

Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren.

Von

Hans Driesch.

—
Mit Tafel XVII.
—

Eingegangen am 19. December 1894.

Die Versuche CHABRY'S über das Entwicklungsvermögen isolirter Blastomeren von Ascidieneiern haben eine sehr verschiedenartige Deutung erfahren. CHABRY [3] selbst sagt bekanntlich, er habe aus einer der beiden ersten Blastomeren — um nur diese hier heranzuziehen — »demi-individus« erhalten. Ich [5], der ich mich von Anderen zuerst über diese Frage äußerte, war auf Grund des Textes und der Figuren der Abhandlung des französischen Forschers, der Ansicht, er habe Ganzbildungen erhalten, »denen allerdings gewisse Organe von minderer Bedeutung fehlten«. O. HERTWIG [13] schloss sich dem soeben citirten Ausspruch von mir an. Auch ROUX [18] that dies, wenn nicht ganz unzweideutig, so doch zögernd mit den Worten, dass ihm die CHABRY'schen Gastrulae und Larven »schon kompletirt zu sein schienen«. WEISMANN [21] urtheilte ähnlich; BARFURTH [1] dagegen warf sich zuletzt allein als voller Vertheidiger der »demi-individus« auf.

Man wird mir Recht geben in der Meinung, dass ein erneutes Studium der Entwicklung von Ascidienblastomeren den Vorzug verdiene vor einer fortgesetzten »Auslegung« der CHABRY'schen Abhandlung, denn unser Zweck ist eine philologische Textkritik doch nicht. Um dieses erneute Studium auszuführen, verwannte ich einige Wochen eines längeren Aufenthaltes in Neapel und lege im Folgenden die Resultate dieses Studiums dar. Ich bemerke gleich Eingangs, dass mir nur an Konstatirung der wesentlichen Hauptmomente des Problems lag: zahlreiche andere Arbeiten, deren Verfolg mir wichtiger erschien, verhinderten mich, allzusehr in

Details der Beobachtung einzutreten, obwohl sich auch hier Manches von Interesse ermitteln lassen möchte.

Technisches.

Ich schüttelte in der früher [5] von mir beschriebenen Weise die künstlich befruchteten Eier von *Phallusia mammilata* auf dem zwei- und vierzelligen Stadium: dem entsprechend werde ich im Folgenden handeln von der Entwicklung einer Blastomere des zweizelligen und einer, zweier und dreier Blastomeren des vierzelligen Stadiums. Der geschilderte Versuch ist weit leichter erfolgreich auszuführen als bei Echinideneiern: nach 25 Sekunden langem mittelstarkem Schütteln hat man 40 bis 50 Objekte oder mehr. Die sehr feste Hülle platzt nie, es gelingt also auch nicht eine wahre »Isolirung« der einen Blastomere, vielmehr nur — was aber ja genügt, — die Abtödtung der anderen.

Durch Zerschneiden des Eies gelang es ebenfalls, isolirte Blastomeren zu erhalten, und diese schienen Anfangs sogar einen größeren Vortheil insofern zu bieten, als sie wirklich im strengen Wortsinne »isolirt« und zugleich aus der Hülle befreit waren: doch starben die Larven, die sich aus solchen freien Blastomeren entwickelten, aus mir unbekanntem aber wohl ermittelbaren Gründen stets sehr bald, weit früher als in der Hülle, und desshalb wurde die Methode des Zerschneidens nur ein Paar Mal angewandt.

Alle Beobachtungen sind am lebenden Objekt gemacht: legt man dieses unter ein Deckglas, so sieht man die Hauptzüge der Organisation vortrefflich. Die Entwicklung verläuft sehr rasch: in weniger als 24 Stunden ist die typische Larve ausgebildet.

Die Furchung.

Fig. 1 stellt ein nach dem Leben gezeichnetes 16zelliges Furchungsstadium unserer Ascidie dar: dasselbe ist bilateral gebaut und besitzt zwei Mikromeren.

Eine Blastomere des zweizelligen Stadiums nun, deren Partner abgetödtet ist, verhält sich wie folgt: zunächst rundet sie sich ganz oder nahezu zur Kugel ab (Fig. 2); sodann theilt sie sich in zwei Zellen. Eine fixe Beziehung dieser Theilungsebene zu der todten Blastomere existirt nicht, und ich bemerke gleich hier, dass auch die Achse des späteren Embryos zu derselben in keiner fixen Beziehung steht: das Schütteln hat wahrscheinlich die Lage der leben-

den Blastomere stark, und zwar natürlich inkonstant, beeinflusst resp. verändert.

Die (der Acht-Theilung des ganzen Eies zeitlich entsprechende) Viertheilung unseres Objektes geht nun bisweilen so vor sich, dass, wie im normalen Viererstadium, die vier Zellen neben einander liegen, weit öfter jedoch sind Abweichungen von dieser einebnigen Lage (Fig. 3) und bei Weitem am häufigsten liegen die vier Zellen in den Ecken eines Tetraeders (Fig. 4), und zwar nicht auf Grund einer nachträglichen Verschiebung, sondern es führt die Richtung der Theilung unmittelbar zu dieser Lage.

Im Gegensatz zum Normalen ist also die Furchung isolirter Blastomeren des Zweierstadiums meist schon von ihrem vierzelligen Stadium an kompakt.

Bei der nächsten Theilung theilt sich entweder jede Zelle in zwei gleiche (Fig. 5), oder aber eine Zelle zerfällt ungleich: es sind dann also eine Mikro- und eine Makromere deutlich kenntlich. In jedem Falle ist der achtzellige Haufen solid, denn auch wenn die vier ersten Zellen nicht tetraedrisch, sondern neben einander lagen, resultirt jetzt ein zweischichtiges Gebilde (Fig. 6).

Beurtheilung. Die Furchung der isolirten Blastomere des zweizelligen Stadiums ist nie der Form nach »halb«, lediglich die bisweilen auftretende eine Mikromere ist ein Anklang an das, was die isolirte Zelle im Verbande gethan haben würde, aber auch nur ein leiser Anklang, der, wenn immer die Mikromerenbildung im Plasma präformirt wäre (wie MORGAN [16] für Seeigeleier zeigte), ganz wohl verständlich sein dürfte; man vergleiche im Übrigen meine Figuren 5 und 6 mit der rechten oder linken Hälfte von Fig. 1: die Zellen entsprechen sich der Lage nach durchaus nicht. Andererseits ist die Furchung der isolirten Blastomere auch nie »ganz«, d. h. ihre Zellen sind nicht solchen der Ganzfurchung ohne Weiteres der Lage nach vergleichbar, sie ist der Ganzfurchung nicht, wie beim Amphioxus [22], »ähnlich«; schon das tetraedrische Viererstadium schließt das aus.

Am besten wird die Furchungsart unserer isolirten Blastomere des Zweizellenstadiums wohl als regellos-solid bezeichnet. —

Schüttelt man Eier auf dem vierzelligen Stadium und wählt alle die Objekte aus, welche zwei lebende neben einander liegende Zellen enthalten, so liegen naturgemäß drei oder, wenn man lieber will, vier Möglichkeiten vor: entweder man hat zwei »vordere« oder zwei »hintere« oder zwei »seitliche« Zellen vor sich, d. h.

solche, welche im normalen die Rolle der »vorderen« gespielt haben würden, und so fort.

Die nächste Theilung zweier Zellen des Viererstadiums liefert fast stets ein Tetraeder, selten vier Zellen in einer Ebene. Der weitere, zum achtzelligen (dem normalen 16zelligen entsprechenden) Stadium führende Theilungsprocess unseres Objectes liefert nun stets, auch wenn die vier ersten Zellen einebnig lagen, ein solides Gebilde, aber dieses kann keine, oder eine oder zwei Mikromeren (Fig. 7 u. 8) aufweisen.

Eine der vier ersten Zellen, isolirt, weist in ihrem (dem eben geschilderten Achterstadium entsprechenden) Viererstadium in Analogie mit dem letzt dargestellten Befund eine (Fig. 9) oder keine (Fig. 10) Mikromere auf, im Übrigen liegen die vier Zellen solid-tetraedrisch.

Bezüglich der Furchung von dreien der vier ersten Zellen bedarf es hier nur der Erwähnung, dass dieselben fast stets alsbald nach der Operation zusammenrücken¹⁾ und dass ihr sechszelliges Stadium (dem normalen achtzelligen entsprechend) fast stets durchaus solid ist: man sieht ihm in der Form nicht an, dass ihm etwas fehlt; die todte Zelle wird aus der Gesamtform alsbald ausgeschaltet (Fig. 11).

Beurtheilung: Auch die Furchung isolirter Zellen des Viererstadiums ist der Form nach kompakt oder solid: nie viertel- oder halb- oder dreiviertelartig. Eine konservative Tendenz des Plasmas zeigt sich uns jedoch in der Verschiedenheit der Mikromerenbildung und diese lässt uns wohl zugleich sagen, ob wir zwei »vordere« oder »hintere« oder »seitliche« Zellen vor uns hatten und so fort; diese Tendenz ist oben bereits erörtert.

Die »Morula«, d. h. das Furchungsergebnis, welches

¹⁾ Es liegt meiner Ansicht nach durchaus kein Grund vor, in diesem Vorgang etwas Anderes als die Äußerung kapillarer Kräfte zu sehen; wir können ihn den Umordnungen an Seifenblasenkomplexen direkt vergleichen; ebenso fasse ich bekanntlich (Biol. Centrbl. XIII pag. 303, Anal. Theorie pag. 17—18) den Schluss der bisweilen beobachteten »Semimorula« meiner kleinen Echinidenlarven zur Ganzblastula auf. Freilich sind alle diese Dinge »Selbstregulationen«, aber das darf uns nicht hindern, dieselben uns in rein physikalischer Weise vermittelt zu denken (vgl. Anal. Theorie pag. 148—150). »Selbstregulation« ist eben ein teleologischer Kollektivbegriff; sie ist stets im gegebenen Bau des Eies bedingt und kann im Einzelnen auf den allerverschiedensten Eigenschaften dieses Baues beruhen. Regeneration ist eine Unterart der Selbstregulation und darf durchaus nicht mit dem Allgemeinbegriff verwechselt werden.

Blastomerenbruchtheile liefern, ist also stets kompakt, es ist nie der Form nach eine »Semimorula«.

Die Gastrulation.

Der Process der sogenannten Gastrulabildung lässt sich am abgefurchten Keim unserer Partialobjekte leicht betrachten. Dieser abgefurchte Keim besteht an einer Hälfte aus kleineren, an der anderen aus größeren Zellen: wir sehen nun sich die Seite der größeren Zellen stark abflachen, so dass der Keim nahezu halbkuglig erscheint, die abgeflachte Hälfte senkt sich (gleichgültig hier, durch welche Prozesse im Einzelnen) in die Tiefe und bald sehen wir im optischen Schnitte eine typische Ascidien»gastrula« vor uns mit weitem »Blastoporus« (Fig. 12), auch der folgende »Schluss des Blastoporus«, bis er schließlich nur noch ein kleines nahe einem Ende gelegenes Loch darstellt, ist unschwierig zu sehen (Fig. 13): Alles sind verkleinerte Ähnlichkeitsbilder der Prozesse an normalen Eiern, welche stets verglichen wurden. Letztere sind den Partialobjekten immer etwas in der Entwicklung voraus, und zwar um so mehr, je kleiner diese sind, also denen, welche aus einer der vier ersten Blastomeren sich entwickeln, am meisten.

Beurtheilung: Von einer Semigastrula und Entsprechendem kann keine Rede sein: wie eine solche aussehen müsste, mag der Leser sich an der Hand der schönen Abbildungen von VAN BENEDEN und JULIN [2] überlegen.

Die Chorda dorsalis.

Normalerweise ist die Anlage der Ascidienchorda ein mehrschichtiger Zellenstrang, aus ihm bildet sich durch einen im Einzelnen unbekanntem Umlagerungsvorgang die einreihige definitive Chorda der Larve.

Ich habe die Bildung der Chorda bei meinen kleinen Larven mit besonderer Sorgfalt verfolgt: sowohl bei den Nachkommen einer der beiden ersten, wie bei denen dreier oder zweier und einer der ersten vier Blastomeren. Stets findet man etwa acht Stunden nach der Befruchtung (bei ca. 18° C.) im hinteren Theil der dann bereits andeutungsweise in Leib und Schwanz gegliederten kleinen Larven eine wohl umschriebene im optischen Schnitt stets mehrschichtige Zellenmasse, welche ein typisches verkleinertes Abbild der Chordaanlage bei normalen Larven ist. Fig. 14 stellt diese Chordaanlage von einer aus einer der zwei

ersten Blastomeren gezogenen Larve dar, Fig. 15 giebt ein Bild der ganzen Organisation eines aus einer Zelle des Zweizellenstadiums und Fig 16 eines aus einer Zelle des Viererstadiums gezogenen Objektes. Diese Figuren überheben mich weiterer Worte.

Am Tage nach der Befruchtung ist an den kleinen Larven die Chorda dorsalis ebenso typisch einreihig ausgebildet wie an Abkömmlingen des ganzen intakten Eies (Fig. 17).

Die Larvenform.

Wie schon oben erörtert, beginnt sich ca. acht Stunden nach der Befruchtung die Ausbildung der Körperform an den kleinen Larven deutlich zu machen und diese Ausbildung schreitet dann rüstig weiter, immer etwas gegen normale Larven verzögert.

Während nun aber letztere am nächsten Morgen als typische Appendicularialarven munter umherschwimmen, gelangen die Abkömmlinge von Blastomerenbruchtheilen nie aus der Hülle. Schon CHABRY hat das konstatiert und darauf — wohl mit Recht — zurückgeführt, dass die Muskelkraft der kleinen Larven zur Sprengung der Membran zu schwach sei. Unter etwa 250 beobachteten Fällen habe ich nur einmal eine freie Larve aus einem Blastomerenbruchtheil hervorgehen sehen und diese stammte aus dreien der vier ersten Zellen, war also relativ groß: aber auch unter dieser Kategorie von Objekten war sie der einzige Fall.

Abgesehen aber von dem Mangel der Befreiung aus der Membran gleichen unsere kleinen Objekte normalen Larven im Habitus vollständig und machen mit ihrem Schwanze muntere Bewegungen innerhalb der Hülle. Wenigstens gilt das von allen denjenigen Objekten, die aus der Hälfte oder aus drei Vierteln des Eimaterials stammen, Abkömmlinge einer der vier ersten Zellen dagegen habe ich nie weiter, als in Fig. 16 abgebildet, gebracht.

Bezüglich der Abkömmlinge zweier der ersten vier Zellen ist besonders zu betonen, dass ein Unterschied in der Körperform bei den verschiedenen hier möglichen und sich (s. o.) in der Verschiedenheit der Furchung offenbarenden Kategorien nicht zu konstatiren ist.

Fig. 18 giebt eine aus einer der ersten zwei Blastomeren gezüchtete Durchschnittslarve im Umriss wieder. Es braucht kaum betont zu werden, dass nicht alle Larven so gut entwickelt sind ist doch der Schüttelprocess eine gerade die Ascidieneier ziemlich stark schädigende Operation, was schon daran kenntlich ist, dass

so sehr leicht (nach 25 Sekunden langem Schütteln, Seeigeleier vertragen es viele Minuten) Objekte mit abgetödteten Blastomeren erhältlich sind.

Beurtheilung der letzten beiden Abschnitte: Die Larvenbildung erfolgt aus Blastomerenbruchstücken bei Ascidien in einer der normalen Entwicklung geometrisch ähnlichen Art und Weise.

Die Sinnesorgane.

Die normale Ascidienlarve besitzt einen Augenfleck, einen Otolithen und drei Haftpapillen. Diese Organe kommen, wie CHABRY richtig bemerkte, bei den Nachkommen isolirter Blastomeren nie völlig zur Ausbildung. Um von den aus einer der ersten vier Zellen gezüchteten Objekten, welche, wie erörtert, immer sehr früh in der Entwicklung stehen bleiben, ganz abzusehen, so gilt von den anderen Miniaturlarven Folgendes:

Ein Augenfleck ist fast stets da, ein Otolith (Fig. 19) sehr selten, beide bleiben jedoch im Vergleich zu Bildungen normaler Larven gleichsam rudimentär, Haftpapillen wurden ebenfalls höchst selten und auch dann nur meist in der Einzahl, selten in der normalen Dreizahl (Fig. 20) beobachtet. Aus welchen Zellen des Viererstadiums im Speciellen die Beobachtungsobjekte sich entwickelt hatten, war für die Anwesenheit oder das Fehlen der Sinnesorgane ohne Belang.

Ich sehe in dem hier geschilderten ganzen oder theilweise Unterbleibenden der Ausbildung der Sinnesorgane an meinen kleinen Larven den Einfluss einer Schädigung, welche abgesehen von den direkten Folgen des experimentellen Eingriffs, namentlich dadurch hervorgerufen wird, dass in Folge des Unterbleibens der Sprengung der Eihülle die den Larven von einem gewissen Stadium an normalerweise zukommende freie Bewegung nicht stattfinden kann.

Der Grund für diese von mir vertretene Ansicht ist folgender:

Wenn man normale ganze Eier einige Zeit dem direkten Sonnenlicht aussetzt oder auch deren sehr viele in ein kleines Glas und in verunreinigtes Wasser bringt, so gelingt es, die aus diesen Eiern hervorgehenden Larven in ganz ähnlicher Weise schädigend und hemmend zu beeinflussen, wie es an den Miniaturlarven zur Beobachtung kommt. Und zwar pflegen die Hemmungen in Folgendem zu bestehen:

1. Die Befreiung aus der Hülle geschieht sehr verspätet oder unterbleibt ganz.
2. Die Sinnesblase mit Auge und Otolith wird nicht in der typischen klaren Weise wie normal gebildet, oft bleibt es beim Auftreten eines Pigmentfleckes.
3. Haftpapillen fehlen entweder ganz oder treten doch nicht in der normalen Dreizahl, sondern nur zu zweien oder als eine auf (Fig. 21), ja selbst an freien Larven werden oft noch Haftpapillen vermisst (Fig. 22, 23).

Diese Arten der Schädigung decken sich ziemlich genau mit den Hemmungserscheinungen in der Entwicklung meiner kleinen Larven: wir sind also wohl berechtigt, in beiden Fällen identische oder doch ähnliche Gründe anzunehmen und durchaus nicht veranlasst in dem theilweisen Unterbleiben der Sinnesorganbildung in den Miniaturlarven die Tendenz zu einer »Halb-« oder »Viertelsbildung« zu sehen; unten kommen wir noch einmal auf diese Frage zurück.

Resultat:

Aus isolirt überlebenden Blastomeren des Ascidieneies »entwickelt sich nicht ein halber (resp. viertel, drei viertel), rechter oder linker (resp. vorderer oder hinterer) Embryo, sondern stets ein ganzer von halber Größe, dem allerdings (meist) gewisse Organe von minderer Bedeutung (Otolith, ein Haftorgan) fehlen.« [5. pag. 162].

Diese Resultate decken sich mit den Beobachtungen, wenn schon nicht mit der auf Voreingenommenheit beruhenden Darstellung CHABRY's: meine ehemalige Deutung der CHABRY'schen Figuren traf in dem Maße das Rechte, dass ich sie hier als Darstellung meiner Resultate wörtlich abdrucken konnte. Und auch darin behielt ich Recht, dass ich sagte: »ich lege besonderes Gewicht darauf, dass CHABRY nicht einmal eine halbe »Morula« erhalten hat; es scheint aus seinen zwar kleinen und undeutlichen Figuren mit voller Sicherheit hervorzugehen, dass die Ascidi blastomeren sich ebenso verhalten, wie nach WILSON's Untersuchungen die Furchungszellen des Amphioxus, d. h. dass nicht einmal die Furchung den Anschein einer Halbbildung erweckt« [9. pag. 299].

Nun weicht zwar das Verhalten der Ascidi blastomere insofern von jener des Amphioxus ab, als ihre Furchung nie in verkleinertem Maßstabe »ganz« ist (vgl. oben), aber von einer »Halbfurchung«

war ganz und gar keine Rede, wir waren genöthigt unsere Furchungsbilder als »regellos-solid« zu bezeichnen.

Erörterung der abweichenden Ansichten anderer Autoren.

Wenn ich sagte, dass meine Experimentalresultate meine Auffassung der CHABRY'schen Versuche bestätigt hätten, so erscheint dieser Satz Manchem wohl ohne Weiteres berechtigt: es ist aber zu bedenken, dass doch auch meine Versuche zwar richtig und unzweideutig, aber doch meine Darstellung der CHABRY'schen Resultate falsch sein könnte: es verhielten sich dann eben die Ascidien verschieden.

Um nun auch diese Möglichkeit ganz zu beseitigen, müssen wir zum Schluss noch die von anderen Autoren gegen meine Auffassung der Versuche CHABRY's aufgebrachten Gründe prüfen, mag dieses Unternehmen auch Manchen als unnöthige Pedanterie erscheinen.

Die beiden in Frage kommenden Forscher sind ROUX und BARFURTH.

ROUX [18] nimmt gewissermaßen eine Mittelstellung ein: zunächst referirt er CHABRY's Ergebnisse in dessen eigenem Sinne, meint dann aber, durch das Studium der CHABRY'schen Figuren bewogen, wahre »Halbbildungen« seien seine Larven doch nicht, dieselben schienen vielmehr zu beweisen, »dass von der entwickelten einen der beiden ersten Blastomeren aus mehr gebildet werden kann, als einer reinen Halbbildung zukommt«: diese »Mehrbildung« sieht er als einen postgenerativen Vorgang an, da er bekanntlich den Begriff der Re- beziehungsweise Postgeneration nicht auf reine Sprossungsvorgänge beschränkt, sondern auch selbstregulatorische Umlagerungsvorgänge Regeneration nennt — ein Verfahren, welches ich zwar nicht gutheißen kann.

Was im Speciellen die von CHABRY aus isolirten Blastomeren gezüchteten Gastrulae angeht, so scheinen ROUX »die abgebildeten Semigastrulae (Fig. 108 u. 129) nicht mehr diesen Namen zu verdienen, sondern schon kompletirt zu sein«. Abgesehen von dem »schon«, zu dem jeder thatsächliche Grund fehlt — denn ROUX weiß doch nicht, dass sie vorher »halb« waren — kann ich diesen Satz nur unterschreiben, denn er besagt doch, dass die von CHABRY dargestellten Larven eben nicht »Semi-«, sondern »ganze« kleine Gastrulae sind.

Hat also ROUX, von einer etwas eigenartigen, durch seine theoretischen Ansichten bedingten Ausdrucksweise abgesehen, die

CHABRY'schen Figuren sachlich und zwar in einer der meinigen im Grunde genommen nahe verwandten Art beurtheilt, so gilt dieses durchaus nicht von den Ausführungen BARFURTH's [1].

Ich gehe im Folgenden die Gründe, welche BARFURTH für die Halbnatur der CHABRY'schen Larven beibringt, der Reihe nach durch:

1) Die Chorda der kleinen Larven solle nach CHABRY im Gegensatz zu derjenigen normaler Embryonen stets nur aus einer Zellenreihe gebildet werden.

Ein eingehenderes Studium der Ascidienlitteratur (u. a. KORSCHOLT-HEIDER's Lehrbuch) hätte BARFURTH zeigen können, dass bei erwachsenen, aus der Hülle befreiten Ascidienlarven die Chorda einreihig ist, ihre erste Anlage nur ist mehrreihig. CHABRY nun spricht hinsichtlich seiner kleinen Objekte nur von der definitiven Chorda: wie sie hier angelegt wird, sagt er überhaupt nicht. BARFURTH vergleicht also eine Anlage (bei Normallarven) mit dem definitiven Organ (bei kleinen Larven), offenbar, da er die Umwandlung der mehrschichtigen Chordaanlage in die einschichtige Chorda nicht kennt.

Durch meinen Nachweis der mehrschichtigen Chordaanlage selbst bei Viertels-Larven hat dieser bei Weitem wesentlichste Grund der BARFURTH'schen Ansicht allen Boden verloren (Fig. 14—16).

Die Atrialbildung habe ich bei meinen Objekten nicht studirt, bin aber sehr geneigt ihr eventuelles ganzes oder theilweises Unterbleiben als allgemeine Hemmungerscheinung zu betrachten, wie das nach der von mir gegebenen Erörterung auch der Fall ist mit den

2) Sinnesorganen. Bezüglich dieser berichtet BARFURTH (nach CHABRY) ähnlich wie auch wir oben. Ich betone hier nur Folgendes: einen deutlichen Otolithen, der nach CHABRY aus der »rechten« Blastomere stammen soll, erhielt ich unter 120 Fällen (d. h. bei auf dem Zweizellenstadium geschüttelten Objekten) nur etwa 30mal; also war 90mal die rechte Blastomere getödtet? Seltsamer Zufall! Die Bildung eines, nach CHABRY ebenfalls aus der »rechten« Blastomere stammenden Augenflecks dagegen erhielt ich beinahe stets; also war beinahe stets die linke Blastomere getödtet? Wiederum ein seltsamer Zufall und dazu mit dem vorigen ein offenbarer Widerspruch! — Schon CHABRY hat das fast stets beobachtete Auftreten eines Auges bei Entwicklung nur einer der beiden ersten Blastomeren Bedenken gemacht: er half sich durch die nichtssagende

Annahme der Entwicklung eines »linken« Auges, das für gewöhnlich rudimentär bliebe! Da ist meine oben skizzierte Auffassung der Sache denn doch wohl naturgemäßer.

Vergessen wir doch auch nicht, dass Hemmungen der Entwicklung, beruhend auf allgemeinen Schädigungen des Objekts in Folge der Operation, ja auch bei den Abkömmlingen isolirter Echinidenblastomeren überaus häufig sind: wie oft haben sich in meinen Versuchen die kleinen Larven nicht über die Gastrula hinaus entwickelt, wie oft erhielten sie nicht die geringste Anlage eines Skeletes! [5—7]

3) Die Figuren 107 und 126 der CHABRY'schen Arbeit sollen »Halbmorulae« sein. Fig. 107 mag man allenfalls als »Halbfurchung« gelten lassen, Fig. 126 dagegen sieht aus, wie meine Fig. 5 oder 6; wie soll denn nach BARFURTH eine »Ganzmorula« aussehen?

Auch bezüglich der »Halbfurchung« ist aber hier noch besonders darauf hinzuweisen, dass sie nur an der Mikromerenbildung und auch da nicht immer kenntlich ist, nie aber ist sie, wie schon oben betont, der Form und der Art der Zellgenese nach »halb«: man vergleiche doch meine Fig. 7 oder 8 mit dem vorderen, Mikromeren besitzenden Zellabschnitte der Fig. 1: das entspricht sich nicht!

Fig. 108 und 129 bei CHABRY sollen Halbgastrulae sein, »die nach ROUX freilich durch Postgeneration schon kompletirt sind«. Zuvörderst bemerke ich, dass der letzte Passus mir unverständlich geblieben ist: wenn sie »durch Postgeneration schon kompletirt sind«, dann sind sie doch ganz, was heißt denn sonst »kompletirt«? Dann aber bedeutet der BARFURTH'sche Satz: »Fig. 108 und 129 sind Halbgastrulae, die nach ROUX freilich ganz sind« — jedenfalls eine seltsame Ausdrucksweise, die man zur Noth durch den Satz: »... sind Halbgastrulae, freilich nicht nach der Ansicht von ROUX« wiedergeben könnte. Wenn nun aber gar weiterhin von BARFURTH gesagt wird: »Die Differenz zwischen CHABRY und ROUX besteht nur darin, dass Ersterer diese Halbbildungen für definitiv hält, während sie nach ROUX späterhin durch Postgeneration kompletirt werden«, so suche ich hier vergebens nach klarem Inhalt: Der Satz ist doch offenbar gleichbedeutend mit »Die Differenz ... besteht nur darin, dass Ersterer die Larven (oder vielmehr die vorliegenden Figuren, denn um diese allein handelt es sich) für halb, Letzterer für ganz hält«. Aber da sagt man doch wahrlich nicht »nur«: da handelt es sich ja um zwei Gegensätze! — Doch

lassen wir diese unerquickliche Erörterung, die mir nur desswegen geboten erscheint, weil BARFURTH fortfährt¹⁾, sich auf seine Ascidien-

¹⁾ Im Referat »Regeneration und Involution« im II. Band der »Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte« (1893).

Obwohl in diesem Referate eine gleichmäßigere Behandlung des Gegenstandes anzuerkennen ist, als im vorigen [10. Anhang 1], so dass jetzt auch Gegner der BARFURTH'schen (oder besser ROUX'schen) Ansicht das Wort erhalten, so ist doch wieder zu betonen, dass man eine wirklich sachgemäße Darstellung der gegnerischen Ansicht immer noch vermisst: meiner ontogenetischen Reiztheorie, welche doch im Theil X meiner »Studien« [8] BARFURTH vorlag, wird gar nicht Erwähnung gethan. So sieht es denn nach BARFURTH aus, als stünde meine Auffassung der ROUX'schen Halbembryonen, ja, als stünde meine ganze Auffassung der Ontogenese völlig haltlos in der Luft »Ein einziger aus einem halben Ei hergestellter Hemiembryo« (pag. 181) »beweist« eben nach meiner Ansicht durchaus noch nicht ROUX' Grundansicht, auch tausend Hemiembryonen thun das nicht, sobald in anderen Fällen Ganzembryonen resultiren, und zumal, sobald sich eine andere Auffassung der Halbembryonen, als die ROUX'sche — ich sage nicht »beweisen«, aber doch wenigstens plausibel machen lässt. Aber um das klar zu stellen, dazu bedarf es eben eines weiteren Ausholens, zumal eines Eingehens auf die Frage: »wie kommt Richtung in den Keim« [8—10]? Gerade dass diese von mir so besonders scharf betonte Frage bei BARFURTH nicht einmal genannt wird, muss dem Fernerstehenden den Eindruck erwecken, als seien meine Deduktionen beliebige Einfälle und nicht ein innerlich zusammenhängendes, systematisches Ganze. — Von der Art, wie BARFURTH fremde Autoren behandelt, giebt es auch eine gute Illustration, dass er MORGAN sowohl unter denjenigen Forschern nennt, welche »für eine Entwicklung durch regulirende Wechselbeziehungen der Furchungszellen« eingetreten wären (auf pag. 146, nebenbei bemerkt ein unklarer Ausdruck, für den ich niemals »eingetreten« bin), als auch (auf pag. 151) unter denen, »welche sich zu Gunsten des Principis der organbildenden Keimbezirke ausgesprochen haben«! Thatsache ist, dass MORGAN [15, 16] sich gar nicht »ausgesprochen« hat, sondern seine an und für sich sehr klaren Thatsachen ohne Kommentar darzustellen für gut befand. — Auf völliger Verkennung der vorliegenden Probleme beruht es ferner, wenn die Beobachtung MORGAN's [16], dass sich im zweizelligen Stadium an jeder Zelle der spätere Ort der Mikromerenbildung bestimmen lässt, von BARFURTH im Sinne einer »Specifikation der Furchungszellen« behandelt wird: hier betrifft die auftretende Veränderung (wenn anders es eine solche ist und nicht vielmehr bloß das deutliche Sichtbarwerden einer schon vorher bestehenden Verschiedenheit des Eibaues) doch gerade beide überhaupt vorhandene Zellen! »Specifikation der Furchungszellen« im ROUX'schen Sinne heißt aber doch ein Verschiedenwerden der Zellen im Vergleich zu einander, welches durch qualitativ ungleiche Kerntheilung vermittelt wird! — Wenn ich die Reihe der Einwendungen gegen BARFURTH's Referat hiermit schliesse, so heißt das nicht, dass damit ihre Aufzählung eine vollständige sei: wenn ich aber vollständig sein wollte, so würde diese Anmerkung länger als der Haupttext, und ich hätte außerdem vieles schon früher [8—10] Gesagte

notiz zu beziehen und dieselbe dadurch bekannter zu machen, und kehren wir zu den »Semigastrulis« 108 und 129 zurück.

Ich gestehe, als ich Figuren 108 und 129 zuerst bei Lektüre der BARFURTH'schen Abhandlung in CHABRY's Arbeit nachschlug, dachte ich, ich hätte mich verlesen, aber nein. Wenn nun also BARFURTH wirklich die Figuren 108 und 129 für Semigastrulae hält, dann weiß ich wahrlich nicht, wie er sich denn eine »ganze« Gastrula von Ascidien vorstellt: Die herangezogenen Figuren sind nämlich fast identisch mit meinen optischen Schnitten einer ganzen kleinen Gastrula (Fig. 12)!

4) Von angeblichen »vorderen und hinteren Halbbildungen« findet sich bei CHABRY (pag. 309) nur eine kurze, auf die Furchung bezügliche Notiz, nichts weiter.

Ich betone hier nochmals besonders, dass ich (Fig. 16) aus einer der vier ersten Zellen eine typisch ganz entwickelte kleine Larve, die freilich nicht sehr weit in der Entwicklung kam, erhielt: da hätte ich doch nach BARFURTH eine vorder-rechte oder hinter-linke oder dem ähnliche Larve erhalten müssen.

5) Ist in 2) erledigt.

6) Dass CHABRY selbst seine Larven für Halbbildungen hält, wissen wir ja. Die Frage ist eben, ob er Recht hat!

So fällt denn also der ganze BARFURTH'sche Bau bei eingehender Analyse zusammen.

Wenn ein Forscher wie ROUX [19] den BARFURTH'schen Erörterungen seinen Beifall geben konnte, mit den Worten: »Die Umdeutung, welche DRIESCH zu Gunsten seiner Auffassung mit den Ergebnissen L. CHABRY's an Ascidien vorgenommen hat, ist bereits von D. BARFURTH als unzutreffend dargelegt worden«, so ist das nur so zu verstehen, dass er zum mindesten die Figuren 108 und 129, die angeblichen »Semigastrulae«, nicht bei Lektüre des BARFURTH'schen Aufsatzes in CHABRY's Werk nachsah. Übrigens hatte ROUX ja selbst früher eine von der meinigen nur im Wortlaut abweichende »Umdeutung« der CHABRY'schen Resultate versucht, wenn er das, was CHABRY als »demi-individus« bezeichnete, für »schon kompletirt« erklärte [18].

zu wiederholen; denn, wie erwähnt, befand es BARFURTH für gut, meine gesammten gegen ihn (oder vielmehr gegen ROUX) gerichteten Erörterungen als nicht existierend zu betrachten.

Die Bildung eines ganzen verkleinerten Embryos aus Bruchtheilen des Blastomerenmaterials ohne Vermittelung regenerativer Sprossungsvorgänge ist bis jetzt mit Sicherheit konstatiert bei: Ascidien (CHABRY, DRIESCH), Echiniden (DRIESCH [5—7]), Amphioxus WILSON [22]), Fischen (MORGAN [15]), Fröschen (O. HERTWIG [14]), O. SCHULTZE [20]) und verschiedenen Medusen (ZOJA [23]), dazu kommt ein älterer Versuch an Siphonophoren (HAECKEL [12]).

Das abweichende Resultat ROUX' [17] ist zwar als sicher anzusehen, aber bei gewissen Annahmen [8—10] wohl verständlich, die Resultate CHUN's [4] an Ctenophoreneiern sind dagegen höchst unsicher und fragmentarisch.

Neapel, Zoologische Station, 9. December 1894.

Litteraturverzeichnis.

- 1) BARFURTH, D., Halbbildung oder Ganzbildung von halber Größe. Anat. Anz. VIII.
- 2) VAN BENEDEN, E. und JULIN, CH., Recherches sur le développement post-embryonnaire d'une Phallusie. Arch. de Biol. V.
- 3) CHABRY, L., Contribution à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples. Journ. de l'anat. et de la physiol. XXIII.
- 4) CHUN, C., Die Dissogonie der Rippenquallen. Festschr. f. LEUKART. 1892.
- 5) DRIESCH, H., Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. LIII.
- 6) Derselbe, Do. III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen. Ibidem LV.
- 7) Derselbe, Do. IX. Über die Vertretbarkeit der »Anlagen« von Ektoderm und Entoderm. Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. XI.
- 8) Derselbe, Do. X. Über einige allgemeine entwicklungsmechanische Ergebnisse. Ibidem.
- 9) Derselbe, Zur Theorie der thierischen Formbildung. Biol. Centr. XIII.
- 10) Derselbe, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. 1894.
- 11) FIEDLER, K., Entwicklungsmechanische Studien an Echinodermeneiern. Festschrift für KÖLLIKER und NÄGELI. Zürich, 1891.
- 12) HAECKEL, E., Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. 1869.
- 13) HERTWIG, O., Urmund und Spina bifida. Arch. mikr. Anat. XXXIX.
- 14) Derselbe, Über den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Ibid. XLII.
- 15) MORGAN, T. H., Experimental Studies on Teleost Eggs. Anat. Anz. IX.
- 16) Derselbe, Experimental Studies on Echinoderm Eggs. Ibidem.

- 17) ROUX, W., Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. V. Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. VIRCHOW'S ARCHIV CXIV.
- 18) Derselbe, Über das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhandl. d. anat. Ges. Wien. 1892.
- 19) Derselbe, Über die Specification der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. Biol. Centr. XIII.
- 20) SCHULTZE, O., Über die unbedingte Abhängigkeit normaler thierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Verhandl. d. anat. Ges. Straßburg. 1894.
- 21) WEISMANN, A., Das Keimplasma. 1892.
- 22) WILSON, E. B., Amphioxus and the Mosaic Theory of Development. Journ. Morph. VIII.
- 23) ZOJA, R., Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune Meduse. Anat. Anz. X.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII.

Alle Figuren sollen nur die wesentlichen Verhältnisse, von denen die Rede ist, zeigen; sie geben diese jedoch genau, d. h. mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparates wieder. Die Vergrößerungen sind je nach der gewünschten Deutlichkeit verschieden.)

- Fig. 1. Normales sechzehnzelliges Stadium der *Phallusia mammilata*.
- Fig. 2. Die Rundung der überlebenden Blastomere nach der Schütteloperation.
- Fig. 3. Halbtetraedrische Viertheilung der überlebenden Blastomere.
- Fig. 4. Tetraedrische Viertheilung, von jetzt an wird die todte Blastomere fortgelassen.
- Fig. 5. Eine der zwei ersten Blastomeren in acht getheilt, alle Zellen sind gleich.
- Fig. 6. Ebenso: es sind eine Makro- und Mikromere vorhanden.
- Fig. 7. Zwei der vier ersten Blastomeren in acht getheilt, es sind zwei Mikromeren vorhanden.
- Fig. 8. Ebenso, anderes Ei. »Resting stage«.
- Fig. 9. Eine der vier ersten Blastomeren in vier getheilt, es ist eine Mikromere vorhanden.
- Fig. 10. Ebenso; ohne Mikromere.
- Fig. 11. Drei der vier ersten Blastomeren in 6 getheilt; die todte Zelle ist »ausgeschaltet«, vgl. pag. 401.
- Fig. 12. Gastrula, aus einer der zwei ersten Blastomeren hervorgegangen, im optischen Schnitt.

- Fig. 13. Ebenso, Verlagerung des Blastoporus nahezu vollendet.
- Fig. 14. Chordaanlage eines Nachkommen einer der zwei ersten Blastomeren, seitlich gesehen.
- Fig. 15. Organanlage eines Nachkommen einer der zwei ersten Blastomeren, von oben gesehen im Umriss. Darm, Chorda, Mesoderm kenntlich.
- Fig. 16. Organanlage eines Nachkommen einer der vier ersten Blastomeren, von der Seite gesehen. Chorda zu beachten.
- Fig. 17. Chorda einer erwachsenen Larve, aus einer der beiden ersten Blastomeren gezogen.
- Fig. 18. Umriss einer erwachsenen Larve, aus einer der beiden ersten Blastomeren gezogen.
- Fig. 19. Otolith eines Nachkommens einer der beiden ersten Blastomeren.
- Fig. 20. Drei Haftpapillen an einem Nachkommen einer der beiden ersten Blastomeren.
- Fig. 21—23. Geschädigte Normallarven; keine, oder nur eine Haftpapille vorhanden.

