eies besondere Eigenschaften verleiht, sondern dass umgekehrt der Ring im Strongylocentrotus-Ei nur eine Folge und gewissermassen ein Symptom ist einer den ganzen Plasmakörper durchsetzenden Schichtung in animal-vegetativer Richtung<sup>1)</sup>. Wir können mit voller Bestimmtheit behaupten, dass diese Schichtung in allen Seeigel-Eiern mit gleichem Furchungstypus vorhanden ist, ohne dass wir eine Spur davon sehen. Dies führt natürlich auf den Gedanken, dass auch im Strongylocentrotus-Ei eine noch feinere Schichtung besteht als die drei Zonen, die wir unterscheiden können, und manche Thatsachen, so die excentrische

<sup>1)</sup> Ich habe bei einem Strongylocentrotus-Weibchen ein völlig pigmentloses Ei gefunden, dessen Furchung vollständig typisch verlief.

Lage des Spermocentrums in gewissen Eifragmenten (vergl. oben sub 3), die Teilung der primären Mikromeren in eine grosse und eine kleine Zelle, unterstützen diese Vermutung.

Ist die Bestimmung des Furchungstypus des (kugeligen) Eies durch die Schichtung des Eiplasmas klar, so muss nun hinzugefügt werden, dass wir hierin nichts anderes als einen für die Entwicklung bedeutungslosen Nebeneffekt vor uns haben. Die Zellteilungsrichtungen, die in ihrer Gesamtheit den Typus der Furchung ausmachen, werden durch gewisse Faktoren in der Struktur und Form der jeweils vorhandenen Zellen bestimmt; allein es ist, wie *Driesch* gezeigt hat, gleichgültig, in welcher Ordnung das Ei in kleine Zellen zerlegt wird. Dieses Ergebnis von *Driesch* ist deshalb nicht eindeutig, weil bei seinen Versuchen nicht festgestellt werden konnte, ob nicht der veränderte Furchungstypus auch zu einer entsprechend anderen Lokalisierung der ersten Differenzierungen führt. Durch meine oben sub 4 und 5 mitgeteilten Resultate an gestreckten und gepressten *Strongylocentrotus*-Eiern ist dagegen exakt bewiesen, dass die Reihenfolge, in der die einzelnen Bereiche des Eies als Zellen von einander gesondert werden, auf die Bestimmung der Larvenpolarität ohne Einfluss ist. Das Massgebende ist in allen Fällen — es ist hier nur von ganzen Eiern die Rede — die ursprüngliche Eiachse; die ersten Furchen mögen infolge von Deformierung des Eies zu dieser Achse jeden beliebigen Winkel einnehmen, die Polarität der Larve ist unter allen Umständen mit der des Eies identisch.

Wir dürfen demnach auch nicht die Erscheinungen der normalen Entwicklung so auffassen, als wenn die beiden horizontalen Furchen die Aufgabe hätten, in den hierdurch geschaffenen drei Zellenkränzen die Anlagen für die drei Primitivorgane zu sondern; und es ist in dieser Hinsicht sehr bemerkenswert, dass diese drei Kränze nur annähernd, aber nicht genau, den drei Primitivorganen entsprechen. Aus den acht Mesomeren geht zwar in der Hauptsache Ektoderm hervor; sie müssen aber, da sie einen kleinen Teil des Pigments enthalten, das Ektoderm sich aber typischer Weise pigmentlos zeigt, auch einen kleinen Teil des Urdarms liefern. Die Mikromeren andererseits bilden zwar im wesentlichen das Mesenchym; aber es ist nach den jüngsten Untersuchungen von *Driesch* (13) kaum zweifelhaft, dass sie bei *Echinus microtuberculatus* entweder mehr oder weniger als das gesamte Mesenchym bilden<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Die Angaben von *Driesch* über die Zahl der Mikromeren-Abkömmlinge bei *Echinus* enthalten einen Widerspruch. Er giebt einerseits an, dass jede grosse

Es ist gewiss die nächstliegende Annahme, beides: sowohl die Mikromerenbildung, wie die Lokalisation der Mesenchymbildung an den gleichen Ort, als Folgen der in unserer Schichtung sich ausprägenden Polarität des Eies anzusehen und zu sagen: wir haben hier zwei Folgen einer gleichen Ursache, die aber unter sich in keiner Beziehung stehen.

Allein das Verhältnis könnte ein komplizierteres sein. Es ist möglich, dass das Eiplasma unabhängig von der Schichtung noch eine zweite Art von Polarität besitzt, etwa in einer Polarität gleichsinnig gestellter kleinster Teilchen begründet, und dass die Eigentümlichkeit der Furchung auf jener Schichtung, das Einsetzen der Larvendifferenzierung an einem ausgezeichneten Punkt auf dieser Struktur beruht.

Hiermit kommen wir zu der Anschauung von *Driesch*, die ich oben schon angeführt habe. Das Wesentliche der Eiorganisation sieht er in einer durchgängigen polar-bilateralen Orientierung der Plasmateilchen, die sich nach Störungen durch in ihr selbst gelegene Ursachen wiederherstellt. Die Polarität, die dadurch bewirkt wird, muss zwar, wie die Entwicklung des Strongylocentrotus-Eies nunmehr gelehrt hat, mit der Schichtungspolarität normalerweise zusammenfallen; allein die durch sie bedingte Eiachse kann — und dies ist der wesentlichste Punkt in der Anschauung von *Driesch* — unter abnormen Bedingungen in jeden Durchmesser des Eies fallen. Am besten lässt sich diese Auffassung an der Erklärung illustrieren, die *Driesch* jüngst für das Zustandekommen seiner aus zwei Eiern entstandenen Riesenlarven gegeben hat. Es ist *Driesch* gelungen (12), zwei Eier zu gemeinsamer Entwicklung zu bringen, wobei meist verschiedene Arten von Doppelbildungen, in einigen Fällen aber Einheitsbildungen von doppelter Normalgrösse entstanden sind. Die einheitliche Riesenlarve bildet sich nach *Driesch* dann, wenn die beiden Komponenten Zeit genug haben die Richtung ihrer Teilchen gleichsinnig zu machen, so dass in dem ganzen Gebilde eine Polarität herrscht. Da nun die beiden zu gemeinsamer Entwicklung gezwunge-

---

Mikromere des 32-Stadiums acht Blastulazellen liefere, andererseits, dass sie sich — nach Abschnürung der kleinen Mikromere — noch viermal teile. Nach dieser letzteren Angabe müssten aber 16 Zellen von ihr abstammen, und die Gesamtzahl der Abkömmlinge der vier primären Mikromeren wäre nicht 40, wie *Driesch* sagt, sondern 72. Wie dies aber auch sein mag: beide Zahlen stimmen nicht mit der von *Driesch* gefundenen Zahl der Mesenchymzellen, welche 50—60 beträgt. Bei *Strongylocentrotus* dürfte nach einer einzigen Zählung, die ich ausgeführt habe, die Zahl ungefähr die gleiche sein.

nen Eier ursprünglich jede beliebige Stellung ihrer Achsen zu einander haben werden, was übrigens durch die verschiedenen Arten von Doppelbildungen bewiesen wird, und da die Schichtungspolarität sich nicht verändern kann, so muss mindestens in dem einen Keim schliesslich die *Drieschsche* Achse mit der Schichtungsachse einen Winkel bilden.

*Driesch* hat, wie oben erörtert, auch den Furchungstypus durch die von ihm angenommene Eiorganisation erklären zu können geglaubt, was nach dem sub 9. Gesagten unhaltbar ist. Wenn also für die Ortsbestimmung der ersten Differenzierung die Anschauung von *Driesch* sich als notwendig ergeben sollte, so ist die Annahme einer zweifachen Polarität des Seeigel-Eies nicht zu umgehen.

Damit stehen wir vor der Frage nach der Berechtigung der *Driesch-*schen Vorstellungen. Ich habe nicht die Absicht, diese Frage hier von allen Seiten zu prüfen, sondern nur einige Punkte hervorzuheben, wobei ich das Problem der Bilateralität ganz ausser Betrachtung lasse. Man wird gegen die Annahme von *Driesch* vor allem den allgemeinen Einwand machen dürfen, dass die Wiederherstellung der von ihm postulierten Struktur, besonders von einer Zelle zur anderen, und zwar durch in ihr selbst gelegene Faktoren, etwas höchst Problematisches ist, und dass diese Annahme, wenn sie etwas anderes bedeuten soll als eine Verlegung des Problems ins Unkontrollierbare, einer wirklichen Durcharbeitung für alle in Betracht kommenden Fälle bedürfte. Ein zweiter wichtiger Einwand ist der, dass der einzige Vorgang, der bisher positiv für eine Regulierung zum Ganzen im Sinne der Wiederherstellung einer bestimmten Struktur sprechen könnte: die Ganzfurchung von Eifragmenten, wie oben gezeigt, nicht auf eine Orientierung kleinster Teilchen beziehbar ist. Endlich ist zu bemerken, dass der erklärende Wert der Hypothese von *Driesch* ein viel geringerer ist, als ihr auf den ersten Blick zuzukommen scheint. Denn das Besondere, das sie zu leisten scheint, ist dieses, dass infolge der einheitlichen Polarität der ganzen Blastula einer jeden Zelle ihre bestimmte Rolle im Ganzen direkt vorgezeichnet wird, durch den Winkel, den die Richtung der Polarität zu den verschiedenen Grenzflächen der Zelle bildet. Da nun aber, wie oben gezeigt wurde, an gestreckten Keimen die Differenzierung sowohl am spitzen Ende wie an der Längsseite beginnen kann und zu normalen, wenn auch manchmal verzerrten Larven führt, so kann es nicht die Richtung der kleinsten Teilchen sein, welche einen bestimmten Bereich in allen Fällen z. B. zu Mesenchymzellen stempelt;

sondern die Hypothese kann nur erklären, dass ein bestimmter Punkt zum Centrum der ersten Differenzierung wird, worauf alle übrigen Teile von hier aus in ihrer Rolle determiniert werden müssen.

Um aber soviel zu erklären, könnten dazu nicht Annahmen ausreichen, die sich mehr an das anschliessen, was wirklich zu sehen ist? Vor allem also, wäre nicht die Schichtung des Eies in animal-vegetativer Richtung ausreichend, um unter den bisher gesetzten Bedingungen, welche zu normaler Entwicklung geführt haben, dieselbe zu erklären? Wenn wir annehmen, dass die Differenzierung immer an der „vegetativsten“ Stelle einsetzt, so stimmen damit zunächst die oben mitgeteilten Erfahrungen über die Entwicklung deformierter Eier. Sodann könnte diese Annahme in einfacher Weise die Entwicklung von Bruchstücken und isolierten Blastomeren verständlich machen. Denn jedes solche Stück wird eine relativ vegetativste Stelle besitzen müssen; dies könnte genügen. Sehr gut lassen sich ferner mit unserer Annahme die Resultate von *Driesch* über gemeinsame Entwicklung zweier Eier verstehen. *Driesch* hat, wie schon erwähnt, die verschiedenen Ergebnisse so erklärt, dass im Fall des Einheitspluteus die Richtung der Teilchen in beiden Eiern sich gleichsinnig gestaltet habe, im Fall der Doppelbildung nicht, und er macht für diese Unterschiede die verschieden lange Zeit verantwortlich, die den beiden Eiern in verschiedenen Fällen zu diesem Ausgleich zur Verfügung steht. Auch ohne Wiederholung dieser Versuche, die natürlich nun am Strongylocentrotus-Ei auszuführen wären, glaube ich die Überzeugung aussprechen zu dürfen, dass *Driesch* sich mit dieser Deutung geirrt hat. Ob aus gemeinsamer Entwicklung zweier Eier eine Einheits- oder eine Doppelbildung resultiert, hängt meines Erachtens ausschliesslich davon ab, wie die beiden Eiachsen bei der Verklebung zu einander gestellt waren. Stehen sie annähernd parallel, so dass die zwei Eier wie zwei primäre Blastomeren zu einander orientiert sind, so entsteht die Einheitslarve, stehen sie im Winkel, die Doppelbildung. Gerade diese Versuche also scheinen mir ein sehr gewichtiges Argument gegen die Annahme einer Umordnung der Eiteilchen im Sinne von *Driesch* darzustellen<sup>1)</sup>.

1) Hiergegen kann vielleicht eingewendet werden, dass in den Versuchen von *Driesch* von 125 Objekten des Sphaerechinus, ja nach Ausscheiden der früh Gestorbenen von 77, sechsundzwanzig die Einheitsbildung ergaben. Ein so grosser Prozentsatz von parallelen Stellungen der Eiachsen kann nicht zufällig zu Stande kommen. Allein es ist sehr wohl möglich, dass unter den zahllosen sich berührenden Eiern gerade solche besonders gern zu gemeinsamer Entwicklung

Die Experimente, welche auf den ersten Blick am meisten für seine Hypothese zu sprechen scheinen, sind diejenigen, bei denen er die Keime auf dem Achtzellenstadium geschüttelt oder gepresst hat (8, 10). Die Furchungszellen wurden hierbei aus ihrer normalen gegenseitigen Stellung gebracht und ganz beliebig gegen einander verlagert. Trotzdem entstehen in allen Fällen völlig normale Larven; nach *Driesch* in der Weise, dass sich in allen Zellen der entstehenden Blastula eine gleichsinnige Richtung der kleinsten Teilchen herstellt, wobei je nach Zufall jeder Bereich des Eies zu jedem beliebigen Teil der Larve werden kann. — Ich glaube jedoch, dass gerade aus diesen Versuchen, wenn man sie mit anderen Ergebnissen zusammenhält, das Unzulängliche der Hypothese von *Driesch* sehr klar hervortritt. Denn in jeder der acht aus ihrer natürlichen Lage gebrachten Zellen kann zunächst die Polarität eine andere Richtung besitzen. Es ist nicht einzusehen, wie gerade hier diese Richtungen sich so beeinflussen sollen, dass schliesslich eine einheitliche Richtung zu Stande kommt, nachdem für andere Fälle das Fortbestehen mehrerer Achsen, also nach *Driesch* eine verschiedene Orientierung der kleinsten Teilchen in verschiedenen Bereichen des Keimes, durch die Mehrfachbildungen bewiesen wird. Die zwei zu gemeinsamer Entwicklung gezwungenen Eier in den oben erwähnten Versuchen von *Driesch* sind — von seinem Standpunkt aus betrachtet — genau vor die gleiche Aufgabe, nur in viel einfacherer Form, gestellt, wie jene acht Blastomeren, und sie ergeben in der Mehrzahl der Fälle Doppelbildungen. So sollte man also gerade bei den in Rede stehenden Pressungs- und Schüttelversuchen von *Driesch* nach seiner eigenen Auffassung als Regel alle möglichen Missbildungen erwarten.

Auf jeden Fall aber sind gerade diese Experimente von *Driesch* für das Lokalisationsproblem von der höchsten Bedeutung, und ihre Wiederholung am *Strongylocentrotus*-Ei ist ein dringendes Postulat.

schreiten, bei denen sich entsprechende Schichten berühren. — Für Nachuntersuchungen sei hier noch auf eine Fehlerquelle hingewiesen. Ich habe schon früher in Neapel und neuerdings wieder in Villefranche beobachtet, dass bei *Sphaerechinus* Rieseneier vorkommen, die abgesehen von ihrer beträchtlichen Grösse wie normale aussehen. Ich habe nicht untersucht, ob sie sich entwickeln; doch scheint mir kein Grund vorhanden, warum sie es nicht sollten. Sie werden Riesensarven ergeben vom Aussehen der *Driesch*schen Einheitsplutei. Nach dem, was *Driesch* mitteilt, ist es sogar denkbar, dass ihm selbst solche vorgekommen sind. Denn er hat seine Objekte erst auf dem Blastulastadium gefunden. Ein durch Schütteln deformiertes Riesenei könnte aber eine eingeschnürte Blastula liefern, die wie aus zwei normalen verschmolzen aussehen würde.

Denn bei diesem Objekt sind wenigstens die vier pigmentierten Makromeren in ihren Abkömmlingen verfolgbar, und damit überhaupt ein Anhaltspunkt gegeben, in welche Regionen der Blastula die einzelnen verlagerten Bereiche zu liegen kommen und in welchem Verhältnis zu ihnen der Ort der ersten Differenzierung steht. Vor allem aber wird sich feststellen lassen, ob in einer derartigen Blastula die Zellen wirklich so wahllos durcheinandergewürfelt sind, wie *Driesch* annimmt. Es wäre sehr wohl denkbar, dass bei den Verschiebungen, die beim Übergang eines verlagerten Blastomerenhaufens zur Blastula nötig sind, Zusammengehöriges sich zusammenfindet, wenn auch nicht in der schematischen Weise wie beim normal gebildeten Keim. Auch auf mehrfache Mesenchymbildungscentren nach Art der sub 7. erwähnten Fälle würde zu achten sein.

Sollte sich aber ergeben, dass in der That die verschiedenen Bereiche des Eies in der Blastula, die aus einem solchen durcheinandergeschobenen Blastomerenhaufen hervorgeht, beliebig gegen einander verlagert sind und die Differenzierung von Mesenchym und Urdarm sich trotzdem absolut normal vollzieht, so scheint es mir zur Zeit am nächsten zu liegen, die Annahme, dass eine „Polarität“ des ganzen Keimes zur typischen Entwicklung notwendig sei, aufzugeben, und an ihre Stelle die andere zu setzen, dass jeder Bereich der Blastula<sup>1)</sup> bereit ist, Mesenchym zu bilden oder sich einzustülpen, und dass die Lokalisierung auf einen Punkt dadurch bewirkt wird, dass sich an einem Bereich diese Prozesse leichter einleiten als an allen anderen. Hat hier die Differenzierung begonnen, so werden von hier aus alle anderen Bereiche durch eine Regulation, die auch bei der Hypothese von *Driesch* nicht zu entbehren ist, in ihrer Rolle bestimmt. Dass aber ein solcher Vorzugsbereich da ist, dies erklärt sich aus der nachweisbar verschiedenen Plasmabeschaffenheit in den verschiedenen Bereichen des Eies. Zum Vergleich sei an die Einrichtungen erinnert, welche beim Seeigelei die monosperme Befruchtung garantieren. Dass in das Ei von tausend ringsum andrängenden Spermatozoen nur ein einziges eindringt, würde man sich am ehesten durch eine Art Polarität erklären mögen, etwa so, dass das Ei nur eine besondere Stelle besitzt, wo das Eindringen möglich ist. So aber wissen wir, dass sich die Spermatozoen an jedem beliebigen Punkt mit dem Ei vereinigen können und dass es nur der zeitliche

---

1) Hier ist wahrscheinlich eine Einschränkung nötig, worauf ich unten zurückkomme.

Vorsprung eines Spermatozoon vor den übrigen ist, welcher neben der ringsum gleichmässig vorhandenen Fähigkeit des Eies, die Dotterhaut zu bilden, diesen unikalen Vorgang der monospermen Befruchtung gewährleistet. Ganz ähnlich liesse es sich für die Lokalisation der ersten Differenzierung an einen Punkt der Blastula denken. Die verschiedene Beschaffenheit des Eiplasmas in verschiedenen Schichten liefert für die einzelnen Blastulabereiche ähnliche Unterschiede wie sie bei der Befruchtung durch die zeitliche Differenz zwischen den in der Gallerthülle vordringenden Spermatozoen bestehen. Der Bereich, der dem zur Differenzierung notwendigen Zustand am nächsten kommt, beginnt dieselbe und alsbald setzt eine Regulation ein (entsprechend der Bildung der Dotterhaut), die alle übrigen Bereiche daran verhindert.

Diese Annahme wäre auch wohl geeignet, eine einfache Erklärung für die auffallende Thatsache zu geben, dass grobe Störungen des Keimes die Normalität der Larve viel weniger beeinträchtigen als feinere. Aus Eiern, die in einer gewissen Richtung verlängert sind, bei denen aber, wie der Pigmentring lehrt, die relative Lagerung der Teilchen in der Hauptsache erhalten geblieben ist, können unter Umständen und zwar offenbar nicht selten, Doppelbildungen entstehen; aus den sehr stark misshandelten Keimen, die *Driesch* auf dem Achtzellen-Stadium geschüttelt oder gepresst hatte, gingen ausnahmslos normale Larven hervor. Ich erkläre mir dies so, dass, bei jeder beliebigen Verlagerung der Furchungszellen, an der fertigen Blastula doch insofern ein ausgezeichneter Punkt besteht, als immer eine Stelle existieren muss, an der die Differenzierung leichter beginnt als an allen anderen, womit die Lokalisation auf einen Punkt gesichert ist. Zwei in dieser Beziehung völlig identische Bereiche werden höchst selten vorhanden sein. Dagegen ist das Auftreten zweier ganz gleichwertiger und stark ausgezeichneter Vorzugsbereiche an der Blastula in jenen Fällen leicht verständlich, wo ein Ei senkrecht zur Achse gestreckt und in der Mitte etwas eingeschnürt ist, oder wo zwei primäre Blastomeren gegen einander verschoben sind oder zwei Eier in beliebiger Stellung zur Bildung einer gemeinsamen Blastula Veranlassung geben. In solchen Fällen werden Doppelbildungen entstehen.

Sollten weitere Versuche die Richtigkeit dieser Auffassung bestätigen, so wäre der bekannte Satz von *Driesch*: „Jeder Teil kann nach Bedürfnis jedes“ in Betreff der ersten Differenzierung dahin genauer zu formulieren, dass man sagt: „Jeder Teil kann es, voraus-

gesetzt dass der, der es besser könnte, nicht mehr da ist.“ Der es am besten kann, ist aber vermutlich der jeweils vegetativste.

Aber auch in dieser Form ist es zweifelhaft, ob der *Driesch*sche Satz allgemein gültig ist. Wir kommen damit auf die wichtige Frage der Äquipotenz des Keimes. Aus der Thatsache, dass ich durch Schütteln gewonnene Fragmente (bei monospermer Befruchtung) in grosser Zahl zu normalen Larven aufziehen konnte, habe ich seinerzeit den Satz abgeleitet (1): Das Fragment des Seeigel-Eies (bis zu einer gewissen Minimalgrösse<sup>1)</sup> besitzt den Wert des ganzen Eies. Ob dieser Satz allgemeine Gültigkeit für alle Fragmente besitzt, war auf Grund meiner Versuche nicht zu sagen; sehr wahrscheinlich aber wurde dies, nachdem *Driesch* aus Fragmenten, die nach ihrem Furchungstypus den verschiedensten Regionen des Eies entstammen mussten, normale Larven züchten konnte. Allein auch heute noch kann der Satz, dass jedes beliebige Fragment eines Seeigel-Eies bis herab zur Grösse  $\frac{1}{4}$  einen Pluteus, bis zur Grösse  $\frac{1}{16}$  eine Gastrula liefern könne (vergl. *Driesch* [12], nicht als bewiesen angesehen werden. Ja, man darf sagen, es sprechen gewichtige Momente dafür, dass das Seeigel-Ei kein äquipotentes System ist. Ich habe oben sub 10 berichtet, dass ein von mir isoliert gezüchtetes, rein animales (völlig pigmentloses) Fragment trotz voller Lebensfähigkeit sich nicht über das Blastula-Stadium entwickelte, dass in einer Massenkultur von Fragmenten rein animale (pigmentlose) Gastrulae überhaupt nicht zu finden waren. Zoja (24) sah aus animalen Blastomerenhaufen von *Strongylocentrotus* niemals Gastrulae hervorgehen und *Driesch* (13) hat zwar aus animalen  $\frac{1}{8}$  und  $\frac{1}{16}$  Blastomeren solche erzielt, aber trotz voller Gesundheit der Keime nur sehr wenige, während alle entsprechend grossen lebensfähigen Keime aus vegetativen Blastomeren gastrulierten. *Driesch* erklärt diese Unterschiede so, dass die aus animalen Bereichen des Eies stammenden Keime die Regulation zum Ganzen schwieriger gewinnen als vegetative; aber sie können sich doch, wie die Entwicklung einzelner lehrt, unter günstigen Umständen zum Ganzen regulieren, und die Behauptung der Äquipotenz bleibe nach wie vor richtig.

---

1) Ich habe später (3) dieses Minimum auf  $\frac{1}{20}$  des Eies angegeben, was einerseits auf einem Rechenfehler beruhte, wie *Driesch* kürzlich aus einer Vergleichung meiner Abbildungen ganz richtig entnommen hat, andererseits auf der irrthümlichen Voraussetzung, dass der Grössenunterschied der Larven dem der Ausgangszellen direkt proportional sei. *Driesch* hat gezeigt, dass zur Bildung eines Pluteus  $\frac{1}{4}$  des ganzen Eies notwendig ist.

Auch gegen diese Erklärung sind meines Erachtens gewichtige Bedenken zu erheben. „Regulierung zum Ganzen“ bedeutet bei *Driesch*, wie wir wissen, Wiederherstellung des polar-bilateralen Gerichtetseins der kleinsten Teilchen. Wenn also in der  $\frac{1}{8}$ - und  $\frac{1}{16}$ -Blastomere eine solche Regulation nötig ist, so muss, da Schädigungen bei der Isolierung vermittelt der *Herbsts*chen Methode nicht vorkommen können, angenommen werden, dass jede normale Zellteilung während der Furchung die typische Orientierung der Teilchen zerstört und zwar so ausgiebig, dass die isolierte animale Blastomere und die aus ihr entstehende Blastula in der Regel gar nicht mehr im Stande ist, diese Störung auszugleichen. Ja, man wird nicht umhin können, zu schliessen, dass die rasch aufeinanderfolgenden Zellteilungen mit ihrer strukturzerstörenden Wirkung zum mindesten in der animalen Hälfte einer jeden Blastula von dem vorausgesetzten bilateral-polaren Gerichtetsein der Teilchen nichts mehr übrig lassen würden.

Wir werden also schon durch diese Betrachtung wieder auf Schichtung hingewiesen. Eine sehr naheliegende Annahme scheint mir nun die zu sein, dass von einer gewissen Zone an im animalen Bereich des Eies diejenige Plasmabeschaffenheit, die zur Gastrulation nötig ist, nicht mehr oder nicht in genügender Menge vertreten ist, und dass die äquatoriale Furche gerade ungefähr an der entscheidenden Stelle durchschneidet, so dass im einen Fall die animale Blastomere noch diese notwendige Qualität oder Quantität besitzt, im anderen nicht. Da die animalen Blastomeren des *Strongylocentrotus*keims von dem Pigmentring im einen Fall mehr, im anderen weniger, ja in manchen fast nichts erhalten, sind für die Annahme einer solchen Variabilität in der durch die äquatoriale Furche bewirkten Material-scheidung direkte Anhaltspunkte gegeben. Die sichere Entscheidung der Frage wird nur an Fragmenten, und zwar nur an denen des *Strongylocentrotus*-Eies zu erlangen sein, indem hier allein die Möglichkeit besteht, den äussersten animalen Bereich mit Sicherheit zu gewinnen. Erst wenn aus solchen möglichst animalen Fragmenten von  $\frac{1}{16}$  Eigrösse Gastrulae, aus solchen von  $\frac{1}{4}$  Grösse Plutei gezüchtet werden können, wird die Äquipotenz des Keimes behauptet werden dürfen<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> *Driesch* (7) hat aus beliebigen, durch Zerschneiden gewonnenen Blastula-Fragmenten Gastrulae gezüchtet. Es könnte scheinen, dass damit unsere Frage im Sinne der Äquipotenz entschieden sei. Dies ist jedoch nicht der Fall; denn nach den Angaben, die *Driesch* über seinen Versuch macht, ist es sehr wohl denk-

Anhangsweise mögen hier noch einige Bemerkungen Platz finden.

*Driesch* hat, wovon oben schon mehrfach die Rede war, kürzlich eine Aufgabe gelöst, die auch ich mir seit Anfang der 90er Jahre gestellt und vergeblich, sowohl an Seeigel- wie an Froscheiern zu lösen gesucht hatte: zwei Eier zu gemeinsamer und einheitlicher Entwicklung zu bringen; und er hat damit seinen grossen Verdiensten um die Entwicklungsphysiologie ein neues sehr wichtiges hinzugefügt. *Driesch* hat schon darauf aufmerksam gemacht, dass sein Fall von den Ei-Vereinigungen, auf denen die *Ascaris*-Riesen *zur Strassens* (19) beruhen, verschieden ist: er hat aus zwei befruchteten Eiern ein Individuum aufgezogen, wogegen die Riesenembryonen *zur Strassens* aus einem befruchteten Ei, wenn auch ungewöhnlicher Art, entstanden sind. Doch hat *Driesch* den hiermit ganz klar präzierten Unterschied wieder verwischt durch den Beisatz, dass dem Plasma nach der Fall von *zur Strassen* dem seinigen entspricht, nur nicht dem Kern nach<sup>1)</sup>. Denn auch in Bezug auf das Plasma besteht meines Erachtens zwischen den beiden Fällen ein grundsätzlicher Unterschied. Wohl verbinden sich auch bei *zur Strassen* zwei Zellen, die wir — ungenau — Eier nennen können, zur Bildung eines Organismus, aber sie bewahren dabei nicht ihre eigene Individualität, wie in dem Fall von *Driesch*, sondern sie verschmelzen zu einem cellulären Individuum, in der gleichen Weise, wie sich Ei- und Samenzelle zu einer Zelle vereinigen<sup>2)</sup>. Und nicht erst als Eizellen thun sie dies, was, wenn es möglich wäre (bei monospermer Befruchtung), vielleicht gar nicht zu einer normalen Entwicklung führen würde, sondern schon in der vorvorigen Generation, als Ovocyten I. Ordnung, wo die Anordnung der Plasmateilchen von der des vor der

bar, dass er unter seinen 91 Teilstücken kein einziges rein animales im Sinne der obigen Erörterungen gehabt hat. Auch diese Versuche sind an *Strongylocentrotus*-Keimen zu wiederholen.

1) Bezüglich der Kerne liegt der essentielle Unterschied der beiden Fälle darin, dass bei *zur Strassen* jede Zelle des neuen Organismus in der relativen Qualität ihrer Kernsubstanz so gestellt ist, wie bei der normalen Entwicklung, während bei *Driesch* der neue Organismus zwei Hälften besitzt, deren Kerne so verschieden sind, wie sonst die Kerne zweier verschiedener Individuen.

2) Der Fall von *zur Strassen* lässt sich sonach in gewisser Hinsicht der Dispermie vergleichen. Wie sich hier zwei Samenzellen und eine Eizelle zu einer ersten Embryonalzelle vereinigen, so bei *zur Strassen* zwei Eizellen und eine Samenzelle. Dass dieser letztere Fall einen normalen Organismus liefert, der erstere nicht, ist ein schöner Beweis dafür, dass nicht die Vereinigung von mehr als zwei Zellen an sich die Entwicklung stört, sondern nur der im Fall der Dispermie doppelt vorhandene Teilungsapparat (Centrosoma).

Furchung stehenden Eies noch sehr verschieden ist. Ja es ist nicht einmal sicher, ob die Ovocyten von der Polarität des Eies irgend etwas schon besitzen. Ihre rings gleich erscheinende Plasmabeschaffenheit, die centrale Lage des Keimbläschens, das Fehlen einer Beziehung zwischen dem Entstehungsort der Richtungskörper und der späteren Eiachse, lassen es möglich erscheinen, dass die Polarität der reifen Eizelle sich erst in ihr selbst ausbildet. Wie dem aber auch sein mag, die beiden zu einer annähernd kugeligen Zelle vereinten Ovocyten sehen in ihrer Plasmastruktur genau so einheitlich aus, wie eine normale Ovocyte und es erscheint nur natürlich, dass die Umlagerungen, welche schliesslich zu der charakteristischen und bei der Entwicklung so wichtigen Heteropolie der ersten Embryonalzelle führen, sich in dem vereinigten Plasma ebenso vollziehen, wie in einem normalen Ei. Es entsteht ein Riesenei, das nur in der Menge seiner Teile von einem gewöhnlichen verschieden ist. — Etwas ganz anderes bieten die Vereinigungen von *Driesch*, deren zwei Komponenten für sich und in ihren Abkömmlingen für immer die individuelle Selbstständigkeit bewahren und doch zu Teilen eines einheitlichen Organismus werden. Der hier vergleichbare Zustand ist der auf dem Zweizellenstadium angelangte normale Keim; die zwei befruchteten Eier spielen, wie *Driesch* es ganz richtig formuliert hat, die Rolle von Blastomeren. Daher rührt es auch, dass wenn aus dieser Art von Vereinigung eine Einheitsbildung hervorgehen soll, noch eine besondere Bedingung zu erfüllen ist: die beiden befruchteten Eier müssen in bestimmter Weise zu einander orientiert sein. — Bei *Ascaris* ist diese Art von Einheits-Riesenbildung meiner Überzeugung nach unmöglich, weil sich hier die Abkömmlinge eines jeden Eies von Anfang an nach mindestens zwei verschiedenen Richtungen spezialisieren<sup>1)</sup>.

Diese Betrachtung führt noch auf eine weitere. Ich habe soeben als essentiell für den Fall von *Driesch* hervorgehoben, dass die beiden zu gemeinsamer Entwicklung schreitenden Eizellen dauernd ihre individuelle Selbstständigkeit bewahren. *Driesch* selbst hat gerade umgekehrt sein Experiment als Vereinigung zweier Individualitäten zu einer bezeichnet, wozu das Gegenstück in seinen Versuchen mit isolierten Blastomeren gegeben sei, wo es sich um Spaltung einer Individualität handle. Es ist gewiss, dass man das Verhältnis in dieser Weise ansehen kann, indem im einen Fall zwei Ausgangsgebilde, von denen jedes ein Individuum liefern würde, zusammen nur ein

<sup>1)</sup> Vielleicht liegt in den von *zur Strassen* in Fig. 30 — 32 abgebildeten Doppelsembryonen dieser Fall vor.

Individuum aus sich hervorgehen lassen, im andern Fall ein entsprechendes Ausgangsgebilde im weiteren Verlauf gezwungen wird, zwei Individuen zu bilden. Doch ist auch noch eine andere Betrachtungsweise möglich. Wenn *Driesch* von Verschmelzung zweier Individualitäten zu einer spricht, so ist für ihn das Ei das gleiche Individuum, wie der fertige Organismus. Vom Standpunkt der Zellenlehre aus ist dies nicht zutreffend. Das Wesentliche der Ontogenese eines Metazoon liegt, von hier aus besehen, darin, dass sich zahlreiche celluläre Individuen zu einem Individuum höherer Ordnung vereinigen. Von wann an wir diesen Zellenkomplex, der typischerweise von einer Ahnzelle, dem befruchteten Ei, abstammt, ein Individuum nennen können, lässt sich natürlich nicht genau fixieren, wie ja die Grenzen solcher Begriffe immer schwankend sein müssen. Dies ändert aber nichts an der Richtigkeit der Aufstellung, dass wir das Metazoon als ein Individuum anderer Art bezeichnen müssen, als das Ei, aus dem es entstanden ist. Was in Hinsicht der Individualität dem Ei gleichwertig ist, das sind die einzelnen Zellen des Metazoon; es handelt sich also bei jeder Ontogenese immer nur um Individuenspaltung (Zellteilung), wobei vermöge der besonderen Qualitäten dieser einzelnen Individuen eine ganz andere Art von gemeinsamer Individualität, eine höhere Einheit bewirkt wirkt. Betrachten wir also einen auf dem Zweizellen-Stadium angelangten normalen Keim, so können wir nicht sagen: hier besteht ein Individuum, sondern wir haben zwei Individuen vor uns, die gemeinsam zur Entstehung eines Individuums höherer Ordnung Veranlassung geben. Auch thun sie es ja nur, weil sie durch die Art ihrer Entstehung in besonderer Weise an einander gebunden und zu gemeinsamer Entwicklung gezwungen sind; befreit man sie durch Versetzen in kalkfreies Wasser von dieser Bindung, so liefert jedes für sich ein Individuum höherer Ordnung.

Die gemeinsame Entwicklung zweier befruchteter Eier ist, von diesem Standpunkt aus angesehen, prinzipiell das Gleiche. Sind nur die beiden Eier so beschaffen und so aneinander gefügt, dass die Zellen des durch die successiven Teilungen entstehenden Komplexes entsprechende Eigenschaften haben, wie diejenigen des aus einem Ei hervorgehenden Komplexes, so entsteht ein normales Individuum höherer Ordnung. Mit anderen Worten: Die normale Entwicklung bietet uns die gleiche Vereinigung mehrerer Individualitäten zu einer (höheren), wie der Fall von *Driesch*.

Diese Überlegung zeigt, wie mir scheint, dass der Begriff des „Ganzen“, wie es vom Ei an durch die einzelnen Stadien der

Ontogenese durchgehen soll, kein sehr nützlicher ist. Der Keim besitzt, sobald die Furchung begonnen hat, keine Gesamtindividualität, sondern ist ein Komplex von cellulären Individuen. Diese oder ihre Abkömmlinge treten vermöge ihrer Eigenschaften in solche Abhängigkeitsverhältnisse zu einander, dass eine Einheit: ein Individuum höherer Ordnung entsteht. Gerade am Seeigelkeim lässt sich diese Unterscheidung sehr klar anschaulich machen. Die erste Embryonalzelle dokumentiert sich als eine Einheit dadurch, dass sie nicht in Stücke geteilt werden kann, die jedes wieder ein Ganzes darstellen; die Zerstückelung liefert im günstigsten Falle nur wieder ein zur Entwicklung befähigtes Gebilde. Der Pluteus zeigt die gleichen Eigenschaften der Einheitlichkeit; von seinen Teilstücken ist keines im Stande, ein Ganzes darzustellen. Auf den zwischenliegenden Stadien dagegen finden wir eine Teilbarkeit des Keimes; die cellulären Individuen während der Furchung lassen sich isolieren und geben bis zu einer gewissen Grenze je einen normalen Pluteus. Es geht also die Einheit verloren, um früher oder später in dem gebildeten Zellenkomplex durch eine ganz andersartige wieder ersetzt zu werden.

Dass dieser Zellenkomplex von einem cellulären Individuum, dem befruchteten Ei, seinen Ursprung nimmt, ist natürlich der einfachste Modus, um jeder Zelle diejenigen Qualitäten zu verleihen, die zur Entstehung gesetzmässiger Abhängigkeiten, auf denen die Gesamtindividualität beruht, nötig sind. Im Übrigen fordert schon die Konjugation eine Zelle als Ausgangspunkt. Allein dieser Modus ist, wie die *Driesch'schen* Experimente lehren, nicht der einzig mögliche.

Man begegnet vielfach der Vorstellung, dass die Zellenlehre, d. h. hier die Lehre, die Zellen seien selbständige Organismen (Individuen), das Metazoon ein Zellenstaat, zur Erklärung der ontogenetischen Erscheinungen nicht ausreiche; dass vielmehr vom Ei her eine Einheit bestehe, in welcher die Zellen nur Unterabteilungen seien, ähnlich etwa, wie die Metameren in einem gegliederten Tier. So sagt *Rauber*: Der fertige Organismus ist nichts anderes als das in gesetzmässiger Weise gewachsene und zerlegte Ei. Diese Vorstellung, der schon das phylogenetische Verhältnis zwischen Protozoën und Metazoën widerspricht, ist meiner Überzeugung nach nicht begründet. Das Experiment von *Driesch* zeigt aufs klarste, dass eine den Zellen übergeordnete Einheit oder Ganzheit während der Furchung nicht existiert. Wenigstens dürfte es nur eine geringe Bedeutung haben, das als ein Ganzes — immer im Hinblick auf das Metazoën-Indi-

viduum — zu bezeichnen, was auch zu einem Halben gemacht werden kann.

Diese Betrachtung führt uns wieder zurück auf die oben vertretene Auffassung, dass bei der Entstehung normaler Plutei aus Fragmenten, aus isolierten Blastomeren oder aus zwei zu gemeinsamer Entwicklung genötigten Eiern nicht während der Furchung eine Regulation zum verkleinerten oder vergrößerten Ganzen<sup>1)</sup> eintritt, sondern die spätere Ganzbildung ohne jede Regulation lediglich aus den Qualitäten der Ausgangsgebilde, bei der künstlichen Zusammenfügung zweier Eier aus der von Anfang an richtig getroffenen gegenseitigen Achsenstellung zu erklären ist.

1) Wenn man darunter nicht die Bildung einer einschichtigen Zellenblase verstehen will.

### Litteratur-Verzeichnis.

1. Boveri, Th., Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München Bd. V, 1889.
2. Boveri, Th., Befruchtung. *Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch.* Bd. I, 1891—1892.
3. Boveri, Th., Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier etc. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. II, 1895.
4. Boveri, Th., Zellen-Studien, Heft IV. Über die Natur der Centrosomen. Jena 1900.
5. Driesch, H., Entwicklungsmechanische Studien, V. Von der Furchung doppeltbefruchteter Eier. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 55, 1892.
6. Driesch, H., Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. *Anat. Anz.* VIII, 1893.
7. Driesch, H., Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. II, 1895.
8. Driesch, H., Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. IV, 1896.
9. Driesch, H., Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. VII, 1898.
10. Driesch, H., Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. VIII, 1899.
11. Driesch, H., Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. *Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch.* Bd. VIII, 1898, 1899.
12. Driesch, H., Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 4. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. X, 1900.

13. Driesch, H., Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. X, 1900.
14. Herbst, C., Über das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen in kalkfreiem Medium. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IX, 1900.
15. Hertwig, O. und R., Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.
16. Selenka, E., Zoologische Studien. I. Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus*. Leipzig 1878.
17. Selenka, E., Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. II. Heft. Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.
18. Spemann, H., Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen. Sitzber. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, Jahrgang 1900.
19. Strassen, O., Über die Riesenbildung bei *Ascaris*-Eiern. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VII, 1898.
20. Wilson, E. B. and Mathews, A. P., Maturation, Fertilization, and Polarity in the Echinoderm Egg. Journ. of Morph. Vol. X, 1895.
21. Wilson, E. B., The Cell in Development and Inheritance. New York und London, II. Aufl., 1900.
22. Ziegler, H. E., Über Furchung unter Pressung. Verhandl. der anatom. Gesellschaft 1894.
23. Ziegler, H. E., Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1896.
24. Zoja, R., Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune meduse. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. I und II, 1895.

# Über neuere Funde versteinerner Gliedmassenknorpel und -muskeln von Selachiern.

Mit 8 Textfiguren.

Von  
Hermann Braus.

(Nach einem am 22. November 1900 gehaltenen Vortrag.)

Man begegnet häufig der Meinung; dass unter den Versteinerungen knöcherne Skeletteile allein gut erhalten seien. Von niederen Vertebraten, vor allem auch den ihrer Grösse und Häufigkeit nach zu zahlreichem Vorkommen unter fossilen Funden wohl befähigten und für die Stammformen höherer Wirbeltiere sehr wichtigen Selachiern und anderen Knorpelfischen kannte man in der That lange nur die charakteristischen Zähne, welche das Maul dieser Tiere so ausserordentlich bewehren. Bei genauerer Durchforschung der Schichten unserer Erdrinde und namentlich bei der erhöhten Beachtung, welche den Tierresten nicht nur ihrer geologischen Bedeutung als Leitfossilien nach, sondern auch als ursprünglicher Tierformen und Vorfahren der recenten Tierwelt unter dem Einfluss der Descendenztheorie zu teil wurde, erwies sich der Reichtum mancher, besonders günstiger Schichten auch an nicht knöchernen Überresten als ziemlich bedeutend. Namentlich das letzte Decenium hat uns in dieser Richtung mit einem grossen Formenreichtum von niederen Fischen: Selachiern, Ganoiden, Dipnoern bekannt gemacht, Tieren, deren Mannigfaltigkeit im Palaeo- und teilweise auch im Mesozoikum alles weit zurücktreten lässt, was heute noch von diesen Formen lebt. Besonders die Kohlenschiefer bei Saarbrücken, in Böhmen, Schottland und Nordamerika und die Jura- und Liasgesteine von Solenhofen und der schwäbischen Alp sind