Über einige primäre und sekundäre Regulationen in der Entwicklung der Echinodermen.

Von

Hans Driesch.

Mit Tafel VIII.

Eingegangen am 8. Juni 1896.

In einer früheren Studie¹⁾ habe ich die Begriffe der primären und der sekundären ontogenetischen Selbstregulation aufgestellt. Primäre Regulationen der Ontogenese nannte ich alle solchen Ausgleiche von künstlich gesetzten Störungen, welche durch die der deskriptiv-normalen Ontogenese angehörigen Geschehensarten, also durch Faktoren, die, weil sie auch unter deskriptiv-anormalen Bedingungen sich äußern, in tieferem Sinne normal zu nennen sind, bewerkstelligt werden, während ich den Namen sekundäre Regulation jedem Ausgleichsgeschehnis gab, das durch Vorgänge herbeigeführt wird, welche der normalen Ontogenese fremd sind, wie es z. B. die bei der Regeneration stattfindenden Prozesse sind.

Ich habe nun gelegentlich anderer Untersuchungen, welche den Inhalt eines späteren Aufsatzes bilden werden, Formen von Regulationen beider Art in der Entwicklung von *Asterias* zur Beobachtung bekommen, welche mir eines eingehenderen Verfolgens werth erschienen; den Erfolg meiner Arbeit lege ich hier vor, wobei gleich bemerkt sei, dass die eine Art der zu schildernden Regulationen, die primären, nämlich, Berührungspunkte mit Dingen boten, die ich früher²⁾ schon einmal gelegentlich von Seeigellarven schilderte, wesshalb denn auch diese früheren Beobachtungen nochmals vorgenommen und bei dieser Gelegenheit erweitert worden sind.

¹⁾ »Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von *Echinus microtuberculatus*.« A. E. M. III. pag. 377 ff.

²⁾ Entw. Stud. VIII. Mitth. Neapel. XI. pag. 226.

I. Der Ausgleich der äußeren Form bei faltigen Echinodermenblastulis.

A. Asteriden.

Wenn man Eier von *Asterias glacialis* auf dem zweizelligen Stadium ziemlich stark schüttelt, so wird nur sehr selten die eine der beiden Zellen abgetötet, vielmehr bleiben meist beide Zellen scheinbar in ungestörten Verhältnissen erhalten, die Vornahme der Operation hat aber doch eine bedeutsame Folge und zwar diese:

Wenn die Eier abgefurcht sind, aber noch keinen epithelialen Habitus besitzen, so zeigt die Wandung der »Morula« von einer oder von zwei gegenüberliegenden Seiten einschneidende, oft sehr tiefe und sich, im Falle es zwei sind, nahezu berührende Falten, welche den Objekten das Aussehen von theilweisen Zwillingen verleihen. Solche Falten an der Morula finden sich nun zwar auch bei ungestört entwickelten Asteridenlarven (im Gegensatz zu denen von Echiniden) nicht selten, gleichen sich hier bei der Blastulation aber stets ohne Rest aus; das ist nun zwar auch mit vielen Falten an den geschüttelten Objekten der Fall, aber doch nicht an allen, und mit der Übertragung der Falten auf die echte Blastula beginnt das eigentliche Interesse des Versuchs.

Obwohl ich es nicht sicher konstatirt habe, halte ich dafür, dass die Falten der Wandung in ihrer Richtung der ersten Furchungsebene entsprechen: es spricht dafür, dass erstens doch eben auf dem Zweizellenstadium die Operation stattfand und dass zweitens, sobald zwei Faltungen vorhanden sind, diese immer von gegenüberliegenden Orten ausgehen und stets eine Ebene bestimmen.

Die Figuren 1 und 2 stellen solche gefaltete Blastulae von *Asterias glacialis* dar. Wir wollen uns in diesem Abschnitt nun nicht mit dem seltsamen Einfluss beschäftigen, welchen die eine der Falten, sei sie allein oder eine von zweien, eventuell auf die Darmbildung haben kann, wir handeln hier nur von Ektodermdeformationen, welche aus Faltungen der Blastula hervorgehen.

Ist eine Ektodermdeformation an der Gastrula vorhanden, so liegt sie stets dem Darmorte gegenüber¹⁾ (Fig. 3a), was auch dafür

¹⁾ Ich möchte an dieser Stelle auf einen Passus in O. HERTWIG's »Präformation oder Epigenese?« Bezug nehmen, der eine — übrigens ziemlich verbreitete — Ansicht vertritt, welche ich nicht theile und die mir durch die hier geschilderten Befunde direkt widerlegt zu werden scheint. Es heißt daselbst pag. 95: »... dadurch, dass in Folge der Einstülpung, welche aus den Wachs-

spricht, dass die Falten der ersten Furche örtlich entsprechen, welche normalerweise wohl durch die Achse des als polarig anzunehmenden Eies geht.

Es ist nun eine beachtenswerthe Thatsache, dass Ektodermfalten, welche im Beginn der Gastrulation noch sehr tief gingen, bei vollendeter Gastrulation meist schon etwas seichter, zur Zeit der Mesenchymbildung aber meist völlig verschwunden sind, wenigstens sobald ihre Träger ein gesundes, munteres Verhalten zeigen. Die Figuren 3*b* und *c* sowie 5*a* und *b*, 14*a* und *b* zeigen den successiven Ausgleich der Faltung an mehreren Objekten.

Welche Vorgänge mögen ihm zu Grunde liegen?

Von vorn herein will ich die Anschauung zurückweisen, dass etwa der wachsende Darm die Falte herausdrücke, eine Vorstellung, die schon desshalb gar keiner ernsthaften Diskussion werth ist, da bei Asteriden der Darm bekanntlich nicht durch die ganze Länge der Gastrula hindurch reicht, sondern in etwa $\frac{2}{3}$ der Achsenlänge frei endet: er kommt mit einer Falte am animalen Pol also in der Mehrzahl der Fälle gar nicht in Berührung.

Wenn wir zu einem Verständnis des Faltungsausgleichs gelangen wollen, müssen wir uns, denke ich, dessen erinnern, was wir über das Wachsthum der Asteridenlarve wissen. Da habe ich denn früher¹⁾ schon darauf hingewiesen, dass dieselbe zur Zeit der Mesenchymbildung ihr stärkstes Wachsthum zeigt, indem ihr Längsdurchmesser sich

thumsverhältnissen der Blasenwand zu erklären ist, eine Zellenfläche in neue Lagebeziehungen zu ihrer Umgebung gebracht wird, wird sie Entoderm, erhält sie den Anstoß, die ihrer besonderen Lage entsprechenden Eigenschaften zu entfalten.« Ich sage nun zwar nicht, was HERTWIG mit seiner Anschauung kontrastirt, dass Zellen, »weil sie eine besondere Determinantengruppe besitzen«, zu Entodermzellen werden, aber ich lasse, wie jede primäre Organbildung, so auch die Entodermbildung durch die präformirte Organisation des Eiplasmas ausgelöst werden, sehe also in einer inneren Induktion den Anstoß zu ihr, aber nicht in irgend welcher Veränderung der Beziehungen von Keimetheilen zur Außenwelt. Sind doch bei meinen gefalteten Blastulis gerade durch die Faltung Wandungstheile des Keimes in abnorme Beziehungen zur Außenwelt, nämlich ins Innere des Blastocöls, gebracht worden: diese Theile werden aber durchaus nicht zu Entoderm, sondern meist entsteht dieses gerade an solchen Keimorten, welche durchaus ihre normalen äußeren Beziehungen wahrten; das beweist, denke ich, dass von der uns leider nicht sichtbaren Orientirung der Keimetheile der Anstoß (die Induktion) zur Entodermbildung am bestimmten Orte ausgeht. Vgl. auch Anal. Theor. pag. 176, ferner »Organzellen.« A. E. M. II. pag. 196 und »Organisat. d. Eies.« A. E. M. IV.

¹⁾ »Organzellen.« A. E. M. II. pag. 178; siehe auch HERBST, Exp. Unt. IV. A. E. M. II. pag. 478.

dann um etwa die Hälfte verlängert; zugleich wird das ektodermale Epithel dünner und zeigt seine Kerne weniger dicht liegend, so dass wir das geschilderte Wachsthum nicht als durch Theilung und Wachsthum jeder einzelnen Epithelzelle vermittelt ansehen dürfen, sondern einem vom Blastocöl ausgehenden dehnenden (osmotischen) Drucke zuschreiben müssen.

Ich bin nun geneigt, auch den Ausgleich ektodermaler Falten der Wirkung osmotischen Dehndruckes zuzuschreiben, und zwar vorwiegend desswegen, weil, wie wir sahen, der völlige Ausgleich der Falte sich stets zur Zeit der Mesenchymbildung vollzieht, zu einer Zeit also, in welcher, wie eben erörtert, auch das durch Dehnung vermittelte starke Wachsthum der Larve bei ungestörter Entwicklung statthat.

Ein Faktor, welcher in der deskriptiv-normalen Entwicklung des *Asterias* eine wichtige Rolle spielt, würde nach unserer Auffassung also gleichzeitig zum Ausgleich von Formstörungen verwandt werden; der Ausgleich dieser Störungen wäre als ein in tieferem Sinne »normales« Geschehnis zu bezeichnen, nicht als ein besondere, neue Faktoren benöthigendes; eben darum wäre der Ausgleich von Störungen in der Konfiguration des Ektoderms von *Asterias* eine primäre Selbstregulation zu nennen. —

Es kommt bisweilen vor, dass die Darmanlage nicht, was wir als das Normale schilderten, der Ektodermbucht gegenüber liegt, sondern dass zwei Ektodermbuchten einander vis-à-vis gelegen sind und der Darm ganz der einen der beiden so gebildeten Blasen angehört (Fig. 4); diese seltsame Lage des Darmes diskutieren wir später, hier interessirt uns nur die Thatsache, dass auch in solchen Fällen sehr starker Ektodermdeformation ein völliger Ausgleich statt haben und eine durchaus glatte und normal gestaltete Larve zur Zeit der Mesenchymbildung resultiren kann (Fig. 5a und b), ein Vorkommnis, welches auf einen starken Energiewerth des von uns zum Ausgleich in Anspruch genommenen osmotischen Druckes im Blastocöl hinweist.

B. Echiniden.

Im Jahre 1893 schilderte ich es anlässlich meiner Versuche über den Einfluss verdünnten Seewassers auf die Furchung kurz, dass Blastulae von *Echinus microtuberculatus*, welche sich in Seewasser entwickelt haben, dem 30% Brunnenwasser zugesetzt war, zum großen Theil eine seltsam gestreckte, biskuitförmige Gestalt

darbieten, dass sie jedoch, in reines Seewasser zurückgebracht, oder auch in solches, dem nur etwa 15% Brunnenwasser zugesetzt wurden, sich normal zu entwickeln und auch starke Ektodermbüchten auszugleichen im Stande sind.

Ich habe diese Beobachtungen noch einmal geprüft und vollaus bestätigt gefunden.

Die Fig. I zeigt eine solche in verdünntem Seewasser biskuitförmig ausgebildete Blastula von Echinus im Umriss; die Gebilde erwecken den Eindruck, als wollten sie Zwillinge bilden, wie denn ja in der That seiner Zeit häufig die Bildung zweier kleiner Larven aus einem Ei in verdünntem Seewasser zur Beobachtung gelangte. Gleichwohl entwickeln sich unsere nur gezerzten nicht getrennten Larven in der großen Mehrzahl der Fälle als ein Ganzes. Wie Fig. I zeigt, liegt der Bildungsort des Mesenchyms und Darmes in der ringförmigen Senkung, welche die beiden Blasen des biskuitförmigen Körpers trennt; Fig. II zeigt deutlich, wie um ihn herum die Mesenchymzellen in kreuzförmiger Anordnung und in normaler¹⁾ Zahl von etwa 60 gelegen sind.

Diese Lage des Darmbildungsortes spricht dafür, dass die ringförmige Furche der ersten Furchungsebene des Eies, welche durch seine Achse geht, entspricht, wie ja auch im Wärmeofen²⁾ Blastulae stets in Richtung der ersten Furche gezerzt und in ihr eventuell zur Zwillingsbildung veranlasst werden, nie aber in anderen, Thatsachen, für die wir zur Zeit keinen Grund anzugeben vermögen.

Die ringförmige Bucht des Ektoderms reducirt sich nun meist schon im Verlauf des Darmwachsens auf eine kleine dem vegetativen Pol gegenüberliegende Senkung (Fig. III) und mit vollendeter Darmbildung ist meist jeder Rest derselben verschwunden (Fig. IV), während gleichzeitig die bei Echinus so früh ausgeprägte bilaterale Prismenform der Larve mit ihrer seitlichen Lage des Urdarmes sich ausbildet; der Urdarm legt sich in diesem Stadium mit seinem freien Ende der stärker gewölbten Wandungsfläche der Prismenlarve an; später entsteht auf der ebenen Wandungsfläche derselben der Mund, der Darm setzt sich durch eine Schwenkung³⁾ mit ihm in Verbindung, gliedert sich in Vorder-, Mittel- und Enddarm und die Pluteusausbildung ist nahezu fertig: alle diese Vorgänge geschehen

¹⁾ Vgl. »Takt. Reizb.« A. E. M. III. pag. 366.

²⁾ Entw. Stud. IV a. Zeitschr. f. wiss. Zool. LV. pag. 10 ff.

³⁾ Vgl. »Takt. Reizb.« A. E. M. III. pag. 369 Anm.

an der großen Mehrzahl der Versuchsobjekte durchaus als sei ihnen nichts im Beginn ihrer Entwicklung geschehen.

Mit vollendeter Gastrulation, sicherlich wenigstens mit äußerlich (nicht nur in der Anordnung des Mesenchyms) ausgesprochener Bilateralität ist also das gebuchtete Ektoderm der Echinuslarven in seiner Form ausgeglichen. Fragen wir nach den nächsten Ursachen dieses Ausgleichs, so werden wir wieder, wie oben, ein Hinausdrängen der Ektodermfalte durch den wachsenden Darm ablehnen müssen, da der Ausgleich ja stets beginnt, oft sogar schon vollendet ist, ehe der Darm die gegenüberliegende Wandung irgendwie berührt: wir werden auch hier den im Inneren des Blastocöls herrschenden osmotischen Druck, welcher im normalen Wachsthum der Echinidenlarve mit Sicherheit eine Rolle spielt¹⁾, als ausgleichenden Faktor heranziehen, mag er hier auch nicht wie bei Asteriden in einem bestimmten Zeitmoment eine so starke plötzliche Steigerung erfahren.

Wir rechnen also auch bei Echinus die Ausgleicherscheinungen von Ektodermfalten zur Klasse der primären Regulationen²⁾.

Obwohl Alles mit der Frage nach der Darmentstehung der Zerrlarven im Theil II dieses Aufsatzes erörtert werden soll, müssen wir hier doch mit einigen Worten auf das Verhalten des Darmes nach seiner Anlegung eingehen.

Zunächst wäre Einiges über die Richtung seines Wachsens zu sagen, freilich nur dieses, dass wir etwas Wesentliches über sie nicht zu sagen wissen; sie dürfte von der Orientirung der vegetativen Platte, welche nach MORGAN³⁾ ja die Darmbildung der Echiniden einleitet, abhängen, indem sie immer senkrecht auf dieser steht; die Platte hinwiederum hängt örtlich von der Lage des vegetativen Poles des Eies und seiner nächsten Umgebung ab, welche sich auf den abgefurchten Keim und die Blastula übertragen. Liegt also wie meist die in der Ringbucht befindliche Darmplatte durchaus symmetrisch zum Ganzen (Fig. I), so folgt daraus auch eine symmetrische Wachstumsrichtung des Darmes, sonst eine irgend wie zum Ganzen geneigte; und zwar sieht man ein, dass geringe Abweichung von der

¹⁾ HERBST, Exp. Unters. II. Mitth. Neapel XI. pag. 148 und sonst; siehe auch meine »Organzellen.« A. E. M. II. pag. 175.

²⁾ Wir handeln hier vom Ausgleich deformirter Blastulae, nicht von der Entstehung ihrer Deformation, die deformirte Blastula nehmen wir als gegeben hin; die Arbeit LOEB's, Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen. A. E. M. I. pag. 453 ff. berührt also unser Problem nicht näher und es genügt, dieselbe hier genannt zu haben.

³⁾ »Partial Larvae.« A. E. M. II. pag. 84 ff.

Symmetrie (Fig. VIII) bei der Platte eine weit stärker sichtbare am vollendeten Darne nach sich ziehen muss (Fig. Va, VIIa, VIIIb).

Sehr bald werden ja übrigens die primären Lageverhältnisse des Darmes der Echiniden zum Keimganzen wesentlich geändert, und zwar nicht durch Vorgänge an ihm selbst, sondern durch Ausbildung der oben erwähnten bilateralen Prismenform des Ektoderms.

Wie oben bemerkt waren die Ausbildung dieser Prismenform, die Lage des Darmes in ihr und seine spätere Wendung zum Munde hin bei unseren Objekten in der großen Mehrzahl der Fälle ganz oder fast normal, und das gilt nun auch von Larven, deren Darm Anfangs recht seitliche Lage zeigte (Fig. Va und b); durch die Regulation der Form des Ektoderms ist hier also die relative Lage des Darmes im Keimganzen zugleich mit regulirt worden. Bisweilen erfolgte die Wendung des freien Darmendes von der stark gekrümmten Wandung des Ektoderms der Prismenlarve fort zu ihrer ebenen Fläche hin auffallend spät, indem auf letzterer der Mund bereits deutlich ausgebildet war, während der Darm noch weit von ihm entfernt an der gekrümmten Wandungsseite endigte (Fig. VI); am nächsten Tage hatte freilich auch dieser Darm die Wendung richtig vollführt und sich zugleich in seine drei Theile gegliedert; es entstand ein normaler Pluteus.

Man könnte geneigt sein, in dieser Wendung des Darmes zum Mund hin eine tropische Erscheinung, einen Richtungsreiz¹⁾, zu erblicken, freilich mag das örtliche Zusammenpassen von Mund und Darm auch ohne intimere Kausalverkettung lediglich auf Grund der Kompositionsharmonie²⁾ des Keimganzen zu Stande kommen.

Ein interessanter Fall liegt mir vor, in welchem das Zusammentreffen von Mund und Darm nicht erfolgte, letzterer vielmehr um 90° verkehrt liegen blieb und sich in dieser falschen Lage in seine drei Theile gliederte, so dass der im Übrigen normale Pluteus sehr seltsam gestaltet war (Fig. VIIb). Es war dieses Gebilde aus einer Gastrula hervorgegangen, deren Darm von Anfang an recht unsymmetrisch gewachsen war (Fig. VIIa) und nicht erst als Prismenform, wo das, wie gesagt, normal ist, sehr seitliche Darmlage zeigte; eine etwas asymmetrische Orientirung der Darmplatte in der Ringbucht haben wir nach dem oben Gesagten wohl als Ursache dieses Verhaltens anzusprechen.

¹⁾ cf. HERBST, »Richtungsreize.« Biol. Centralbl. XIV. pag. 771 ff.

²⁾ Anal. Theorie. pag. 130.

Warum hier nun freilich die definitive Darmwendung nicht erfolgte, ist damit noch nicht gesagt; erfolgte sie doch in zahlreichen ähnlichen Fällen in typischer Weise. Ich bin geneigt hier eine aus irgend welchen Gründen eingetretene Verlöthung des freien Darmendes mit derjenigen Ektodermstelle, an die es gerade im Wachsen traf, anzunehmen, eine Verlöthung, welche auch sonst wohl bisweilen vorkommt, hier aber so intensiv war, dass die gut eintretende Formregulierung des Ektoderms und seine spätere Prismenformausbildung nicht, wie sonst, Richtungsabnormitäten des Darmes mit zu reguliren im Stande war, sondern ihn in seiner abnormen Situation beließ, wo er dann sich weiter differenzirte. Übrigens ein gutes neues Beispiel für die Unabhängigkeit der Entwicklung von Ektoderm und Entoderm, für ihre »Selbstdifferenzirung«¹⁾ in Bezug auf einander.

II. Die Darmentwicklung von deformirten Echinodermenblastulis und ihre Regulationen.

Wir gehen dazu über, die merkwürdigen Vorgänge zu schildern, welche die durch Schütteln oder Aufenthalt in verdünntem Seewasser deformirten Blastulae von Asteriden und Echiniden hinsichtlich ihrer Darmentwicklung in vielen Fällen darbieten. Um vom Einfachen zum Komplicirteren vorzuschreiten, beginnen wir mit den

A. Echiniden.

Primäre Regulationen.

Wir sahen, dass an Blastulis mit ringförmiger Einbuchtung die Darmplatte sich in der großen Mehrzahl der Fälle an einer Stelle der Bucht, und zwar meist durchaus symmetrisch zum Ganzen anlegt, und dass das Mesenchym in normaler Zellenzahl (50 bis 60) kreisförmig mit erkennbarer Bilateralität um diese Platte herum angeordnet ist (Fig. I und II); der Keim bildet ein freilich deformirtes Ganzes. Auch in einigen Fällen, wo der Darm etwas seitlich und zum Ganzen unsymmetrisch gewachsen war (Fig. Va), glaubten wir den Keim als ein Ganzes anzusprechen und in diesem Verhalten nur die stärker sichtbare Folge einer geringen Asymmetrie der Darmplatte sehen zu dürfen; entwickelten sich doch solche Gebilde in der That zu einem ganzen Pluteus.

Ich habe nun schon früher beobachtet und oben wieder darauf

¹⁾ Anal. Theorie. pag. 92 ff.

hingewiesen, dass andererseits aus Eiern, welche in verdünntem Seewasser gewellt haben, oftmals Zwillinge hervorgehen, d. h. zwei sich als Blastulae bereits trennende Individuen, deren jedes sich zu einem kleinen ganzen Pluteus ausbilden kann. Hier sind aus einem Ganzen also offenbar zwei kleine Ganze geworden, und ich habe schon früher¹⁾ und kürzlich²⁾ wieder ausführlich dargelegt, welche Arten von Vorgängen meines Erachtens bei der Bildung solcher neuer verkleinerter Ganzen anzunehmen sind, Erwägungen, die indess nicht die Beachtung gefunden haben, die der Gegenstand, denke ich, erheischt, mögen sie selbst auch im Einzelnen ganz oder theilweise falsch sein.

Jetzt habe ich nun einige Geschehnisse beobachtet, welche mir auf diese Vorgänge, welche bei Bildung eines verkleinerten Ganzen in Frage kommen, einiges Licht zu werfen geeignet sind: es handelt sich um einige Gebilde, die als theilweise Zwillinge zu bezeichnen sind.

Ich schicke der weiteren Schilderung die Bemerkung voraus, dass nach MORGAN³⁾ die Zahl der Darmzellen in aus einer der ersten Blastomeren gezüchteten Theillarven nahezu ebenso viel wie diejenige normaler Larven beträgt, also relativ zu viel, während ich mich überzeugt habe, dass die Zahl der Mesenchymzellen bei solchen Gebilden im Stadium des vollendeten Ringes⁴⁾ zwischen 35 und 40 beträgt, was etwa $\frac{2}{3}$ der an normalen Larven beobachteten Zellenzahl (50 bis 60) ausmacht.

Das erste der nunmehr zu schildernden Objekte war aus einer stark gebuchteten Blastula hervorgegangen, deren Darmplatte etwas unsymmetrisch zum Ganzen orientirt war (Fig. VIII *a*); nach einiger Zeit bemerkte man, dass Mesenchym ringförmig in beiden durch die starke Ringfurche getrennten Blasen vorhanden sei, Einzelheiten konnten an der munter schwimmenden Larve leider nicht konstatirt werden; am nächsten Morgen fand sich in einer der Blasen ein Darm, in der anderen immer noch wohl getrennten nicht (Fig. VIII *b*), und noch einen Tag später fand sich neben dem erwähnten wohl entwickelten Darm der einen Blase die Anlage zweier schon recht großer Skelettdreistraher und in der anderen immer noch durch die Bucht getrennten Blase fand sich zwar kein Darm, aber

¹⁾ Anal. Theor. pag. 19 ff.

²⁾ »Organisat. d. Eies.« A. E. M. IV. pag. 88.

³⁾ »Partial Larvae.« A. E. M. II. pag. 98 ff.

⁴⁾ Vgl. »Takt. Reizb.« A. E. M. pag. 366 ff.

auch die Anlage zweier großen Dreistrahler vor. Auf diesem Stadium wurde das Gebilde getödtet und genau gezeichnet (Fig. VIII c).

Es hat hier also nicht nur keine Regulation der ektodermalen Bucht stattgefunden, sondern es haben sich sogar die durch sie getrennten Blasen selbständig entwickelt, es ist ein Gebilde entstanden, welches in Bezug auf das Skelet ein Zwilling, und zwar ein verwachsener Zwilling ist, wozu noch kommt, dass jedes der beiden Theilindividuen die Prismenform deutlich angenommen hatte¹⁾.

Wie sollen wir diese Vorgänge deuten?

Erwägen wir zunächst einmal die Thatsache, dass, wie oben geschildert, die in Fig. V a dargestellte Zerrgastrula nicht etwa einen theilweisen Zwilling, sondern, nach vollzogenem Ektodermausgleich, welcher zugleich die relative Darmlage mit regulirte (Fig. V b), einen annähernd normalen *Pluteus* producirt hat: hief sind also nicht zwei Ganze aus einem Ganzen geworden, trotz großer Ähnlichkeit der Ausgangsform (man vergleiche die Figuren V a und VIII b); der Darm dieser Larve ist offenbar dem Werthe nach der Darm einer Ganzlarve; entspricht nun wohl der eine Darm, welchen unser Zwilling nur besitzt, dem Darm einer Ganzlarve oder entspricht er dem einer Theillarve und ist, wie das ja bisweilen bei Theillarven vorkommt, die Darmbildung in der darmlosen Blase nur unterdrückt worden? Mit anderen Worten: ist unser theilweiser Zwilling wirklich dem einen Organsystem, dem Darm nach ein Ganzes, dem anderen, dem Mesenchym nach, zwei Ganze, oder stellt er zwei Ganze dar, in deren einem eine Bildung unterdrückt ist? Man könnte aus der Thatsache, dass in der normalen Echinideneentwicklung Darm- und Mesenchymbildung so eng zusammenhängen, ohne Weiteres die zweite Alternative zu folgern geneigt sein; ich denke aber, das geht doch nicht so ohne Weiteres, und zwar aus zwei Gründen:

einmal war bei unserem Objekt, wie die Skizze Fig. VIII a zeigt,

¹⁾ LOEB hat in seiner oben erwähnten Arbeit auch einiger Fälle von Doppelskelettbildung an im Übrigen einfachen Larven Erwähnung gethan, die Genese dieser Gebilde jedoch nicht an einem und demselben Exemplar successiv verfolgt. Ist doch, wie schon bemerkt, sein Hauptproblem die Frage, wie Spaltung des Keimes entstehe, während die beiden sich dieser anschließenden Fragen, wie im Spaltprodukt oder im theilweise gespaltenen Keim die Rekonstruktion des Ganzen im verkleinerten Maßstabe erfolge und wie, in anderen Fällen, ein theilweises Spaltprodukt sich wieder zum Ganzen im ursprünglichen Maßstabe ausgleiche, außerhalb seiner Problemsphäre liegen, wogegen sie gerade die unsrige bilden.

die vegetative Platte einheitlich in der Bucht, wensschon nicht ganz symmetrisch, angelegt;

zum Anderen ist unser Gebilde ja ein Zwilling, nicht in Rücksicht auf die Bildung, sondern in Rücksicht auf die Ordnung des Mesenchyms; von dieser habe ich aber nachgewiesen¹⁾, dass sie durch attraktive Zonen im Ektoderm auf Grund taktischer Reizbarkeit der Mesenchymzellen erfolgt, so dass sie eigentlich ein ektodermales Phänomen ist.

Ich halte also dafür, dass unser Gebilde dem Entoderm nach ein Ganzes, dem Ektoderm nach zwei Ganze repräsentirt, und zwar letzteres desshalb, weil erstens zweimal die Prismenform ausgebildet und zweitens zweimal die attraktiven Ringzonen vorhanden sind, letzterer Umstand zieht die Doppelheit des Mesenchyms unmittelbar nach sich, und daraus folgt wieder die Doppelheit des Skelets.

Dass der Darm ganz und gar einem der zwei Ektodermganzen angehört, würde ein gleichsam zufälliges Faktum sein: er blieb dort, wo er einmal war, da ja ein sonst auch ihn in der relativen Lage zum Ganzen regulirender Formausgleich, nämlich derjenige des Ektoderms, ausblieb.

Hiermit sind wir nun zu der Kardinalfrage gelangt: hat die Bildung zweier Ektodermganzen den Ausbleib der Formregulation oder hat letzterer die Bildung ersterer zur Folge?

Gerade auf Grund jener Larve, welche im Anfangsstadium unserem Zwilling so ähnlich war (Fig. V a), und sich dann doch regulirte und ein Ganzes bildete (Fig. V b), möchte ich hier der zweiten Alternative zuneigen: ich denke mir also, dass unser Objekt zur Zeit der Anlage von Mesenchym und Darm ein Ganzes repräsentirte, indem das Ganze seiner Eiorganisation²⁾ zwar deformirt aber doch nicht in seiner Polarität wesentlich gestört war; dann aber, so nehme ich an, waren für den Ausgleich der vorhandenen starken Falten durch die Wirkung des osmotischen Druckes im Blastocöl zu große Widerstände vorhanden, so dass dieser Ausgleich unterblieb. Eben darin, also im Erhaltenbleiben der zweiblasigen Konfiguration³⁾, liegt dann weiter der Anstoß dafür, dass das primäre Ganze der vom Eibau überkommenen Ordnung der Theilchen sich zu zwei neuen kleinen Ganzen ordnet, und zwar kann nun diese Neuordnung zu zwei Ganzen einen formativen Einfluss nur noch auf

¹⁾ »Takt. Reizb.« A. E. M. III.

²⁾ »Organisat. d. Eies.« A. E. M. IV.

³⁾ Ebenda. A. E. M. IV. pag. 88.

alle die Elementarprocesse ausüben, welche noch nicht abgelaufen sind: es bildet sich also nicht etwa nochmals (und zwar zweimal) Darm und Mesenchym, aber die Ordnung des vorhandenen Mesenchyms geschieht zweifach, da eben zwei kleine ganze attraktive Ektodermzonen entstanden sind.

Ich weiß selbst am besten, wie viel Problematisches dieser Auffassung anhaftet und würde sehr erfreut sein, wenn man mir eine bessere böte; meine Auffassung des Darmes unseres Objektes, von der alles Andere abhängt, als einer dem Großganzen, nicht einem Kleinganzen zugehörigen Bildung halte ich allerdings für ziemlich gesichert. —

Es liegen mir noch zwei dem Geschilderten ähnliche Objekte vor; zunächst eines, das dem beschriebenen im Wesentlichen ähnlich war und daher keine besondere Diskussion erheischt, es mag nur erwähnt sein, dass hier die beiden Blasen, die darmlose und die darmhaltige, nur durch einen sehr engen Blastocölkanaal verbunden waren. Bei dem zweiten Objekte kam überhaupt kein Darm zur Ausbildung, es starb nach zwei Tagen ab, dagegen konnte man deutlich die einheitliche Entstehung des Mesenchyms und seine dem ungeachtet doppelte Ordnung in zwei Ringen (Fig. IX) erkennen; auch hier war fast jeder Ektodermausgleich unterblieben.

In dem Umstande, dass ein Ei sich theilweise als ein Ganzes, theilweise als zwei Ganze entwickeln kann, scheint mir das eigentliche Interesse dieser und der im Folgenden noch zu schildernden Thatsachen zu liegen. Die von anderen Formen bekannten¹⁾ partiären Doppelbildungen lehren ja freilich Ähnliches, gestatten aber keine so gute Analyse. Auch meine Objekte sind nicht so gut analysirt, wie das an und für sich möglich wäre, man muss aber erwägen, dass ihrer unter 62 isolirt studirten Zerrblastulae von Echinus nur drei waren, und davon ein kränkliches; ferner ist in Betracht zu ziehen, dass man es, wie erwähnt, einer Zerrblastula im Beginn der Gastrulation nicht ansieht, was aus ihr wird, dass man daher auf später interessante Objekte nicht von Anfang an die Sorgfalt verwendet, die gerade sie erheischen und endlich — dass alle Beobachtungen mit Ausnahme der letzten an rasch schwimmenden Larven in relativ großen Gefäßen zu machen sind, was ein minutiöses Studium natürlich verbietet.

¹⁾ Man vergleiche zumal in WILSON's »Amphioxus«, Journ. of Morph. VIII. die Figuren 64—67.

Endlich mag noch erwähnt sein, dass der im Theil I meiner »Entwicklungsmechanischen Studien«¹⁾ geschilderte und abgebildete Verwachsungszwilling etwas principiell Anderes als die hier geschilderten Objekte darstellt, denn bei ihm geschahen alle Organbildungsprocesse von Anfang an doppelt, er hatte zwei Mesenchymstehungsorte, zwei Därme, kurz er repräsentirte von Anfang an zwei Theilblastulae, zwei kleine Ganze, die nur nicht, wie sonst, getrennt, sondern in kleinem Bezirk verwachsen waren.

B. Asteriden.

a. Primäre Regulationen.

Auch die aus geschüttelten Zweizellenstadien hervorgegangenen Zerrblastulae von *Asterias* bilden bisweilen Gastrulae, deren Darm seitlich in einer Blase gelegen (Fig. 4, 5a), und es entsteht nun auch hier die Frage: haben wir in solchem seitlichen Darm den Darm einer von zwei Theillarven vor uns, während der Darm in ihrem Genossen unterdrückt ist, oder liegt uns ein Ganzdarm in seitlicher Lage vor?

Hinsichtlich der ähnlichen Bildungen von Echiniden hatten wir uns für die zweite Alternative entschieden und zwar vorwiegend deswegen, weil die Anlage des Darmes, die Darmplatte, einheitlich und stets im Grunde der Bucht, wenssich nicht — eben das bedingte, wie wir dachten, die seitliche Lage — ganz symmetrisch zum Ganzen gelegen war.

Bei den ähnlichen *Asterias*larven fällt nun dieser Grund für Annahme der zweiten Alternative hinweg: hier entsteht der seitliche Darm deutlich seitlich in einer der beiden Blasen, neben einer der beiden Buchten, wie Fig. 5a besonders deutlich zeigt. Da nun ferner mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen ist, dass die Buchten der ersten Furchungsebene entsprechen, weil doch eben auf dem Zweizellenstadium geschüttelt war, und da die erste Furchung wohl durch animalen und vegetativen Pol des Ganzen geht, so möchte ich für die Asteridenlarven mit seitlichem Darm die Deutung vertreten, dass hier nicht der vegetative Pol des Eiganzes verlagert, sondern dass hier zwei neue vegetative Pole durch Umordnung der Keimesorganisation zu zwei neuen Ganzen von Anfang an entstanden seien, an deren einen zwar eine ontogenetische Folge, die Darmbildung unterdrückt ist. Ich gebe also diese, von der für die scheinbar gleichen Verhältnisse an Echiniden abweichende Deutung, weil mir für

¹⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool. LIII. pag. 174.

die seitliche Lage des Darmbildungsortes sonst der zureichende Grund fehlt.

Gestützt wird nun, denke ich, diese meine Auffassung durch das Vorkommen von Larven, deren Ektoderm eine den Fig. 4 und 5a entsprechende Buchtung besitzt, und die in jeder Blase einen typischen Darm anlegten; eben darin, dass auch bei diesen Gebilden mit zwei Därmen die Ektodermbucht durchaus nicht etwa zur völligen Trennung der Blasen geführt hatte, schließe ich, dass auch bei solchen Larven, welche nur einen, aber seitlichen Darm besitzen, die Bedingungen zur Konstruierung zweier potentieller »Ganze« gegeben gewesen seien.

Das eine der Gebilde mit zwei weit von einander getrennten Därmen ist in Fig. 6 dargestellt, es starb leider bald, ohne sich weiter entwickelt zu haben; das andere ist von höchstem Interesse, und zwar vorwiegend deshalb, weil hier die Därme nicht gleichsinnig zu einander orientirt waren. Der eine Darm stand nicht nur zu dem anderen ungefähr senkrecht, sondern lag auch nicht einmal mit ihm in gleicher Ebene, was auf der Skizze (Fig. 7a) leider nur unvollkommen zum Ausdruck gelangt.

Ich führe dieses seltsame Vorkommen auf eine durch das Schütteln verursachte Drehung der beiden ersten Blastomeren gegen einander zurück, so dass also beider vegetative Abschnitte von einander getrennt wurden, ähnlich wie das für die ungleichsinnig orientirten Zwillinge, welche WILSON¹⁾ von *Amphioxus* beschrieben hat, anzunehmen ist.

Um nun zunächst die Schilderung unserer merkwürdigen Zwillinge zu beenden, so sei bemerkt, dass am nächsten Tage der eine Darm blasige Auftreibung seines Endes zeigte, während der andere bereits in Cölobildung begriffen war, sowie dass beide Mesenchym mit normaler Vertheilung producirt hatten (Fig. 7b).

Noch einen Tag später waren je zwei Cölomsäcke an jedem der beiden Därme deutlich kenntlich, hatten sich letztere typisch in ihre drei Abschnitte gegliedert, und hatte das eine Theilprodukt sogar deutliche Ansätze der Bipinnarienwimpersechnur erhalten (Fig. 7c). Man wolle diese Vorgänge für die Lektüre der folgenden Abschnitte im Gedächtnis behalten.

Wir kehren nunmehr kurz zu unseren Larven mit einem seitlichen Darm zurück; wie gesagt stützt das eben Geschilderte, wie wir denken, unsere Auffassung desselben als eines »Theil«-Darmes.

¹⁾ »*Amphioxus*.« Journ. of Morph. VIII.

Zwei solcher Objekte starben, ohne sich viel weiter entwickelt, namentlich ohne Mesenchym gebildet zu haben; in vier anderen Fällen dagegen fand Mesenchymbildung und zugleich ein völliger Ausgleich der Gesamtform statt, so dass der Darm endlich symmetrisch im Ganzen lag und man der Larve fast in nichts mehr ihre Entstehung ansah (Fig. 5*b*).

Wirft dieser Ausgleich nun nicht unsere ganze Auffassung des seitlichen Darmes als des Darmes einer Theillarve, eines neuen kleinen Ganzen, in deren Partner der Darm nicht gebildet ist, über den Haufen? Ich halte die Stütze, welche diese Auffassung darin findet, dass sie allein für die seitliche Darmlage einen zureichenden Grund bietet, für zu fest, um gleich so zu schließen; auch denke ich, sind wir aus Theil I im Besitz einiger Mittel zum Verständnis dieses seltsamen regulatorischen Verhaltens. Wir lernten dort nämlich, dass im Stadium der Mesenchymbildung der osmotische Druck im Blastocöl der Asteriaslarven eine plötzliche starke Steigerung erfährt, welche alle Ektodermdeformationen ausgleicht: nun, eben diese Steigerung des Druckes ziehen wir auch hier heran; auch bei unseren Larven mit seitlich gelegenen Darm fand ja der Formausgleich erst zur Zeit der Mesenchymbildung statt.

Freilich schließt nun dieser ganze Annahmekomplex gewisse Konsequenzen ein, welche Manchem vielleicht bedenklich erscheinen, aber, wie ich denke, doch nicht seltsamer sind als das Geschehen, welches diese ganze Diskussion veranlasste.

Wir schoben die seitliche Lage des Darmes darauf, dass Kraft der zur Zeit der Darmanlage noch nicht ausgeglichenen Konfiguration des Keimes sich die Substanz desselben in zwei Ganze umorganisiert habe, in deren einem allerdings nur Darmbildung stattfand; nun soll umgekehrt mit eintretender, durch den osmotischen Druck vermittelter Formregulation des Ektoderms auch wieder Rückumorganisation zu einem Ganzen stattfinden: ein »Theildarm« würde also Darm eines Großganzen werden; es wäre eine zweimalige Umorganisation, ein Schwanken zwischen zwei Kleinganzen und einem Großganzen anzunehmen. Findet man das seltsam, so bedenke man zunächst, dass die für die Massentheiligen des Echinodermeneies anzunehmende Ordnung und damit auch die Vorgänge ihrer Umformung ziemlich einfache Dinge sein werden, sonst würden sie wohl nicht z. B. an jedem beliebigen Keimbruchtheil so prompt und leicht ablaufen¹⁾, sodann

¹⁾ »Organisat. d. Eies.« A. E. M. IV. pag. 77, 81, 88 und 100.

aber erwäge man Folgendes: vergleicht man die drei Fig. 7a—7c, welche drei Entwicklungsstadien unseres seltsamen Zwillings darstellen, so findet man, dass auch hier von den zwei vorhandenen Ektodermbuchten mit Auftreten des Mesenchyms die eine ganz, die andere fast verschwand: beide Därme liegen in einem durchaus einheitlichen Raum; ja man findet noch mehr; auf Fig. 7c hat zwar jedes Theilindividuum zwei Cölome, aber nur eines hat die typische Bipinnarienwimpersehnur. Kann man hieraus nicht schließen, dass wenigstens das Ektoderm auch bei unserem Zwillings schließlich wieder ein Ganzes geworden ist, während freilich jeder Darm, der ja nun einmal da ist, sich für sich als Kleinganzes ausbildet? Es wäre von großer Bedeutung diese Fragen und verwandte Probleme einmal genau zu prüfen. Mir war das namentlich deshalb unmöglich, weil das einzige Objekt des geschilderten Typus in der letzten Versuchsserie (19. März) erhalten wurde, welche ich der Reifeverhältnisse des *Asterias* wegen ausstellen konnte.

Um zum Schluss unsere Auffassung der Larven mit seitlichem Darm bei *Echinus* und *Asterias* nochmals scharf zu kontrastieren, so denken wir also Folgendes

Bei *Echinus*:

- 1) blieb das vom Ei überkommene Großganze der Organisation erhalten bis zur Anlage von Mesenchym und Darm, diese beiden werden daher einheitlich, wenn schon etwas unsymmetrisch angelegt;
- 2) trat dann nach Anlage von Mesenchym und Darm bisweilen, wenn nämlich der Blastocöldruck zur Wiederherstellung normaler Umrisskonfiguration nicht genügte, eine Umorganisation wenigstens des Ektoderms in zwei Kleinganze ein; die Ordnung des Mesenchyms und die Skelettbildung geschahen dann doppelt, im Falle genügenden Blastocöldrucks natürlich einfach.

Bei *Asterias*:

- 1) blieb das vom Ei überkommene Großganze der Organisation nicht bis zur Anlage des Darmes erhalten;
- 2) trat vielmehr vor dieser eine Umorganisation in zwei Kleinganze ein, wodurch zwiefache Anlage des Darmes bedingt werden konnte, während in anderen Fällen das eine der zwei Kleinganze noch nicht in für Inszenierung der Darmbildung genügender Weise organisirt war;
- 3) trat endlich zur Zeit der normalen Steigerung des Blastocöldruckes ein Ausgleich der Umrisskonfiguration und als Folge

dieser eine Zurückkonstruierung der zwei Kleinganzten zu einem Großganzen, wenigstens in Hinsicht des Ektoderms auf, die Ausbildung des Ektoderms geschah daher einfach.

Echinus und Asterias stehen also nach unserer Meinung in Hinsicht der Causalverhältnisse ihrer durch künstliche Bedingungen erhaltenen Larven mit seitlicher Darmlage in einem wesentlichen Gegensatz, den folgende Tabelle ausdrückt:

	Echinus	Asterias
Anlage des Darmes:	bestimmt durch das primäre Großganze, das ein wenig deformirt ist.	bestimmt durch zwei sekundäre Kleinganze.
Ausbildung der ektodermalen Organe:	bestimmt durch zwei sekundäre Kleinganze oder, bei genügendem Blastocöldruck, normaler Weise durch das erhaltene primäre Großganze.	bestimmt durch ein tertiäres Großganze.

Vergessen wir nicht, dass auch hinsichtlich der Reihenfolge von Darm- und Mesenchymbildung Echiniden und Asteriden in einem wesentlichen Gegensatz stehen. —

Wir haben die im Theil I geschilderten Formregulationen den primären ontogenetischen Selbstregulationen zugerechnet und ich denke, wir können das Gleiche mit dem bisher im Theil II (A und Ba) unserer Studie geschilderten Entwicklungsgeschehen thun, denn einmal spielt ja wieder der Faktor des Blastocöldruckes bei ihm eine Rolle, die Grundlage aber für die Umorganisation eines Großganzen in zwei Kleinganze und umgekehrt ist wohl in polaren Beziehungen der Massentheile der Keimesmaterie gegeben: die Umorganisationen werden durch Faktoren verrichtet, welche, wie ich mich früher¹⁾ schon ausdrückte, im Deskriptiv-Normalen die gegebene Organisation der Eier erhalten; für die Organbildungsvorgänge innerhalb des Kleinganzten endlich sind wir auch nicht genöthigt andere als die Faktoren der deskriptiv-normalen Ontogenese einzuführen.

Ein principiell der normalen Ontogenese fremder Vorgang, etwa ein Einfluss des bei unserem Zwilling Fig. 7 c anzunehmenden neuen tertiären Großganzen auf die in Abhängigkeit von den zwei sekun-

¹⁾ »Takt. Reizb.« A. E. M. III. pag. 379.

dären Kleinganzen gebildeten und nun zum neuen Großganzen nicht passenden Organe (Darmsystem), war nicht zu konstatiren.

Die ersten Anstöße zur Umorganisation der »Ganzen« endlich sind überhaupt keine ontogenetischen Faktoren, sondern sind durch Äußeres, durch den Versuch, gesetzt.

b. Sekundäre Regulationen.

Wir haben im vorigen Abschnitt gesehen, wie Larven, welche zu einer gewissen Zeit, und zwar vor Beginn jeder Differenzirung, zwei Kleinganze repräsentirten, sich auch in Hinsicht eines Organsystems, des Entoderms, doppelt entwickelten, in Hinsicht anderer, der ektodermalen Organe, aber nicht, da, ehe die Ausgestaltung des Ektoderms begann, die Larve schon wieder, kraft primär-regulirender Faktoren, ein Großganzes darstellte.

Jetzt gehen wir dazu über Objekte zu schildern, welche zu Beginn der Differenzirungen theilweise ein Großganzes, theilweise aber zwei Kleinganze in örtlicher Trennung repräsentirten, wobei es sich traf, dass gerade in die Zone der zwei Kleinganzen die ersten Differenzirungsvorgänge fielen und deutlich von ihnen beeinflusst wurden.

Wenn man sagen wollte, eine Larve wie die der Fig. 3 *a* repräsentire in ihrem animalen Theil eigentlich zwei Kleinganze, so wäre das ziemlich bedeutungslos: wir sehen das jedenfalls nicht, können es höchstens vermuthen, denn zu der Zeit, wo die als zwei Kleinganze in Anspruch genommene Larvenzone sich differenzirt, ist ja alle Deformation an ihr ausgeglichen und ist sie jedenfalls (ob nun »wieder« oder nicht) ein Großganzes; eben das sehen wir an ihrer Differenzirungsart.

Ich habe nun aber eine ganze Reihe von Larven zu Gesicht bekommen, wo solche Diskussion keine müßige Sache ist.

Fig. 8 stellt eine deformirte Asteriasblastula im Umriss dar, welche etwa von Fig. 2 nur in Nebensächlichem äußerlich verschieden ist; Fig. 2 nun, wie bekannt, erhielt einen Darm und eine sich später ausgleichende Ektodermbucht, Fig. 8 aber erhielt keine Ektodermbucht, dagegen zwei typische neben einander verlaufende Därme (Fig. 9, 10 *a*), welche durch einen mäßigen Zwischenraum von einander getrennt waren.

Wir können nicht anders als annehmen, hier habe die Deformation den vegetativen Theil des Kleinganzen betroffen, und eben in der Deformation seien die Bedingungen zur Umorganisation seiner

Theilchen zu zwei neuen Kleinganzen gegeben gewesen, welche Umorganisation sich dann in den an diesem Orte auftretenden Differenzirungen deutlich zeigt.

Es sind im Ganzen fünf Objekte, an denen zwei Därme, welche neben einander, in ihrem ganzen Verlauf getrennt, einherliefen, beobachtet wurden; schildern wir zunächst ihren Entwicklungsgang.

Am Tage nach dem soeben geschilderten (Fig. 10 *a*) Stadium war die Gastrulation vollkommen beendet, beide Därme waren zugleich einander wesentlich näher gerückt (Fig. 10 *b*), was wohl durch die Konfigurationsänderungen des Ganzen bewirkt war; am folgenden Tage besaß jeder Darm an seinem Ende die typische Blase und hatte Mesenchym gebildet (Fig. 10 *c*). Es entstand nun die Frage: wie viel Cölome wird unsere Larve bilden? Anstatt aber Cölome zu bilden, verschmolzen zunächst die beiden Därme vom Ansatz nach dem freien Ende zu (Fig. 11 *a*), so dass ein dicker Darm mit ovalem Querschnitt resultirte, der auch nur eine große Endblase besaß.

Es war also eine Larve entstanden, die nur in Kleinigkeiten von einer normalen verschieden war; am nächsten Tage besaß sie zwei Cölomzipfel und es resultirte endlich eine ganz typische Bipinnarie mit typischer Darmgliederung und zwei Cölomsäcken, deren einer durch den Rückenporus nach außen mündete (Fig. 11 *b*).

Alle Diskussion auf den Schluss versparend, erwähnen wir zunächst eines Gebildes, welches, dem Ektoderm nach ganz, drei lange Därme neben einander verlaufend aufwies (Fig. 12); die drei Därme bildeten jeder seine Blase und Mesenchym, aber dann degenerirte das Objekt leider und starb. Es sei gleich hier erledigend mitgetheilt, dass ich die näheren Umstände, welche die Bildung der drei Därme zur Folge hatten, anzugeben nicht im Stande bin.

Wir schildern nunmehr eine Kategorie von Larven, welche nicht geringeres Interesse als die mit zwei neben einander verlaufenden Därmen versehenen Individuen darbieten: Diese Objekte begannen die Gastrulation, als ob sie zwei getrennte Därme liefern wollten, nur dass die beiden ersten Darmansätze in wesentlich näherem Kontakt waren, was ein Blick auf Fig. 13 und 14 *a* und ein Vergleich derselben mit Fig. 9 zeigt; im weiteren Verlauf gastrulirten sie jedoch einfach, so dass die vollendete Gastrula einen an seinem freien Ende gespaltenen Darm besaß (Fig. 14 *b*). Bisweilen glich sich die Gabelung aus und resultirte eine Mesenchymlarve mit einer Endblase (Fig. 14 *c*), die sich dann ganz normal weiter entwickelte, bisweilen

war die Mesenchymblase wenigstens schwach gespalten (Fig. 15) und in mehreren Fällen (Fig. 16, 17a) endlich war die Gabelung des Endes deutlich auf zwei kommunizierende, Mesenchym bildende Blasen übergegangen.

Wie viel Cölomzipfel und weiterhin Cölomsäcke ließen sich nun wohl von so einer Larve erwarten? Besaß sie doch zwei getrennte Darmenden und wissen wir doch, dass Därme von Theilarven je zwei Cölome zu bilden vermögen (Fig. 7c). Unsere Objekte bildeten aber, wie in jedem Fall mit besonderer Sorgfalt konstatiert ward, im Ganzen nur zwei Cölome (Fig. 17b) und zwar ging die aus der ursprünglichen Gabelung des Darmendes überkommene Zipfligkeit der Endblase ohne Weiteres in die Cölomzipfel über; das überkommene Geschehnis ward hier, wie es vorlag, benutzt.

In solchen Larven lag nach Bildung ihrer zwei Cölome nun, abgesehen von etwaigen kleinen Verzerrungen des Ektoderms, nichts vor, was sie irgendwie von einer normal entstandenen Larve hätte unterscheiden können; die aus jedem Objekte hervorgegangene Bipinnarie ward mit besonderer Sorgfalt, nach Abtötung mit Formol, studiert: stets gab es zwei Cölomsäcke, deren einer nach außen mündete, niemals vier; die Darmgliederung sowie die ganze äußere Formgestaltung waren durchaus normal (Fig. 18).

Ziehen wir nunmehr einige Schlüsse aus den seltsamen vorstehend mitgetheilten Thatsachen:

Was zunächst die erste Entstehung der echten Doppeldärme (Fig. 9) anlangt, so haben wir bereits oben betont, dass sie uns ihren Grund in einer Umorganisierung des vegetativen Larventheils zu zwei Kleinganzen ihren Grund zu haben scheint, und es ist wohl in der That schwer diese Auffassung abzulehnen. Ist nun eine ähnliche Auffassung auch für diejenige Darmbildungsart zulässig, bei welcher der Darm seine Entstehung doppelt beginnt (Fig. 13) aber einfach endigt, so dass ein an seinem freien Ende gabelig gespaltenen Darm resultiert (Fig. 14b)? Erinnern wir uns, um diese Frage zu prüfen, einmal der Bildungsweise des Echinodermendarmes unter normalen Umständen: wie wir durch MORGAN¹⁾ wissen, ist seine erste Andeutung eine an einem Pol gelegene dicht-zellige Platte, deren Entstehungsart uns hier nicht weiter interessirt; indem die Zellen dieser Platte, welche bis dahin nicht gewachsen waren,

¹⁾ »Partial Larvae.« A. E. M. II. pag. 84/5.

plötzlich durch Wasseraufnahme eine starke Streckung erfahren, wird die Platte, da ihr nach den Seiten das Ektoderm Widerstand entgegensetzt, zu einem langen Schlauche, d. i. eben zum Urdarm. Das ist wenigstens in seinen größten Zügen die Genese dieses Organs; wenden wir das, was sie uns lehrt, auf die Entstehung echter Doppeldärme an, so müssen wir diese also von der Ausbildung zweier getrennter Platten herleiten: diese beide Platten sind die nächsten Folgen der Ausbildung zweier Kleinganzer. Für unsere Auffassung spricht offenbar auch die Thatsache, dass die beiden Därme Anfangs deutlich durch einen Zwischenraum von einander getrennt sind (Fig. 9, 10a) und erst später, wohl durch die Configurationsänderungen des Ganzen, in unmittelbaren Kontakt kommen (Fig. 10c), worauf sie dann verschmelzen.

Können wir nun die Anlage zweier Platten auch für die erste Entstehung unserer Gabeldärme postulieren? Ich denke nicht, und zwar desshalb nicht, weil doch die Einheitlichkeit des Weiterwachsens dieser Gebilde zeigt, dass hier das Entodermmaterial kontinuierlich von Anfang an in einander übergeht, also nicht gut von zwei getrennten Platten ausgegangen sein kann; ich möchte also annehmen, dass die Gabeldärme doch, dem Anschein vielleicht zum Trotz, Gebilde eines Großganzen sind, die nur desshalb, weil die Darmplatte, von der sie ausgingen an den Deformationsort fiel und daher selbst deformirt wurde, eine Abweichung vom normalen Formverhalten darbieten: wenn man nur anzunehmen geneigt ist, dass eine so deformirte Platte etwa an zwei seitlichen Stellen ihre zum Schlauche führende Streckung etwas eher beginnt als im Centrum, möchte man schon die anfängliche Schein-Doppelnatur und die spätere Endgabelung ihrer Descendenten ableiten können; man ersieht übrigens an Fig. 13, welche den Anfang eines Gabeldarmes repräsentirt, dass hier, im Gegensatz zu Fig. 9, von Anfang an Kontakt des entodermalen Materials besteht.

Um im Verlaufe der weiteren Diskussion zunächst bei unseren Objekten mit Gabeldarm zu verweilen, so erscheint als das seltsamste Faktum in ihrer Entwicklung die Cölobildung: bei solchen Larven, deren Gabelung sich nicht ausglich, sondern erhalten blieb, lieferte jeder Gabelast eine Mesenchymblase aber auch nur einen Cölomzipfel und Cölomsack, in den er eben, wie er da war, überging. Auffallend ist das, denke ich, aus folgenden Gründen: sehen wir auch den Gabeldarm in seiner ersten Entstehung nicht eigentlich als Doppelbildung, als Folge zweier Kleinganzer, an, so ist

doch mit seiner Trennung vom anderen und mit seiner Selbständigkeit im weiteren Verlauf jedes Gabelende nachträglich zu einem Kleinganzen geworden: es sollte also zwei Cölome bilden. Dass es nur ein Cölom bildet, scheint mir hier das Inkrafttreten einer neuen, der normalen Ontogenese fremden Geschehensart anzudeuten, kurz es scheint mir in der Bildung nur eines Cöloms an einem Organ, von dem man nach unseren sonst erworbenen Kenntnissen zwei Cölome erwarten sollte, ein Fall sekundärer ontogenetischer Regulation vorzuliegen. Gerade so wie bei Regenerationen ein Organ, da das Ganze es erheischt, mehr bildet als es im Normalen thut, so bildet es hier, da das Ganze es erheischt, weniger, eine Parallele, welche die von mir stets befürwortete¹⁾ Trennung des Regenerationsbegriffs vom Begriff der Regulation einmal wieder in günstiges Licht setzt.

Wenn wir nunmehr von unseren Doppeldarmlarven reden wollen, so haben wir hier natürlich einen zweiten Fall sekundärer Regulation aufs aller handgreiflichste vor Augen, und zwar in der Verschmelzung der beiden Därme zu einem einheitlichen Darm; auch das ist ein der normalen Ontogenese fremder Vorgang, geschehen im Dienste des Ganzen, welches eben ein einheitliches Großganze ist.

Die zweite sekundäre Regulation an Larven mit Doppeldarm ist der an den Gabeldarmlarven geschilderten verwandt; es ist die Bildung nur im Ganzen zweier Cölome, wo doch zwei Mesenchymbblasen, also die Vorbedingungen zweimal zweier Cölome vorhanden gewesen sind; auch hier geschieht, was das Ganze zu harmonischer Ausbildung erheischt, das Resultat ist denn auch eine Bipinnaria, der man ihre Entstehungsart nicht ansieht²⁾ (Fig. 11 b).

¹⁾ z. B. »Organzellen.« A. E. M. II. pag. 188 ff.

²⁾ Wenn man ihre Darmzellen zählen und das Resultat mit der Zahl der Darmzellen normaler Bipinnarien vergleichen wollte, würde man doch vielleicht einen kleinen Unterschied konstatiren. MORGAN (A. E. M. II.) konstatierte für Echiniden, dass der Darm von aus einer der ersten Blastomeren gezogenen Gastrulae die normale, also eine relativ zu hohe Zellenzahl besitzt; das trifft nun für Asterias nicht zu, wie in einer folgenden Studie mitgetheilt werden wird; hier ist die Darmzellenzahl von Theillarven ungefähr halb so groß wie in Ganzlarven, also proportional ungefähr richtig, aber ganz genau halb ist sie doch nicht und so mag denn auch in einem Darm, der aus zwei verschmolzenen Theildärmen entstand, die Zellenzahl nicht ganz normal sein.

Vergleichen wir zum Schluss einmal unsere Doppeldarmlarven mit jener oben geschilderten und in Fig. 7c abgebildeten Larve, die in Bezug auf alles Entodermale wenigstens, ein echter Zwilling war. Weshalb hier zweimal zwei Cölome, zwei dreigliedrige Därme und bei unseren jetzt geschilderten Objekten (Fig. 11b) nur im Ganzen zwei Cölome und ein Darm? Der nächste Grund des verschiedenen Verhaltens liegt offenbar in einer Zufälligkeit individuellen Charakters, nämlich in der verschiedenen Art der Deformation, welche die Operation erzeugte; diese Verschiedenheit bestimmte die verschiedene Lage der Theildärme, bestimmte es, dass sie einmal ziemlich nahe bei einander (Fig. 10a), das andere Mal weit von einander entfernt (Fig. 7a) verliefen, damit war wieder das eine Mal die Möglichkeit der sekundären Regulation der Verschmelzung gegeben, das andere Mal nicht, und von dem Eintreten oder Fehlen dieser hing wieder die Zahl der entstehenden Cölome kraft einer zweiten Sekundärregulation ab. Wir können sagen: wären die Därme unserer Doppeldarmlarven weiter von einander gelegen gewesen, so hätten sie sich jeder als Kleinganzes vollständig mit je zwei Cölomen differenzirt. Von Zufälligkeiten hängt also die Auslösung der sekundären Regulationen ab, wiewohl natürlich sie selbst in ihrem Ablauf durchaus geordnete Geschehensarten sind, von Zufälligkeiten, die, da doch alle Eier gleichzeitig ein und demselben Versuch unterworfen wurden, entweder in ihrem individuellen Reaktionsvermögen gegenüber dem Schüttelverfahren oder in ihrer gerade mehr oder weniger geschützten Lage im Eihaufen, wahrscheinlich wohl in ersteren, gelegen sind¹⁾.

Hat eine Larve, die im ektodermalen Theil einheitlich ist, zwei Därme gebildet und diese liegen so, dass sie zur Berührung gelangen können, so kann kraft sekundärer Regulationen ein durchaus einheitliches Ganze noch geschaffen werden; hat sie dagegen zwei von einander weit entfernt gelegene Därme gebildet, so vermag alle Einheitlichkeit des Ektoderms den einen der Därme nicht

¹⁾ Vgl. »Über den Antheil zufälliger individueller Verschiedenheiten an ontogenetischen Versuchsergebnissen.« A. E. M. III, pag. 295 ff. Oben sprach ich es nicht mit voller Sicherheit aus, dass Verschiedenheiten im Entwicklungsgefahren meiner Versuchsobjekte auf individuelle Verschiedenheiten zurückzuführen seien, in anderen Fällen lässt sich das aber absolut bestimmt behaupten, so z. B. wenn in eben demselben Gefäß mit verdünntem Seewasser die einen Eier sich als ein Ganzes, die anderen sich als zwei Ganze oder in Übergangsformen entwickeln.

wegzuschaffen. Was lernen wir daraus? Ich denke, wir sehen hier, dass sekundäre Regulationen, in gewissem Sinne wenigstens, als Specialgeschehnisse oder Specialeinrichtungen, aber nicht ohne Weiteres als Ausflüsse einer allgemeinen vitalen Gesetzlichkeit aufzufassen sind, was ja auch die so große Verschiedenheit der Regenerationsfähigkeit sowohl hinsichtlich verschiedener Formen als auch hinsichtlich verschiedener Organe bei derselben Form lehrt.

Kommt nun dieser Schluss der »Maschinentheorie des Lebens«¹⁾ zu Gute²⁾ oder nicht?

Napoli, den 1. Juni 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII.

Bis auf die Figuren 1, 2, 4, 7c, 10a, 11b, 13, 18, II, VIIb, VIIIc, sind alle Abbildungen Skizzen, die ohne Camera nach Besichtigung der frei schwimmenden Larve rasch entworfen wurden; sie sind genau daher nur in Bezug auf solche Verhältnisse, die den eigentlichen Gegenstand des Studiums bildeten (Ektodermbuchten, Lage des Mesenchym-Darmbildungsortes bei Echinus, Darmlage).

Asterias (arabische Ziffern).

- Fig. 1. Blastula mit zwei einander gegenüber liegenden Buchten. ZEISS Apochr. 16 mm. Oc. 4.
 Fig. 2. Blastula mit einer Bucht. ZEISS wie 1.
 Fig. 3a. Gastrula mit starker Ektodermbucht.
 Fig. 3b. Dieselbe Larve im Beginn der Mesenchymbildung, Beginn des Ektodermausgleichs.
 Fig. 3c. Dieselbe Larve, Ausgleich vollendet.
 Fig. 4. Gastrula mit seitlich gelegnem Darm. ZEISS wie 1.
 Fig. 5a. Gastrula wie 4, der Darm liegt ganz deutlich in einer der beiden durch die Ektodermeinschnürungen bestimmten Blasen und entspringt auch in ihr.
 Fig. 5b. Dieselbe Larve im Beginn der Mesenchymbildung; Formausgleich fast vollendet.
 Fig. 6. Gastrula mit zwei weit von einander entspringenden und liegenden Därmen; in jeder Blase liegt einer.

¹⁾ Biolog. Centralbl. XVI. pag. 353 ff.

²⁾ ROUX neigt bekanntlich dazu, in der Beschränktheit der Regulationsvorgänge eine Stütze für das zu sehen, was ich ihre Maschinennatur nenne, WOLFF nicht; ich denke, diese Beschränktheit ist weder pro noch contra zu verwerthen.

- Fig. 7a. Gastrula mit zwei weit von einander entfernt liegenden, ungleichsinnig orientirten Därmen.
- Fig. 7b. Dieselbe Larve nach vollendeter Mesenchymbildung, der eine Darm bereits in Cölombildung, die eine Ektodermbucht im Ausgleich.
- Fig. 7c. Dieselbe Larve einen Tag später, jeder Darm hat zwei Cölomsäcke gebildet, um den einen Darm als Centrum hat sich die Bipinnarienwimperschnur angelegt, die eine Ektodermbucht ist ganz ausgeglichen. Das Ektoderm dieser Larve ist vielleicht als ein Ganzes anzusehen, siehe Text. ZEISS wie 1.
- Fig. 8. Blastula mit einer Ektodermbucht, welche, wie die spätere Ausbildung zweier ziemlich nahe bei einander gelegenen Därme zeigte, am vegetativen Pol sich befand.
- Fig. 9. Gastrula mit zwei noch kleinen Därmen, die später einander näher rückten und endlich verwachsen.
- Fig. 10a. Gastrula mit zwei nahezu vollendeten, einander ziemlich nahe liegenden Därmen ZEISS wie 1.
- Fig. 10b. Dieselbe Larve, die Därme ausgewachsen und einander nahe gerückt.
- Fig. 10c. Dieselbe Larve nach vollendeter Mesenchymbildung. Es sind zwei Mesenchymbblasen vorhanden, die Därme liegen einander sehr nah, sie kamen darauf zur Berührung und verschmolzen; es resultirte eine typische Bipinnaria.
- Fig. 11a. Ähnliches Individuum (roh skizzirt) im Stadium der halb verschmolzenen Därme (die Figuren 10a—c könnten auch für die früheren Stadien dieses gelten).
- Fig. 11b. Die völlig normal gestaltete Bipinnaria, welche aus ihm resultirte. ZEISS wie 1.
- Fig. 12. Gastrula mit drei neben einander verlaufenden Därmen.
- Fig. 13. Larve im Beginn der Gabeldarmbildung. ZEISS wie 1.
- Fig. 14a. Ähnliche Larve, zugleich mit Ektodermbucht.
- Fig. 14b. Dieselbe Larve mit vollendetem Gabeldarm, Ektodermbucht ausgeglichen.
- Fig. 14c. Dieselbe Larve nach vollendeter Mesenchymbildung. Gabelung verschwunden, eine Endblase.
- Fig. 15. Mesenchymgastrula mit gespaltener Endblase, aus einer Gastrula mit Gabeldarm hervorgegangen.
- Fig. 16. Mesenchymgastrula mit zwei Endblasen, aus einer Gastrula mit Gabeldarm unter direkter Benutzung der Gabelenden hervorgegangen.
- Fig. 17a. Mesenchymgastrula wie die vorige, noch mit Ektodermbucht.
- Fig. 17b. Die Gabelenden sind zur Cölomzipfelbildung verwandt; Ektodermbucht ausgeglichen.
- Fig. 18. Völlig normal aussehende Bipinnaria, aus einer Larve wie Fig. 16 hervorgegangen. ZEISS wie 1.

Echinus (römische Ziffern).

- Fig. I. Zerrblastula mit einheitlichem, symmetrischem Mesenchymbildungsort in der Ringbucht; von der Seite.
- Fig. II. Zerrblastula vom animalen Pol, das Mesenchym (ca. 60 Zellen) ist einheitlich, ringförmig, bilateral geordnet. Man sieht die Darmplatte (schraffirt). ZEISS D* Oc. 2.

- Fig. III. Gastrula, aus einer Zerrblastula hervorgegangen, Bucht des Ektoderms fast ausgeglichen.
- Fig. IV. Prismengastrula aus einer Zerrblastula hervorgegangen, völlig normal.
- Fig. Va. Gastrula mit sehr seitlich verlaufendem Darm, aus einer Zerrblastula mit nicht ganz symmetrischer Darmplatte (wie VIIIa) hervorgegangen.
- Fig. Vb. Dieselbe Larve im Beginn der Prismenform, ausgeglichen.
- Fig. VI. Prismengastrula, aus einer Zerrblastula hervorgegangen, deren Darm auffallend spät noch der gewölbten Fläche anliegt, so dass er mit dem bereits vorhandenen Mund nicht kommuniziert; er sollte liegen, wie die gestrichelten Linien angeben. Später vollzog übrigens der Darm die normale Wendung und es resultierte ein normaler Pluteus.
- Fig. VIIa. Gastrula mit seitlichem Darm (ähnlich Va).
- Fig. VIIb. Dieselbe Larve als Pluteus; Skelet, Mundfeld, Mund normal, der (normal-dreigliedrige) Darm liegt aber um 90° falsch (a = Darmansatz = Blastopore = After), so dass er mit dem Mund nicht kommuniziert. ZEISS D* Oc. 4.
- Fig. VIIIa. Zerrblastula mit asymmetrisch gelegenen Mesenchym-Darmbildungsort.
- Fig. VIIIb. Dieselbe Larve als Gastrula mit seitlichem Darm.
- Fig. VIIIc. Dieselbe Larve; im Gegensatz zu Va und b unterblieb der Formausgleich im Ektoderm, dieses wurde daher zu zwei Kleinganzanzen umorganisiert. Man sieht zweimal zwei Skeletanlagen, zwei Wimperschnuranlagen, aber nur einen dreigliedrigen Darm. Die äußere Pluteusform ist am besten an demjenigen Kleinganzanzen ausgebildet, in dem der Darm nicht liegt. ZEISS D* Oc. 2.
- Fig. IX. Zerrlarve, deren Mesenchym sich, den beiden Ektodermblasen (»Kleinganzanzen«) entsprechend, um zwei Centren geordnet hatte; das Objekt starb ohne Darmbildung; sehr schematisch.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	247
I. Der Ausgleich der äußeren Form bei faltigen Echinodermenblastulis .	248
A. Asteriden	248
B. Echiniden	250
II. Die Darmentwicklung von deformierten Echinodermenblastulis und ihre Regulationen	254
A. Echiniden (primäre Regulationen,	254
B. Asteriden	259
a. Primäre Regulationen	259
b. Sekundäre Regulationen	264
Erklärung der Abbildungen	270