Über das Mesenchym von unharmonisch zusammengesetzten Keimen der Echiniden.

Von

Hans Driesch.

Mit 9 Figuren im Text.

Eingegangen am 20. Mai 1905.

Durch das Studium der Entwicklung isolierter Blastomeren, deren Keimwert einen Bruch mit dem Zähler 1 darstellt oder sich auf einen solchen reduzieren läßt, ist der erste Grund einer Einsicht in die hier obwaltenden Potenzen und Mittel gelegt worden.

Soweit Echinidenkeime in Betracht kommen — die auch jetzt wieder unser Objekt sein sollen — kann zusammenfassend gesagt werden: die Entwicklung isolierter Blastomeren ist ganz, nicht partial; sie kann defekt sein, wenn gewisse Eiteile in dem Objekte der Untersuchung nicht vorhanden sind, wobei aber nicht an fixe, unvariierbare Beziehungen gedacht werden darf; sie verläuft, bei gleichen Kernverhältnissen, unter Wahrung der Form und Größe, nicht aber der normalen Zahl der konstituierenden Zellen, woraus sich eine Proportionalität des Keimwertes zu den Keimesflächen, nicht aber zum Keimesvolumen ergibt ¹⁾.

Es ist der Zweck dieser Studie, tiefer in die Beziehungen einzudringen, welche für die Variierbarkeit der prospektiven Bedeutung der Regionen des ursprünglichen Ausganges, des Eies, gültig sind, anders gesagt: festzustellen, nach welchen teleologischen Gesichtspunkten jene Variierbarkeit sich in den verschiedenen möglichen Einzelfällen ausgestaltet; daneben wird auch das Problem der regulativen Variierbarkeit in Hinsicht der Natur der konstituierenden Elemente in den Gesichtskreis treten; daß hier zwei Tatsachenreihen

¹⁾ Vgl. DRIESCH, dieses Archiv. 10. 1900. S. 362.

nebeneinander existieren können, wird im Verlauf des Ganzen deutlich werden.

Am ungefurchten Keim von *Strongylocentrotus* wäre, nach BOVERIS¹⁾ Befund, wohl mit einiger Sicherheit, am ungefurchten Keim von *Echinus*, der unser Objekt bilden soll, ist aber durchaus nicht irgend ein Anhalt zu gewinnen, um die spezifischen Regionaldefekte von Bruchstücken, die den Ausgang der Entwicklung bilden sollen, festzustellen. Wohl aber gestattet der Keim im 16-zelligen Stadium solchen Entscheid, wie er hier auch, gerade wegen des Typischen seiner Furchung, stets die Garantie für normale Verhältnisse eben dieses untersuchten Objektes bietet.

Es wurden daher zur Entscheidung unsrer Probleme Versuche mit Rücksicht auf das Sechzehnzellenstadium am Achtzellenstadium ausgeführt, d. h. es wurde auf dem Achterstadium versucht, alle möglichen Bruchteile desselben zu gewinnen, welche dann nach eingetretener Sechzehnteilung regional identifiziert werden konnten.

Die $\frac{5}{8}$ -Keime bildeten den Ausgang des Ganzen, doch wurden bald auch andre $\frac{x}{8}$ -Keime herangezogen. Wollen wir gerade für den $\frac{5}{8}$ -Keim die Methode des näheren erläutern, so ist hier klar, daß seine fünf Elemente sich in folgender Weise aus der animalen und vegetativen Eihälfte herleiten können: es können die Verhältnisse $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{3}$, $\frac{3}{2}$, $\frac{4}{1}$ obwalten, wenn in diesen scheinbaren Brüchen allemal der »Zähler« die Anzahl der vegetativen, d. h. mikromerenbildenden, darmbildenden Elemente, der »Nenner« aber die Anzahl der animalen, d. h. mesomerenliefernden Zellen angibt. Für den $\frac{6}{8}$ -Keim gelten entsprechend die Möglichkeiten: $\frac{2}{4}$, $\frac{3}{3}$, $\frac{4}{2}$; $\frac{3}{3}$ bedeutet hier den $\frac{3}{4}$ -Keim in seiner dem Achterstadium entsprechenden Gestalt. Natürlich kann auch der $\frac{4}{8}$ -Keim eine Reihe sogar besonders interessanter Varietäten, nämlich die »Brüche« $\frac{0}{4}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{2}$, $\frac{3}{1}$, $\frac{4}{0}$, darbieten.

Verglichen mit der regionalen Spezifität der Keime wurde nun, abgesehen vom allgemeinen Habitus der Gastrula, die Zahl der Zellen des primären Mesenchyms. Eben dieser Beziehung Variierbarkeit sollte studiert werden: ist es doch z. B. klar, daß, wenn wir stets, wie oben, die Abkömmlinge der mikromerenbildenden Hälfte des Eies als Zähler schreiben, die Keime vom Typus $\frac{0}{1}$, $\frac{0}{2}$, $\frac{0}{3}$, $\frac{0}{4}$ eigentlich gar keine, diejenigen vom Typus $\frac{1}{0}$, $\frac{1}{1}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$ eigentlich 15 — wenn 60 die durchschnittliche Normalzahl ist —

¹⁾ Verh. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. 34. 1901. S. 145.

diejenigen vom Typus $\frac{4}{0}$, $\frac{4}{1}$ usw. eigentlich 60 Mesenchymelemente bilden »sollten«. Wieviel sie wirklich bilden, das ist die Frage; in ihrer Beantwortung wird sich zeigen, ob die Anzahl der gebildeten Zellen wirklich immer nur die »gesollte« oder aber eine nach oben oder nach unten oder nach beiden Seiten hin verschiebbare ist; es wird sich wohl auch eine Beurteilungsmaxime für die Art der Verschiebbarkeit gewinnen lassen.

Der Leser meiner früheren Studien¹⁾ weiß bereits, daß die Keime vom Typus $\frac{4}{0}$ dem »gesollten« gegenüber zu wenig, daß alle Keime vom Typus $\frac{0}{x}$ dem »gesollten« gegenüber zu viel jedenfalls bilden können. Es werden sich aber alle im folgenden mitzuteilenden Tatsachen denn doch ein bißchen weniger einfach darstellen, als nach den Befunden an Keimen vom Typus $\frac{x}{0}$ oder $\frac{0}{x}$, ja als nach allen bisherigen Befunden an isolierten Blastomeren zu erwarten war. —

Die eigentliche Technik der Versuche war die bei Verwendung des kalkfreien Wassers von HERBST übliche: membranlos gemachte Keime wurden nach vollendeter Achtteilung in jenes Wasser gebracht und, um den Zerfall zu beschleunigen, etwas mit der Pipette bearbeitet; dann wurden $\frac{x}{s}$ -Objekte in beliebiger Zahl isoliert und für jedes der Teilungsmodus bei eintretender Sechzehnteilung genau registriert; ein $\frac{5}{8}$ -Objekt, welches in zwei Mikromeren, zwei Makromeren und sechs Mesomeren zerfiel, ergab sich so z. B. als Objekt vom Typus $\frac{2}{3}$ und so fort. Enttäuschungen in betreff der $\frac{4}{8}$ - und $\frac{6}{8}$ -Objekte, die sich nur gar zu oft als von dem Typus $\frac{2}{2}$ und $\frac{3}{3}$, also als $\frac{1}{2}$ - und $\frac{3}{4}$ -Keime erwiesen, konnten natürlich nicht ausbleiben. Immerhin führten auch diese scheinbaren Enttäuschungen zu neuer Einsicht.

Nebenstehende Tabelle soll nun als Grundlage für alle folgende Erörterung dienen.

Jedem der Felder der Tabelle sind zwei Zahlen zugeordnet: die eine gibt die Zahl derjenigen Zellen an, welche der mikromerenbildenden Eihälfte entstammen, die andre die Zahl der Abkömmlinge der Mesomerenhälfte. In jedes Feld ist der Typus der jeweils repräsentierten Objekte nochmals eingetragen; bei den Objekten vom Typus $\frac{1}{1}$, $\frac{2}{2}$, $\frac{3}{3}$ ist bemerkt, daß sie Vierteln bzw. Hälften des Ganzen entsprechen; als »Norm« ist alsdann diejenige Zahl notiert, welche die Zellen des primären Mesenchyms in Korrespondenz zum vorhandenen Bruchteil der normalen mikromerenbildenden Eiregion jeweils aufweisen »sollten«, wenn 60 die Mesenchymzahl des Ganz-

¹⁾ Dieses Archiv. 14. 1902. S. 514 f.

	Zellen d. Mikro- merenhälfte: 0	Mi 1	Mi 2	Mi 3	Mi 4
Zellen der Meso- meren- hälfte: 0	—	$\frac{1}{0}$; Norm: 15 H 9, 9. — K 8, 12. — L 9, 20, 14, 10, 12, 18, 15, 9, 10, 8, 9, 10. — M 10, 12, 15, 9, 10, 15, 15, 15, 10. — N 9, 6, 8, 8, 10, 9, 9, 9, 8. Mittel: 11	$\frac{2}{0}$; Norm: 30 K 21. — L 31, 16. — O 20. — P 18, 20, 17, 15, 16, 18, 19. Mittel: 20	$\frac{3}{0}$; Norm: 45 P 30. Mittel: 30	$\frac{4}{0}$; Norm: 60 A 58. — C 36. Ältere Zäh- lungen: 36, 33, 34, 34, 33. Mittel: 38
Me 1	$\frac{0}{1}$; Norm: 0 H 8, 8, 7, 8, 9, 9. — K 7, 8, 13, 10. — L 9, 8, 7. Mittel: 9	$\frac{1}{1}$ (= $\frac{1}{4}$ -Larve); Norm: 15 —	$\frac{2}{1}$; Norm: 30 —	$\frac{3}{1}$; Norm: 45 F 35, 58. Mittel: 46	$\frac{4}{1}$; Norm: 60 B 48. — C 38. — P 48 Mittel: 45
Me 2	$\frac{0}{2}$; Norm: 0 J 17, 18. Mittel: 17	$\frac{1}{2}$; Norm: 15 —	$\frac{2}{2}$ (= $\frac{1}{2}$ -Larve); Norm: 30 (D 42, 24.) — E 32. — F 28, 29, 38, 15. — G 25, 32. — H 27, 54. — J 25, 18. — L 41. — N 23. — O 44, 34. — P 45. Mittel: 31	$\frac{3}{2}$; Norm: 45 A 52. — C 58. — H 60, 45, 28, 30. — L 50, 62. — M 36. — O 40. — P 56. Mittel: 47	$\frac{4}{2}$; Norm: 60 H 45, 58. Mittel: 51
Me 3	$\frac{0}{3}$; Norm: 0 —	$\frac{1}{3}$; Norm: 15 B 36. — (D 10, 20, 9, 3, 0.) — G 37, 18, 24, 28, 34, 24, 52. — H 28, 26, 26. — J 15, 37. — K 19, 25, 28, 29, 30, 33, (6), 25, 16. — M 23, 31, 32. — N 34. Mittel: 28.	$\frac{2}{3}$; Norm: 30 A 41. — B 60, 58. — C 45. — F 40. — G 45, 34. — K 30. — M 44, 40. — O 41. — P 40. Mittel: 43.	$\frac{3}{3}$ (= $\frac{3}{4}$ -Larve); Norm: 45 C 60, 57. — E 52. — G 44. — H 45, 58. — J 60. — K 38. — L 50. — M 54, 60. — O 43, 44, 57, 37, 58. — (P 16.) Mittel: 51	$\frac{4}{3}$; Norm: 60 —
Me 4	$\frac{0}{4}$; Norm: 0 C 29. — G 30. — H 31. — T 29. — K 28, 26, 28, 22, 28, 20. Mittel: 27.	$\frac{1}{4}$; Norm: 15 K 36. — M 41. Mittel: 38.	$\frac{2}{4}$; Norm: 30 B 37, 60, 60, 58. — C 52, 60. — (D 5.) — F 34. — G 45. — H 30. — J 30, 31, 45, 36. — K 27, 48. — M 52. — N 45. — O 24. — P 38, 33, 39. Mittel: 42	$\frac{3}{4}$; Norm: 45 —	$\frac{4}{4}$; Norm: 60 = Ganzlarve

keimes ist. Es folgen alsdann die wirklich aufgefundenen Mesenchymzellenzahlen, und zwar faßt der einer Zahlenserie vorgesetzte Buchstabe immer Objekte gleicher Kultur zusammen; auf diese Weise können natürlich auch die verschiedenen Objektstypen derselben Kultur miteinander verglichen werden. Diese Zusammenfassung der Objekte gleicher Kultur wird bedeutsam erscheinen angesichts der Tatsache, daß wir alsbald von Abnormitäten und Variationen der Mesenchymzellenzahl in Kulturen von Vollarven zu reden haben werden. Für jeden Objektstypus ist endlich das Mittel aller aufgefundenen Werte berechnet und angegeben; unberücksichtigt blieben bei dieser Berechnung die sehr stark abweichenden, eingeklammerten Werte; so ist z. B. die gesamte Kultur D unberücksichtigt geblieben: sie wies auch in den Vollarven Abweichungen seltsamster Art auf. Im ganzen besagen die Mittelwerte aller Objekte wenig, jedenfalls weniger als die leicht überschaubaren Mittelwerte für die Objekte gleicher Kultur in jedem Objektstypus besagen würden.

Soweit das Technische der Tabelle.

Ihre sachliche Erörterung sei mit dem Studium der ersten Vertikalreihe begonnen: es handelt sich um »rein-animale Larven« von wechselnder Größe. Wir wissen schon aus früheren Studien, daß solche bei *Echinus* in etwa 25% der Fälle Mesenchym und Darm, aber auch nur Darm oder nur Mesenchym bekommen können. Es sind in der Tabelle nur solche Objekte vermerkt, welche überhaupt Mesenchym besaßen; bekanntlich stellen die übrigen ruhende Larven mit langen starren Wimpern dar; die mit Mesenchym versehenen Objekte schwimmen umher; sie erhalten das Mesenchym (und den Darm) immer wesentlich später als Objekte, welche auch vegetative Elemente besitzen.

Alle Objekte vom Typus $\frac{0}{x}$ »sollten« gar kein Mesenchym haben; daß sie es in etwa einem Viertel der Fälle besitzen können, zeigt in besonderer Schärfe die Variierbarkeit der prospektiven Bedeutung der Keimteile, und zwar eine Variierbarkeit nach oben hin: es können auch solche Keimteile Mesenchym liefern, die es normalerweise nicht tun. Von besonderem Interesse erscheint es, daß die Anzahl der gebildeten Mesenchymelemente einen Bruchteil der normalen Mesenchymzellenzahl darstellt, welcher ungefähr in Proportion zum Keimwert des Objektes steht; würden wir aus den $\frac{0}{4}$ -Objekten die eine Zahl 13 eliminieren, so würde diese Proportionalität noch schärfer hervortreten. —

In der ersten Horizontalreihe der Tabelle sind Objekte ver-

zeichnet, welche eigentlich so viele Viertel der Mesenchymnormzahl aufweisen sollten, wie der »Zähler« des »Bruches«, welcher ihren Typus angibt, Einheiten aufweist: es ist von großem Interesse zu bemerken, daß hier nun eine »Regulation« nach der entgegengesetzten Seite wie bei den Objekten vom Typus $\frac{0}{x}$ Platz gegriffen hat: unsre jetzt studierten Objekte weisen »zu wenig« Mesenchymzellen auf, im Vergleich mit dem, was sie an Mesenchym leisten »sollten«.

Zwar wird der geschilderte Sachverhalt gewissermaßen maskiert durch ein Phänomen, mit dem wir von jetzt ab stets bei der Diskussion unsrer Tabelle zu rechnen haben werden, durch ein Phänomen, das man kurz als die Verschiedenheit der Regulabilität der Einzelkulturen bezeichnen könnte. Innerhalb des Typus $\frac{1}{0}$ weist z. B. die Kultur M Zahlen auf, welche im großen und ganzen der Norm entsprechen: es ist gebildet, was gebildet werden »sollte«, obwohl das für den Keimwert des Ganzen zu viel ist; die Kultur N andererseits verhielt sich durchaus regulativ: 8 bis 9 Mesenchymzellen bildete sie in den Keimen vom Typus $\frac{1}{0}$ anstatt 15; Kultur L zeigt schwankende Werte und geht bisweilen sogar über die Norm hinaus, was ja auch Normalkeime gelegentlich tun. Was über die Keime vom Typus $\frac{2}{0}$ und $\frac{4}{0}$ zu sagen wäre, wird der Leser nach dem Erörterten leicht selbst zu ermitteln imstande sein: auch hier kann die Verminderungsregulation des Mesenchyms im Interesse der Proportionalität zum Keimwert statthaben, sie kann aber auch unterbleiben. Für die Keime vom Typus $\frac{4}{0}$ war das regulatorische Verhalten des Mesenchyms schon früher von mir ermittelt worden, die damals gefundenen Zahlenwerte wurden mit in die Tabelle eingetragen. —

Wir wenden uns jetzt der Erörterung derjenigen Keime zu, welche vier oder fünf oder sechs der acht ersten Blastomeren, in wechselnder Zugehörigkeit zu beiden Polhälften des Eies, zum Ausgang hatten; die Typen $\frac{3}{1}$, $\frac{2}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{4}{1}$, $\frac{3}{2}$, $\frac{2}{3}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{4}{2}$, $\frac{3}{3}$, $\frac{2}{4}$ stehen also gemeinsam zur Diskussion.

Lassen wir einstweilen noch die $\frac{2}{2}$ - und $\frac{3}{3}$ -Typen, welche ja $\frac{1}{2}$ - und $\frac{3}{4}$ -Keimen entsprechen, außer acht, so haben wir uns also mit Objekten zu beschäftigen, deren animale und vegetative Bestandteile verschiedene Bruchteile des Ganzen der animalen und der vegetativen Eihälfte repräsentieren: bald ist der animale Bestandteil im Vergleich zum vegetativen »zu groß«, bald »zu klein«. Die Frage ist: wie verhält sich die Mesenchymlieferung des Keimes; geschieht

stets was geschehen »sollte«, d. h. was von eben diesem Objekt aus, wenn es Bestandteil eines Ganzkeimes geblieben wäre, geschehen sein würde, oder mehr, oder weniger?

Die beiden einzigen Objekte vom Typus $\frac{3}{1}$, welche zur Beobachtung standen, stellen insofern gleich zwei merkwürdige Extreme dar, als keines die »Norm« der Mesenchymzellenzahl gebildet hat, dagegen eines eine Zahl, welche dem Keimwert ($= \frac{4}{8} = \frac{1}{2}$), das andre eine solche, welche dem Ganzen entspricht. Doch ist auf zwei Objekte nicht viel zu geben und mehr kamen leider nicht zur Beobachtung.

Von hohem Interesse sind dagegen die zahlreich beobachteten Keime vom Typus $\frac{1}{3}$, welche also im sechzehnzelligen Stadium eine Makromere und eine Mikromere aufwiesen und fünfzehn Mesenchymzellen hätten bilden »sollen«. Bleibt hier die auch in ihren Ganzkeimen durchaus abnorme Kultur D außer Betracht, so zeigen fast alle Objekte ein Schwanken ihrer Mesenchymzellenzahlen um den Wert 30: dieser Wert aber entspricht dem Keimwert der Objekte, welcher $= \frac{4}{8} = \frac{1}{2}$ ist. Bei einigen wenigen Objekten freilich ist die Regulation unterblieben und eines zeigt, wie auch bei den Keimen vom Typus $\frac{3}{1}$, das Bestreben, nicht die Keimwert-, sondern die Normalzahl des Mesenchyms, 60, zu erreichen, es hat 52 Elemente gebildet.

Alle $\frac{5}{8}$ des Ganzen repräsentierenden Keime lehren nun Entsprechendes. Bei den Objekten vom Typus $\frac{4}{1}$ ist der Mikromerenbestand viel zu groß, es »sollten« 60 Mesenchymelemente da sein, es sind im Mittel 45 da; die Objekte vom Typus $\frac{3}{2}$ sind insofern weniger lehrreich, als hier die als Mittel zu erwartende, dem Keimwert ungefähr entsprechende Zahl nahe mit der »Normalzahl« 45 zusammenfällt; dagegen sollten die Keime vom Typus $\frac{2}{3}$ nur 30 Mesenchymzellen bilden, sie besitzen aber im Mittel 43, wie die Harmonie zum Keimwert es fordert. Und zwar zeigt ein Studium der Tabelle mit Rücksicht auf die letztgenannten Keime besonders deutlich, wie der Mittelwert bei der größeren Menge der Objekte zwar geradezu aktuell repräsentiert wird, sich bei den übrigen aber aus einem teilweisen Unterbleiben der Regulation — die Zahlen 34, 30 — und aus einem Bestreben, die »Totalzahl« (60) zu bilden, zusammensetzt.

Die Objekte des Typus $\frac{4}{2}$ sind zu wenig zahlreich für nähere Erörterung, die Keime $\frac{2}{4}$ dagegen zeigen wieder, was wir schon kennen: bald die »Norm«, bald die Totalzahl, bald die Keimwertzahl, die sich denn auch als Mittel annähernd ergibt.

Bei den Objekten der Typen $\frac{2}{2}$ und $\frac{3}{3}$, welche ja $\frac{1}{2}$ - und $\frac{3}{4}$ -Keime darstellen, fallen Keimwertzahl und Normalzahl zusammen und mit diesen annähernd identisch sind ja auch die gefundenen Mittelwerte der Mesenchymzellzahlen. Solches war wenigstens für die $\frac{1}{2}$ -Keime aus meinen früheren Untersuchungen bekannt: ich hatte ¹⁾ für solche Keime die Mesenchymzellzahlen 27, 32, 25, 26, 28, 30, 28, 25, 26; später ²⁾ wiederum im Mittel 26—30 Mesenchymzellen gefunden. Immerhin frappierte mich jetzt unter den Zahlen für den Typus $\frac{2}{2}$ die 54 und beim Typus $\frac{3}{3}$ zeigte sich gar in ausgesprochenem Maße — die Zahlen 60, 57, 60, 58 usw. —, daß auch hier jenes schon erwähnte Streben zur Totalzahl erkenntlich sei. Ich neigte, da ich in meinen früheren Untersuchungen über $\frac{1}{2}$ -Keime eine solche Tendenz nie bemerkt hatte, anfangs der Ansicht zu, es möchte sich vielleicht der Keim vom Typus $\frac{2}{2}$, also der symmetrisch halbierte Achterkeim, der $\frac{4}{8}$ -Keim, anders als der $\frac{1}{2}$ -Keim verhalten. Doch gab ein erneutes umfassendes Studium von $\frac{1}{2}$ -Keimen die Lösung des Konfliktes nach der andern Seite. Ehe wir uns aber diesen neuen Untersuchungen zuwenden, wollen wir möglichst scharf zusammenfassen, was über Keime, deren animale und deren vegetative Bestandteile nicht in Harmonie zueinander stehen, in Hinsicht der Mesenchymbildung erkannt ist:

Unharmonisch zusammengesetzte Keime, zu denen auch die mit nur animalen oder nur vegetativen Elementen zu rechnen sind, bilden in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine Zahl von Mesenchymzellen, welche nicht der für sie gültigen Normzahl, d. h. nicht dem Bruchteil der normalerweise mesenchymbildenden Keimregion entspricht, welchen sie besitzen; sie liefern vielmehr je nach ihrer Zusammensetzung bald »zu viel«, bald »zu wenig« Mesenchymzellen, und zwar derart, daß die wirklich gelieferte Zahl dieser Elemente zum Keimwert der Objekte annähernd in Proportion steht. Am extremsten zeigen dieses regulative Verhalten rein animale und rein vegetative Keime. Neben dem Streben zur Erreichung der Proportion zum Keimwert geht eine bisweilen zum Durchbruch gelangende Tendenz zur Lieferung der Totalzahl des Mesenchyms einher.

¹⁾ Dieses Arch. 6. 1898. S. 216.

²⁾ Dieses Arch. 10. 1900. S. 366.

Es sei endlich noch auf die Verschiedenheit der einzelnen Kulturen in Hinsicht ihrer größeren oder geringeren Regulationsfähigkeit die Aufmerksamkeit gelenkt und ein Studium der Tabelle in diesem Sinne empfohlen.

In zweien¹⁾ meiner früheren Studien ist dargetan worden, daß Larven, welche sich aus einer der ersten beiden Blastomeren des Seeigelkeimes entwickelten, die Hälfte der normalen Mesenchymzellenzahl aufweisen, und daß Entsprechendes für den Viertelkeim gilt.

Es hat sich jetzt gezeigt, daß dieser ältere Befund zwar richtig, aber unvollständig ist: es kann auch anders sein, obschon es nur selten anders ist.

Die merkwürdigen Befunde an den Objekten vom Typus $\frac{2}{2}$ und $\frac{3}{3}$ veranlaßten mich, wie schon kurz mitgeteilt, zur Prüfung der Frage, ob sich der symmetrisch halbierte Achterkeim, also der $\frac{4}{8}$ -Keim (Typus $\frac{2}{2}$) etwa anders als der echte $\frac{1}{2}$ -Keim verhalten möchte. Die Prüfung ergab, daß diese anfangs vermutete Verschiedenheit zwischen Keimen gleichen Keimwertes und, auf Achtel gebracht, auch gleichen Typus nicht statthatte, daß damit zugleich also das scheinbar seltsame Verhalten der Keime vom Typus $\frac{2}{2}$ weniger seltsam, anderseits freilich auch das Gebahren echter $\frac{1}{2}$ -Keime weniger einfach, als es anfangs geschehen hatte, war.

Wie ich von jeder Kultur einige Vollarven auf ihr Mesenchym hin prüfte, so setzte ich auch bei mancher Kultur eine Anzahl $\frac{1}{2}$ -Keime an und zählte bei einigen von ihnen im Stadium der etwa halb vollendeten Gastrula das primäre Mesenchym.

Hier folgen nun einige der Ergebnisse; es sind stets die der Tabelle entsprechenden Buchstaben für die einzelnen Kulturen beigefügt, auch ist das Mittel der Resultate von Zählungen an Normalkeimen²⁾ angegeben:

D (diese Kultur wurde in der Tabelle der stark abweichenden

¹⁾ Vgl. die beiden vorigen Anmerkungen.

²⁾ Ich fand schon früher (dieses Arch. 3. 1896. S. 362 u. 7. 1898. S. 81 ff.) an *Sphaerechinus*, und SCHMIDT (Verh. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. 36. 1904. S. 306) beobachtete für *Echinus* eine geringfügige Vermehrung der Zahl der bereits ausgetretenen Mesenchymelemente. Neue Zählungen ergaben mir für letztere Form einen Durchschnitt von etwas über 50 für die eben gebildete, einen solchen von etwa 60 für die in der Gastrula fertig formierte Mesenchymmasse. — Im Text beziehen sich die angegebenen Zahlen stets auf letztere.

Werte wegen bei der Mittelberechnung nicht berücksichtigt; auch die Kulturen der Voll- und der $\frac{1}{2}$ -Larven ergaben viele Objekte, welche, obwohl vollendete Gastrula, nur etwa 20, bzw. 10, ja sogar solche, welche gar keine Mesenchymelemente aufwiesen. Der nicht stark abnormen Werte waren folgende):

$\frac{1}{2}$ -Larven: 24, 33, 36, 30, 30, 37, 25, 34, 28.

Mittel der normalen Volllarven: 57.

Die Kultur D stützt also, wenn starke Abnormitäten ausgeschlossen bleiben, die früheren Ergebnisse.

F. $\frac{1}{2}$ -Larven: 36, 50, 38, 34, 50, 30, 28, 35, 48, 32, 30, 28, 38, 28, 42, 35.

Mittel der Vollarven: 60.

Die Kultur F zeigt in manchen Objekten Abweichungen von der Norm im Sinne einer Tendenz zur Erreichung der Vollzahl des Mesenchyms.

G. $\frac{1}{2}$ -Larven: 32, 40, 41, 28, 25, 40, 32, 33, 30.

Mittel der Vollarven: 60 (aber eine Larve mit nur 50).

H. $\frac{1}{2}$ -Larven: 35, 30, 35, 34, 45, 33, 32, 45, 33, 54, 41, 44, 42, 30, 49, 35.

Mittel der Vollarven: 60.

Hier wieder bisweilen eine mehr oder minder erfolgreiche Tendenz zur Vollzahl.

J. $\frac{1}{2}$ -Larven: 32, 46, 30, 32, 31, 32, 31, 30, 42, 34, 54.

Mittel der Vollarven: 60.

Diese Angaben bedürfen wohl kaum weiterer Worte, später wird von anderm Gesichtspunkt aus noch einmal auf sie zurückgekommen werden. Es kann jedenfalls eine Annäherung an die Normalzahl statthaben¹⁾. Beachtung verdient dabei der Umstand, daß unter den Vollarven der verwendeten Kulturen niemals abnorm-vielzellige, sondern nur abnorm-wenigzellige Objekte vorkamen²⁾.

¹⁾ Durch diese Befunde erhalten ältere, freilich unbestimmte, Angaben MORGANS über die Darmzellenzahlen von Partiallarven der Echiniden eine gewisse Bestätigung. Nur ist die relative Vermehrung der Mesenchymzellenzahl durchaus nicht die Regel. Vgl. dieses Arch. 2. 1895. S. 81.

²⁾ Ich weiß anderseits durch kollegialische Mitteilung, daß es auch abnorm-vielzellige Vollarven gibt; aber unter den Kulturen, die ich auch für $\frac{1}{2}$ -Larven verwendete, sind sie mir nicht vorgekommen. Im übrigen habe ich je einmal die Zahlen 66, 70 beobachtet.

Es erschien von Interesse zu wissen, ob abnorm-hohe Mesenchymzellenzahlen in $\frac{1}{2}$ - und in $\frac{1}{4}$ -Larven etwa immer beide, beziehungsweise alle vier Konstituenten eines und desselben Keimes betreffen oder nicht, und zu diesem Zwecke wurden in einer Reihe von Fällen die Zweier- und Viererabkömmlinge eines und desselben Eies jeweils gemeinsam isoliert und beobachtet.

Für die Zweierblastomerenabkömmlinge war das Ergebnis das folgende:

a :	11 und 16	(beides sehr schöne Gastrulae)
b :	30 - 33	
c :	36 - 40	
d :	30 - 29	
e :	40 - 31	
f :	47 - 45	
g :	50 - 45	
h :	30 - 60!	(gelangt in späterem Abschnitt zur Erörterung)
i :	40 - 33	
k :	20 - 50	
l :	35 - 45	
m :	30 - 25	
n :	53 - 43	
o :	30 - 33	
p :	25 - 55!	(s. o.)

Manche Werte dieser Tabelle, also abgesehen von dem durchaus abnormen Wertepaar a namentlich die Wertepaare h und p, erscheinen außerordentlich seltsam und werden solches bei ihrer bald von andern Gesichtspunkt aus erfolgenden Erörterung noch mehr tun. —

Ohne nähere Diskussion mögen nun auch die Wertegruppen für Viererpartner folgen, jeweils in eine Klammer gemeinsam eingeschlossen; ein x gibt an, daß ein Partner gestorben oder krank war:

(15, 18, 21, 4). (18, 17, 19, 15). (18, 16, 18, 0). (18, 18, 17, x).
 (11, 15, 17, x). (16, 6, 12, 0). (17, 17, 18, x). (13, 16, 25, x).
 (8, 25, 18, 17). (18, 17, 12, 6). (18, 11, 22, x). (16, 11, 24, 12).
 (17, 18, 16, x). (15, 15, 20, 24). (22, 15, 16, 0). (14, 26, 25, 29).
 (23, 9, 8, 23). (15, 22, 5, x). (15, 0, 0, 12). (22, 14, 26, 21).
 (21, 24, 20, 28). (21, 12, 23, 25). (14, 30, 15, 21). (26, 9, 30, x).
 (22, 20, 15, x).

Man beachte vor allem die 0-Werte! Meist waren das Dauerblastulae, selten Gastrulae ohne Mesenchym. In einer meiner aller-

ersten Arbeiten¹⁾ habe ich bereits eine Dauerblastula aus einer $\frac{1}{4}$ -Blastomere beobachtet und vermutete, daß ein Anachronismus der Furchen, d. h. ein vorzeitiges Auftreten der Äquatorialfurehe, die Grundlage dieses Phänomens sein möchte.

Das Problem der Verschiedenheit der einzelnen Werte jeder Wertgruppe geht uns im übrigen in dieser Studie nichts an. —

Nachdem nunmehr umfassend die bei der Mesenchymproduktion der Echiniden obwaltenden Regulationen im Sinne der Erzielung einer Harmonie zum Keimwert wie auch die diesen Regulationen parallel laufende allgemeine Tendenz der relativen Mesenchymvermehrung in Partialkeimen erörtert worden ist, sei fortgeschritten zum Studium der cytologischen Mittel, durch welche solches alles geschieht.

Wenn wir von allen positiven cytologischen Ermittlungen über das Verhältnis von Kerngröße zu Zellgröße sowie über die fixe Form der Zelle, wie sie in den letzten Jahren von BOVERI und von mir an den Tag gebracht worden sind, absichtlich zunächst absehen, so ist a priori eine doppelte Möglichkeit für die Ausführung einer Regulation der Mesenchymzellenzahl in Partiallarven mit Rücksicht auf den Keimwert, also nach oben und unten hin, oder nur nach oben hin, mit Rücksicht auf die Totalzahl gegeben: der Keim könnte die einzelne Zelle in ihrer normalen Größe und Form belassen, aber regulatorisch einen größeren oder kleineren Keimesbezirk zur Mesenchymbildung verwenden, als er verwendet haben würde, wäre er Teil des Ganzen geblieben; oder aber der Keim könnte regulatorisch die einzelnen Zellindividuen größer oder kleiner machen; vielleicht auch könnte er beides. Bei der ersten Alternative würde die eigentliche Masse von Mesenchym im Verhältnis zur Totalmasse des realen Keimes als bedeutsam und daher auch als reguliert erscheinen, die Zellen wären nur gegebene individuelle Materialien, deren Zahl für sich gleichgültig bleibt und sich eben nach den grundlegenden Bedürfnissen richtet; im zweiten Falle dagegen würde es, so scheint es uns, mehr auf die Zahlenbeziehungen der Zellen als solcher ankommen; bei einer Kombination beider Alternativen endlich würde beides teilweise der Fall sein.

Es soll nun, wiederum zunächst ohne nähere Bezugnahme auf die neueren Ermittlungen namentlich von BOVERI, dargestellt sein,

¹⁾ Zeitschr. wiss. Zool. 55. 1892. S. 9.

was wir an Tatsächlichem über die Größen der Zellen bei Regulationen der Mesenchymbildung in Bruchstücklarven ermittelten:

Allem vorausgeschickt mag hier die Bemerkung sein, daß es stets normale befruchtete Keime gewesen sind, von denen unsre Untersuchungsobjekte Bruchteile gebildet haben; denn unsre Partialkeime sind ja gerade, soweit nicht anhangsweise die normalen $\frac{1}{2}$ - und $\frac{1}{4}$ -Keime untersucht wurden, auf Grund der Art ihrer Bruchstücksechzehnteilung identifiziert, d. h. den Regionen des ursprünglichen Keimes zugeordnet worden: typische Sechzehnteilung zur rechten Zeit aber zeigen nur normal befruchtete, dagegen weder parthenogenetische noch doppelt befruchtete Objekte.

Beginnen wir mit den eigentlichen unharmonisch zusammengesetzten Partialkeimen, so findet sich im Protokoll der Versuchsnummern 36 und 37, welche beide Keime vom Typus $\frac{3}{1}$ aus Kultur F betreffen, die Angabe, die 35 Mesenchymzellen des Keimes Nr. 36 seien von normaler Größe, die 58 Zellen des Keimes Nr. 37 dagegen seien klein, etwa wie diejenigen eines unregulierten parthenogenetischen Keimes¹⁾ gewesen; leider sind diese Objekte nicht gezeichnet worden, doch kann ich versichern, daß die sogleich mitzuteilenden Zeichnungen Fig. 5 ebensogut für sie gelten könnten. Die Keime Nr. 36 und Nr. 37 zeigen beide eine Regulation in der Mesenchymbildung, aber jeweils ganz verschiedener Art: beide »sollten« ihren Keimesregionen nach 45 Mesenchymzellen bilden; Nr. 36 nun, in Harmonie zum Keimwert, welcher $= \frac{1}{2}$ ist, unterläßt die Bildung von 10 derselben, was gebildet wird ist normal groß; Nr. 37 dagegen bildet, in Regulation zur Totalzahl, das Totum der Mesenchymzellen, aber alle sind von halber Größe; es scheint beinahe, als läge eine Kombination beider Regulationsarten, derjenigen zum Keimwert und derjenigen zur Totalzahl, bei Keim Nr. 37 vor, denn eben wegen der Kleinheit aller seiner Elemente entspricht deren Gesamtmasse dem Keimwert ($58\frac{1}{2} = 29$), während die Zahl eben die Totalzahl ist.

Unharmonische Partialkeime mit lauter kleinen Mesenchymzellen sind mir außer dem geschilderten nicht vorgekommen: bei weitem die meisten aller dieser Objekte vielmehr, mochten sie sein von welchem immer einem Typus, bildeten ihre Mesenchymelemente in der normalen Größe; es war bei ihnen also die Gesamtmasse des Mesenchyms, nicht die Zahl der Zellen als solche regulatorisch betroffen worden; als Beispiele stellen Fig. 1 normale Mesenchymzellen,

¹⁾ Vgl. meine vorstehende Arbeit.

Fig. 2 solche einer 29zelligen, also nach oben hin regulierten Larve vom Typus $\frac{1}{4}$, Fig. 3 solche einer 20zelligen, also nach unten regulierten Larve vom Typus $\frac{2}{6}$ dar.

Neben der einen kleinzelligen und neben der großen Mehrzahl der normalzelligen unharmonischen Partiallarven gab es nun endlich auch gemischtzellige; die Fig. 4 gibt zwei Proben davon, beide sind Keime vom Typus $\frac{1}{3}$, mit 52 bzw. 37 Mesenchymelementen;

Fig. 1.

(ZEISS D* Comp.-Oc. 4.)
Mesenchymzellen einer normalen
Gastrula von *Echinus*.

Fig. 2.

(ZEISS D* Comp.-Oc. 4.)
Mesenchymzellen einer Gastrula
vom Typus $\frac{1}{4}$ mit 29 Elementen.

Fig. 3.

(ZEISS D* Comp.-Oc. 4.)
Mesenchymzellen einer Gastrula
vom Typus $\frac{2}{6}$ mit 20 Elementen.

beide sind nach oben reguliert, das erstgenannte Objekt (Protokollnummer 58 der Kultur G) sogar mit Rücksicht auf die Totalzahl. Deutlich gemischtzellige Larven wurden im ganzen 12mal unter den unharmonisch zusammengesetzten Keimen beobachtet: es lagen stets nicht etwa die großen Zellen an einer, die kleinen an der andern Flanke der Larve, sondern beide Zellensorten lagen durcheinander gemischt. —

Fügen wir unsrer Schilderung der Größenverhältnisse des Mesenchyms in unsern unharmonischen Keimen sogleich als Nachtrag das

Fig. 4.

(ZEISS D* Comp.-Oc. 4.)
Mesenchymzellen von zwei Gastrulis vom
Typus $\frac{1}{3}$; a mit 52, b mit 37 Elementen.

Fig. 5.

(ZEISS D* Comp.-Oc. 4.)
Mesenchymzellen von zwei Gastrulis aus
 $\frac{1}{2}$ -Keimen; a besitzt über 50 kleine, b 30 normale Elemente.

Ergebnis der neuen Ermittlungen
an $\frac{1}{2}$ -Keimen bei: es hatte sich

hier ergeben, daß die Mesenchymzellenzahl bei diesen Objekten nicht, wie es nach früheren Resultaten von mir scheinen konnte, stets in Proportion zum Keimwert steht, sondern in freilich seltenen Fällen größer, ja bis zur Erreichung der Totalzahl hin, ist. Wir fragen:

welches ist die Größe der Elemente in diesen Fällen des Mesenchymüberschusses? Da zeigt nun das Bild *a* der Fig. 5 deutlich, daß der Zahlenvermehrung bei den $\frac{1}{2}$ -Objekten jedenfalls eine Größenverminderung der einzelnen Elemente parallel gehen kann: dreimal ward sie konstatiert.

Es braucht aber eine Erhöhung der Zahl des Mesenchyms in den $\frac{1}{2}$ -Keimen, selbst bis zur Totalzahl hin, nicht von einer Ver-

Fig. 6.

(ZEISS D* Comp.-Oc. 4.)

Mesenchymelemente von zwei $\frac{1}{2}$ -Gastrulis, welche Hälften eines und desselben Eies repräsentieren; *a* hat 30, *b* hat 60 Elemente; alle aber sind von derselben Größe.

Fig. 7.

(ZEISS Apoehr. 4 mm, Comp.-Oc. 4.)
Kerne des Ectoderms von den beiden
Objekten der Fig. 6.

minderung ihrer Größe begleitet zu sein; als typisches Beispiel der Bewahrung der typischen Zellengröße, auch bei hoher Vermehrung der Zellenzahl, mögen die beiden Fig. 6 gelten, welche jenen seltsamen Keim betreffen, dessen eine $\frac{1}{2}$ -Blastomere eine Larve mit 30, dessen andre eine solche mit 60 Mesenchymelementen ergab: alle Elemente sind gleich groß.

Fig. 8.

(ZEISS D* Comp.-Oc. 4.)

Mesenchymelemente von zwei $\frac{1}{4}$ -Gastrulis, welche, nebst zwei andern, demselben Ei entstammen; *a* hat 12, *b* hat 25 Elemente; alle sind von derselben Größe.

Es sei hier im Hinblick auf die weitere Diskussion gleich eingeschaltet, daß an einem sehr klaren Präparate, welches Herr Kollege BOVERI von den genannten Larven anzufertigen die Freundlichkeit hatte, konstatiert werden konnte, daß auch die Kerne des Ectoderms in beiden Objekten gleich groß waren (Fig. 7).

Kann es also in $\frac{1}{2}$ - und, wie wir unter gleichzeitigem Hinweis auf Fig. 8 beifügen, auch in $\frac{1}{4}$ -Objekten ohne Veränderung der Zellgröße zu starker

Vermehrung der Zellenzahl kommen, so kommen doch auch, gerade wie bei den unharmonisch zusammengesetzten Keimen, ab und zu Objekte mit gemischten Mesenchymelementen vor; in $\frac{1}{4}$ -Objekten habe ich sie in besonderer Deutlichkeit angetroffen. —

Wie stellen sich nun die neueren Ergebnisse der Cytologie zu dem, was wir über die Größenverhältnisse der einzelnen Mesenchym-elemente unsrer Objekte ermittelt haben?

Das Hauptresultat aller Untersuchungen, welche über die Form, Größe und Kernplasmarelation von embryonalen Zellen ausgeführt wurden und welche jüngst von BOVERI¹⁾ in kritischer Zusammenfassung behandelt sind, läßt sich wohl so aussprechen: Bei gleichen Kernverhältnissen sind für jede embryonale Zellart Form und Größe konstant, gleichgültig welche die absolute Größe des untersuchten Keimes beziehungsweise Organs ist (DRIESCH); die Zellengröße hängt ihrem absoluten Werte nach von der Kerngröße und diese wieder von der Chromatinmenge ab, so zwar, daß die Kernoberfläche der Chromatinmenge proportional ist; es gibt also eine (annähernd) feste Relation zwischen Kernmasse und Plasmamasse (BOVERI).

Es ist meines Erachtens von BOVERI mit Erfolg versucht worden, aus diesem Satze mit Zuhilfenahme einiger wahrscheinlicher Hilfsannahmen gewisse auf ganz anderem Wege gewonnene Ergebnisse verständlich zu machen: so führt er z. B. die früher²⁾ von mir mitgeteilten äußerst variablen Mesenchymzellzahlen an Keimen, die aus gleich nach der Befruchtung zerschüttelten Eiern gezogen wurden, abgesehen von den Differenzen der Größe des Ausganges, auf den Umstand zurück, daß ein Teil der Objekte amphi-, ein Teil nur arrhenokaryotisch gewesen sei, und so sagte er die jüngst³⁾ von mir aufgedeckten Variationen des Mesenchyms an parthenogenetischen Objekten richtig voraus, wobei ich zwar darin von ihm abweiche, daß ich die »Monaster«-Bildung nicht zufällig sein sondern im Dienst regulatorischen Geschehens stehen lassen möchte⁴⁾.

¹⁾ Zellenstudien. Heft 5. 1905.

²⁾ Dieses Arch. 7. 1898. S. 97.

³⁾ In der vorstehenden Arbeit.

⁴⁾ BOVERI glaubt auch die Mesenchymverhältnisse an Bastarden vom Typus

E. Sph. ♀ auf seine Art erklären zu können. Bekanntlich fand ich hier keinen, BOVERI einen geringfügigen Einfluß des Vaters auf den mütterlichen Typus; nachdem ich meine Befunde bestätigend nachgeprüft, BOVERI die Sicherheit der seinigen ausdrücklich betont hat, muß mit beiden, obschon sie sich widersprechen, gerechnet werden, was ja in der Bastardlehre nicht ohne Analogie wäre. — BOVERI erklärt nun seine Befunde damit, daß der Kern von *Sphaerechinus* größere Zellen versorgen könne als der von *Echinus* und daß darum, wenn je die Vorkerne beider Arten zusammenkommen, etwas mehr Zellen als bei reinen *Sphaerechinus*-Objekten geliefert werden müssen. Das klingt sehr annehmbar, aber es erklärt eben doch nur BOVERIs Befunde, nicht die sehr

Es fragt sich nun: Können wir das mitgeteilte cytologische Grundresultat, welches die einzelne Zelle *ceteris paribus* zu einem festen Bauelement macht, das an und für sich, sozusagen, keine organisatorische Bedeutung besitzt, können wir dieses Grundresultat auf die von uns mitgeteilten Studien über die Mesenchymbildung unharmonischer Keime anwenden oder zwingen unsre Befunde dazu, das Grundresultat selbst zu modifizieren?

Wäre ersteres der Fall, so würde gleichzeitig hinsichtlich der beiden früher von uns aufgestellten Alternativen im Sinne der ersten entschieden sein, d. h. es wäre gezeigt, daß alle Regulation in Hinsicht der Mesenchymbildung sich auf Vermehrung oder Verminderung des Quantums des Ausgangs der Mesenchymbildung beziehe, auf nichts weiter.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die große Mehrzahl unsrer Befunde, an unharmonisch zusammengesetzten Keimen sowohl wie an harmonischen $\frac{1}{2}$ - und $\frac{1}{4}$ -Objekten, diesen Schluß befürworten: alle diejenigen nämlich, bei denen nur die Zahl, nicht aber die Größe der Mesenchymelemente regulatorisch dem sein »Sollenden« gegenüber geändert worden ist.

Problematisch erscheint also eigentlich nur, ob sich die nicht zahlreichen kleinzelligen Objekte, deren eines unter den unharmonischen, deren drei unter den $\frac{1}{2}$ -Keimen vorkamen, und ob sich die insgesamt gegen 20 betragenden gemischtzelligen Objekte durch naheliegende plausible Hilfsannahmen dem allgemeinen Satze, daß das Regulatorische nur das Ausgangsquantum des Mesenchyms, nicht aber dessen einzelne Elemente betreffe, unterordnen lassen möchten.

Bezüglich der durchaus kleinzelligen Objekte möchte ich zunächst wiederholen (vgl. S. 670), daß Parthenogenese ausgeschlossen ist; es ist aber wohl nicht ausgeschlossen, daß BOVERIS »partielle Befruchtung« mitspielte, d. h. daß durch Unregelmäßigkeiten im allerersten Anfang der Entwicklungsprozesse diejenige Blastomere, welche selbst oder, beim Keim vom Typus $\frac{3}{4}$, in ihren Derivaten Ausgang der Entwicklung war, nur Chromatin des einen (männlichen) Vorkerns erhalten hatte. Diese Annahme, welche allerdings eine Hypothese bleiben muß, da kleinzelliges Mesenchym nur in Ramschkulturen, nicht etwa in einem Partner eines isolierten Paares im Gegensatz zum andern Partner beobachtet wurde, würde, wie mir scheint, ziem-

viel zahlreicheren meinigen. — Nach allem, was man neuestens über die Mesenchymverhältnisse von Echiniden erfahren hat, könnte doch der Zufall bei BOVERIS Zählungen mitgespielt haben.

lich ungezwungen die wenigen kleinzelligen Objekte erklären und dieselben zugleich, wenigstens bezüglich ihrer Kleinzelligkeit¹⁾, aus dem Gebiete des Regulatorischen streichen.

Bei den gemischtzelligen Objekten liegen die Verhältnisse aber wohl etwas komplizierter: die Zellen verschiedener Größe waren hier wirklich gemischt, nicht etwa in zwei Gruppen separiert; damit ist eine Erklärung aus »partieller Befruchtung« ausgeschlossen.

Die Erklärung bietet sich aber vielleicht auf anderm Wege dar, nämlich in der Einsicht, daß die »feste Kernplasmarelation« denn doch nicht gar so fest ist, wie es scheinen könnte. Schon BOVERI hat diesen Gedanken kritisch erörtert und von einem Optimum der Kernplasmarelation geredet: er meint, gerade bei solchen Bruchstücken des unfurchten Eies, deren Verhältnis zum Keimwert nicht durch Brüche mit dem Zähler 1 ausdrückbar sei, möchte es vorkommen können, daß das Plasma einer Zelle bei Unterbleiben einer Teilung »zu groß«, bei ihrem Stattfinden »zu klein« in bezug auf den Kern werde; dann entscheide die Annäherung an das Optimum.

Wir haben nun gerade in unsern unharmonisch zusammengesetzten Keimen Gebilde vor uns, welche viel schärfer als Bruchstücke unfurchter Eier das Nichtzusammenpassen von Keimwertbruch und Bruchteil der normalen Mesenchymbildungszone zeigen: freilich reguliert sich diese Zone nach oben und nach unten, aber in völliger Exaktheit reguliert sie sich wohl eben nicht stets. Dann aber sind auf Grund aller mitgeteilten Erwägungen gemischtzellige Larven geradezu zu erwarten, ohne daß ihre Existenz eine besondere, die Zellen als solche, als einzelne, betreffende Regulation zu bedeuten braucht.

Es geht also jedenfalls an, so scheint es uns, die Gesamtheit dessen, was unsre Objekte hinsichtlich der Größenverhältnisse ihrer einzelnen Elemente gezeigt haben, auf Grund der sonst fundierten allgemeineren cytologischen Erfahrungen zu begreifen und Regulatorisches nur bei Bildung des Mesenchymausganges im Spiel sein zu lassen.

Freilich müssen wir uns bewußt bleiben, daß auch das scheinbar best Fundierte im Cytologischen stets empirischen, kollektivistischen Charakters, daß es nie zwingend ist: wer kann sagen, ob nicht unter Umständen doch nicht nur die Plasmagröße durch die Kerngröße,

¹⁾ Die Regulation der Mesenchymmasse des Keimes $\frac{3}{1}$ zum Keimwert, d. h. nach unten hin, würde bestehen bleiben: seine 58 kleinen Zellen sind gleich 29 normalen, es »hätten« aber vielmehr 45 normale Elemente gebildet werden »sollen«.

sondern umgekehrt die Gesamtgröße eines Kerns, auch in Organzellen, durch die Größe des Plasmaleibes bestimmt wird, was ja mit Sicherheit bei Furchungszellen der Fall ist (MORGAN, SEELIGER, BOVERI)? Wer weiß, ob nicht doch vielleicht unsre gemischtzelligen Larven einer die einzelnen Elemente vom Ganzen aus betreffenden Regulation und nicht nur den Beziehungen der einzelnen Elemente zu ihrem Optimum der Kernplasmarelation ihr Dasein verdanken? Wer weiß, um auch darauf die Aufmerksamkeit zu lenken, ob »zu kleine« Mesenchymzellen nicht etwa bald nach ihrem Individualwerden wachsen, sei es bloß osmotisch oder assimilatorisch durch Verwendung von Reserven, die sie etwa selbst enthalten oder aus der Blastocöhlflüssigkeit beziehen?

Alle auf solche Erwägungen gebaute Annahmen aber würden, zur Erklärung unsrer Befunde angewandt, dieselbe komplizieren. Da nun eine solche Komplikation vielleicht unnötig ist, haben wir uns provisorisch des am einfachsten erscheinenden Erklärungsweges vorstehend bedient. —

An letzter Stelle gilt es, dasjenige Resultat unsrer Untersuchungen theoretisch auszubeuten, dessen scharf ausgeführte Gewinnung der eigentliche Zweck dieser Studie gewesen ist: dieses Resultat aber ist in der Einsicht in die quantitative und lokale Regulierbarkeit des Ausgangs der Mesenchymbildung zu erblicken, ganz gleichgültig, ob unsre relativ einfache Auffassung der Zellgrößenbeziehungen das Richtige getroffen hat oder nicht.

Beim normalen Keim der Seeigel geht die Mesenchymbildung stets in derselben Quantität von denselben Keimorten, mit bezug auf seine Achse und seine hypothetische Bilarität, aus. Dieser Satz ist richtig, mögen im einzelnen die mesenchymbildenden Orte sein, welche sie wollen¹⁾.

Die älteren meiner Versuche, welche sich nur mit der Aufzucht rein animaler und rein vegetativer Keimportionen beschäftigten, haben uns schon gezeigt, was auch in dieser Studie neu bestätigt werden

¹⁾ BOVERI läßt bekanntlich bei *Strongylocentrotus* die helle polare Kappe den Ort der Mesenchymbildung, eine sich ihr anschließende bis zum Äquator reichende Kugelzone denjenigen der Darmbildung, beide Lokalitäten zusammen also die Hälfte des Eimaterials sein. Ich selbst und MORGAN haben gegen die Zuordnung in eben dieser Spezifität auf Grund der Zellzahlenverhältnisse von Ectoderm, Entoderm und Mesenchym protestiert, und BOVERIS Schüler SCHMIDT hat sich dieser unsrer Auffassung, obzwar nicht ganz im einzelnen, so doch im wesentlichen angeschlossen. Für unsre theoretische Ausführung ist das Spezifische der Art der Lokalisation im Normalen ohne Belang.

konnte, daß für rein polare Keimteile eine Regulation der Mesenchym- (und Darm-)bildungsorte in dem Sinne eintreten kann, daß echt vegetative Achter oder Achtergruppen weniger Mesenchymbilde liefern als ihren auf das Normale bezogenen mesenchymbildenden Örtlichkeiten entspricht, daß aber echt animale Achter oder Achtergruppen, obwohl sie nichts von den im Normalen mesenchymbildenden Örtlichkeiten besitzen, doch Mesenchym bilden können.

Sie bilden es in etwa 25% der Fälle, eine Zahl, die durch künstliche Verschiebung der äquatorialen Furche nach dem vegetativen Pol hin auf 50%, also durchaus nicht auf die Gesamtheit, erhöht werden kann; sie bilden es ferner stets, was auch jetzt wieder konstatiert ward, gegen normale und gegen vegetative Achterkeime erheblich verspätet.

Für die echt vegetativen Keime mag anderseits ergänzend an dieser Stelle bemerkt sein, daß ich mich neuerdings von dem Fehlen der starren Wimpern an ihnen überzeugen konnte, ein Befund, der mit WILSONS Nemertinenbeobachtungen¹⁾ gut harmonisiert, und daß ihr Mesenchym stets nur im Kreise, nicht in sphärischen Dreiecken, sowie relativ zu weit animalwärts gelagert ist (Fig. 9).

Fig. 9.

(ZEISS D* Comp.-Oc. 4.)
Beginnende Gastrula vom Typus 2/0; das Mesenchym liegt abnorm, der Wimper-schopf fehlt.

Unsre neueren Studien haben nun die älteren Befunde dahin in quantitativer Bestimmtheit erweitert, daß sie zeigten, wie Keime, welche aus animalen und vegetativen Achtern in einem nicht zueinander passenden Verhältnis, also »unharmonisch« zusammengesetzt sind, wenn der vegetative Bestandteil im Überschuß ist »zu wenig«, wenn aber der animale Bestandteil überwiegt »zu viel« Mesenchym, mit Bezugnahme auf ihre im Normalen mesenchymbildenden Lokalitäten, zu bilden imstande sind. Quantitativ bestimmt ist also hier die Mesenchymbildung reguliert, sie ist aber zugleich örtlich reguliert, da eben im Experimentalfalle Keimorte, welche sonst nicht Mesenchym bilden, solches erzeugen, und Keimorte, welche sonst Mesenchym liefern, dessen Leistung unterlassen können.

¹⁾ Dieses Arch. 16. 1903. S. 411.

Daß diese Regulation unterbleiben kann, daß ihr anderseits eine Tendenz zur Lieferung der Zellenzahl des Normalen parallel läuft, tut ihrer Bedeutung dort, wo sie statthat, keinen Abbruch.

Es scheint mir nun, daß unsre neuen Befunde einen tieferen Einblick in die Art der für die Mesenchymbildung maßgebenden, im Eibau gegebenen formativen Faktoren gestatten. Daß solche Faktoren, nach dem vegetativen Keimpol zu lokalisiert, vorhanden seien, hatten ja schon meine älteren Versuche und bald darauf BOVERIS deskriptive Ergebnisse gezeigt. Meine Versuche hatten aber gleichzeitig ergeben, daß es sich hier um keine feste Lokalisationsbeziehung handeln könne¹⁾ und ein gleiches lehren natürlich unsre gesamten neuen Studien.

Wenn aber die letzteren nur ganz allgemein eine je nach Bedarf nach oben oder nach unten hin, stets jedenfalls mit Rücksicht auf den Keimwert des Ganzen erfolgende Regulation kennen lehrten, derart, daß damit in der Tat dem Quantum der im Normalen mesenchymbildenden Örtlichkeit als solcher, besser: als einzelner, jede spezifiziert zugeordnete formative Beziehung genommen wird, so scheint es mir, daß einem hypothetischen, für die Mesenchymbildung irgendwie notwendigen Stoff, wenn wir einmal von einem solchen reden wollen, nur die Bedeutung eines allgemeinen Daseinmüssens zukommt, ohne daß die quantitative Bestimmtheit seiner Existenz eine Rolle spiele.

Damit aber erscheint der hypothetische Stoff hypothetisch als Ferment, besser wohl als Protoferment, welches je nach Bedarf aktiviert wird; den »Bedarf« aber eben regelt der Keimwert. So zeigt sich die Rolle des »Ganzen« in unsern Untersuchungen.

Wo freilich gar nichts von unserm hypothetischen »Protoferment« ist, da kann auch nichts von ihm aktiviert werden: das ist bei gar zu weit animalwärts gelegenen Keimbruchteilen, ja in etwa 75 % der Fälle bereits bei animalen Achtern der Fall²⁾.

Was nun von dem hypothetischen Mesenchymstoff gilt, das gilt natürlich von allen derartigen hypothetischen »Stoffen« und in diesem

¹⁾ Man vergleiche vor allem meine Arbeiten Arch. Entw.-Mech. 14. 1902. S. 509, und 17. 1903. S. 41.

²⁾ Ich habe früher vermutet, daß neben dem stofflichen Ungenügen animaler Achter eine schwerere Regulierbarkeit ihres Plasmas zum »Ganzen« einherlaufe; zumal die nur geringe Erhöhung des Betrages animaler Gastrulae durch Verschiebung der äquatorialen Furche vegetativwärts sprach mir dafür. Ich vertrete diese Ansicht noch, wenschon sie im Text, um dessen Grundgedanken nicht zu stören, unberücksichtigt blieb.

Sinne darf hier wohl vor allem der wichtige Befund WILSONS¹⁾ Erwähnung finden, daß der vegetative Teil des unbefruchteten Eies von *Dentalium*, wenn er nach der Isolierung befruchtet worden ist und sich entwickelt, den Dottersack stets in richtiger Proportionalität zu seiner aktuellen Größe formiert, obwohl er ihn größer hätte bilden »sollen«: hier liegt eine quantitative Regulation nach unten hin vor, die durchaus mit der von uns aufgedeckten identisch ist und wie diese das bloße Dasein eines hypothetischen Stoffes, nicht seine quantitative Bestimmtheit, zu dem formativ Wesentlichen macht. —

Der Einblick, welchen unsre Versuche in die besondere Art eines formativen Keimfaktors gewährt haben, scheint mir ihre eigentliche theoretische Bedeutung auszumachen. Die Frage, ob wir unsre Regulationen nach meiner Terminologie als sekundäre oder als primäre bezeichnen wollen, tritt dieser Bedeutung gegenüber zurück, wie ja überhaupt bei allen regulatorischen Prozessen an Keimen — nicht an Erwachsenen — die Grenzen zwischen diesen beiden Regulationsarten schwankend werden.

Heidelberg, 18. Mai 1905.

¹⁾ Journ. Exp. Zool. 1. 1904. p. 1.