

Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von *Echinus microtuberculatus*.

Von

Hans Driesch.

Mit Tafel XX und 12 Figuren im Text.

Eingegangen am 15. März 1896.

Im Jahre 1893 sprach HERBST¹⁾ auf Grund gewisser Befunde an seinen »Lithiumlarven« die Vermuthung aus, dass taktische Erscheinungen bei der Vertheilung der Mesenchymzellen der Echiniden eine wichtige Rolle spielen möchten, und erkannte zugleich, dass solche Vorgänge geeignet seien, ein wesentliches Geschehensprincip für ontogenetische Ausgestaltung überhaupt abzugeben.

»Es braucht wohl kaum besonders betont zu werden,« so sagt er, »dass die in Bezug auf das Wandern der Kalkbildner aufgeworfene Frage im Princip in jeder Ontogenese häufig wiederkehrt; und zwar gehören hierher nicht nur jene Vorkommnisse, wo von freibeweglichen Mesodermzellen an einem bestimmten Orte einheitliche Organe gebildet werden, sondern auch solche, wo eine bestimmte Zellengruppe, wie von einer unsichtbaren Macht getrieben, auf eine ganz bestimmte Stelle zuwächst.« Er denkt, »dass derartige Erscheinungen im Princip eventuell durch die allgemeine Eigenschaft der lebenden Materie, auf die Quellen gewisser Reize zuzuwandern oder hinzuwachsen, von denen anderer jedoch sich wegzuwenden, ihre Erklärung finden können«.

Später²⁾ hat HERBST diese seine Ansicht von der »Bedeutung der Richtungsreize für die causale Auffassung ontogenetischer Vor-

¹⁾ Exper. Unters. II. Mitth. Neapel. Bd. XI. pag. 199.

²⁾ Bedeutung der Reizphysiologie. Biol. Centralbl. Bd. XIV.

gänge« ausführlich auszubauen unternommen und zugleich eine große Zahl ontogenetischer Vorkommnisse namhaft gemacht, für welche mit großer Wahrscheinlichkeit taktische oder tropische Reizerscheinungen verantwortlich gemacht werden können. Ebenda sind auch die gelegentlichen Andeutungen anderer Autoren über denselben Gegenstand namhaft gemacht worden.

Unabhängig von HERBST hat auch ROUX¹⁾ (dem Druck nach schon etwas früher) die Vermuthung geäußert, dass »der sogenannte Chemotropismus als ein wichtiges gestaltendes Princip der Ontogenese aufzufassen« sei und hat diese Vermuthung zugleich experimentell zu stützen versucht, indem er bestrebt war, taktische Erscheinungen unter künstlich hergestellten Bedingungen nachzuweisen.

Wenn wir nun auch, wie sich zeigen wird, dem Schluss von ROUX, ebenso wie dem von HERBST, beistimmen und seine Richtigkeit sogar zu demonstrieren im Stande sein werden, so können wir doch die experimentellen Prämissen, auf welche bei ROUX jener Schluss basirt ist, nicht als beweisend für denselben betrachten. Es erscheint uns nämlich durchaus nicht als ausgeschlossen, dass ROUX an seinen Zellen kapillare Näherungserscheinungen beobachtet habe, welche sich auch an anorganischen Gebilden möchten demonstrieren lassen. Besonders die Abhängigkeit des Eintretens der Näherung von der Größe des Abstandes scheint uns für diese Vermuthung zu sprechen. Mit der Richtigkeit derselben wäre natürlich der Name Cytotropismus (besser übrigens: Cytotaxis) als Kollektivbezeichnung für alle Näherungs- und Entfernungsercheinungen von Zellen gegen oder von einander selbst in der rein deskriptiven Bedeutung, die ROUX ihm ausdrücklich giebt, unbrauchbar; denn man wüsste im Falle der Richtigkeit meiner Vermuthung, dass gewisse »cytotropische« Erscheinungen anderer Natur wären als der Rest. Die von ROUX beobachteten Erscheinungen nämlich wären, wenn unsere Deutung das Richtige trifft, als physikalische Geschehnisse, welche sich am Ganzen der Zellen abspielen, nachgewiesen, sie wären ohne Rest »eliminiert«²⁾, während das hinsichtlich der übrigen von ROUX aufgezählten Vorgänge und mit allem von HERBST als »taktisch« in Anspruch

¹⁾ Cytotropismus der Furchungszellen. Dieses Archiv. Bd. I. (1894.) Vorher drei vorläufige Mittheilungen. (1893.) Siehe Ges. Abhandl. Bd. II.

²⁾ Vgl. über diesen Begriff meine »Kritischen Erörterungen«. Biolog. Centralbl. Bd. XII. pag. 539 und Entw. Stud. VI. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 55. pag. 49.

genommenen ontogenetischen Geschehen doch — gegenwärtig wenigstens¹⁾ — sicherlich nicht der Fall ist.

Ich verwahre mich ausdrücklich dagegen, etwas Bestimmtes mit diesen Andeutungen ausgesprochen zu haben; selbstredend beeinträchtigen sie die Bedeutung der Roux'schen Beobachtungen für das Lebensgeschehen nicht, im Gegentheil, denke ich, würden sie eine erfreuliche Einheitlichkeit mit anderen wohl ziemlich bestimmt als kapillar anzusprechenden Erscheinungen an Furchungszellen (Zellgleiten, Habitus der Furchungsbilder etc. etc.) herstellen, während andererseits Roux's Auffassung derselben als taktischer Vorgänge doch nach seinem eigenen Zugeständnis recht gezwungen erscheint. Was ich mit dieser Erörterung bezwecke, ist nur dieses: meine Vermuthung Solchen, die in physikalischen Dingen zu urtheilen berufen sind, zur Prüfung vorzulegen; namentlich möchte ich dazu anregen, es zu versuchen, ob man die Roux'schen Beobachtungen nicht an anorganischen Körpern in ganz derselben Weise, nur vielleicht wegen der völligen Gleichartigkeit des Materials deutlicher und sicherer zu Gesicht bekommen könnte.

Wir wenden uns nach diesem Exkurs wieder den von HERBST als taktisch bezeichneten Erscheinungen zu. Schon oben haben wir die Wirkung von Richtungsreizen in den von ihm namhaft gemachten Fällen als sehr wahrscheinlich bezeichnet. Mehr dürfen wir naturgemäß nicht sagen, denn Gewissheit über die gestaltenden Wirkungsweisen lässt sich aus der Diskussion der Beobachtung der Gestaltung doch nicht gewinnen; eine solche würde aber vielleicht die Beobachtung des Gestaltungsablaufs unter veränderten Bedingungen, kurz das entwickelungsanalytische Experiment zu bieten vermögen.

Es liegt ein hierher gehörender Versuch zur Zeit vor und

¹⁾ Der von mir als »Maschinentheorie« bezeichneten Ansicht vom Leben ist es zwar ein Postulat, dass jeder einzelne Lebensvorgang chemischer oder physikalischer Natur sein müsse, dass »das Leben« eine auf spezifischer Struktur beruhende seltsame und höchst komplizierte Kombination dieser sei. Nach dieser Ansicht müssen also auch die echten »Taxen« einmal als chemisch-physikalisch nachgewiesen, nur mit einer Struktur als Rest »eliminiert« werden. Dass sie aber selbst dann mit den von ROUX beobachteten Zellnäherungen nicht als identisch aufgezeigt sein würden, also auch nicht gleich benannt werden dürften, geht, denke ich, schon daraus hervor, dass der Abstand von Reizquelle und gereiztem Objekt bei ihnen nie diese so sehr beschränkende Rolle spielt. Übrigens ist die Maschinentheorie kein Postulat, sondern Dogmatismus. Vgl. Biol. Centralbl. Bd. XVI.

zwar seitens LOEB¹⁾: dieser Forscher fand, dass die Farbzellen des Dottersackes von Fundulus nicht, wie normaler Weise, auf die Blutgefäße desselben zuwandern, sondern zerstreut liegen bleiben und somit nicht die typische Zeichnung des Keimes herstellen, wenn durch ein Gift (KCl) die embryonale Cirkulation gehemmt ist. Er vermuthet auf Grund dieser Beobachtungen, dass normaler Weise der Sauerstoffgehalt des Blutes die Bewegung der Farbzellen bestimme und lenke, dass dieselben positiv chemotaktisch für Sauerstoff seien. Im Großen und Ganzen ist diesen LOEB'schen Versuchen wohl Beweiskraft zuzusprechen, auch wenn die Ausführung seiner Schlussfolgerungen im Einzelnen zu beanstanden sein sollte²⁾.

LOEB wies also die Wirkung richtender Reize dadurch nach, dass bei Nichtvorhandensein des Reizes die Richtungsbewegung unterblieb; ich stellte mir nun die Frage, ob die Existenz bewegungsrichtender Orte nicht dadurch beweisbar sei, dass die normaler Weise von ihnen attrahirten Zellen auch unter künstlich veränderten Umständen, auch wenn sie sich an anderem als dem normalen Orte befänden, von ihnen in der Richtung ihrer Bewegung bestimmt würden. Durch solchen Nachweis nämlich würde die Möglichkeit des Zustandekommens gerichteter Bildung ohne im Einzelnen richtende Kräfte, bloß auf Grund der harmonischen Keimkonfiguration, wirklich ausgeschlossen sein, und würde sich anstatt mit Wahrscheinlichkeit, mit Sicherheit von der Betheiligung von Richtungsreizen am ontogenetischen Geschehen reden lassen.

Objekt und Methode.

Als Objekt für meine Versuche wählte ich mir dasselbe, welches HERBST als Ausgangspunkt für seine Erörterungen gedient hatte und an welchem er auch selbst einige leider erfolglose Versuche zum Nachweis taktischer Reizbarkeit (Galvanotaxis, Aerotaxis) angestellt hat: das primäre Mesenchym von Echinus microtuberculatus.

Die angewandte Methode ist sehr einfach: Blastulae mit schon gebildeten aber noch nicht geordneten Mesenchymzellen wurden etwa $1\frac{1}{2}$ Minute lang mittelstark in einem kleinen Glase geschüttelt;

¹⁾ Journ. of Morph. Vol. VIII, referirt in diesem Archiv. Bd. I. pag. 423/4.

²⁾ Man könnte z. B. vermuthen, dass eben auch die Chromatophoren durch das Gift geschädigt seien. Freilich würde das, wie gesagt, die Grundschlüsse der LOEB'schen Arbeit nicht beeinträchtigen, und ist auch wohl nicht sehr wahrscheinlich.

dann wurden solche Objekte ausgelesen, deren Mesenchymzellen durch das Schütteln starke Lageveränderungen erfahren hatten, dieselben wurden in oft beschriebener Weise isoliert, gezeichnet und in ihrem weiteren Schicksal unter häufiger Skizzierung beobachtet.

Zunächst ist es nun unbedingt erforderlich, das normale¹⁾ Verhalten des Mesenchyms von Echinus etwas näher kennen zu lernen.

Die normalen Ordnungsvorgänge im Mesenchym der Echiniden.

Der abgefurchte Echinidenkeim besitzt, wie wir namentlich durch MORGAN²⁾ wissen, an einem Pole einen kleinen, scharf begrenzten Bezirk, an dem die Zellen außerordentlich dicht gedrängt liegen; von dieser Zellenplatte, deren Zustandekommen uns hier nicht interessiren soll, geht die Bildung des primären Mesenchyms und darauf die Gastrulation aus. Die erstere geschieht durch Austritt einer bestimmten Zahl von Zellen aus dem Plattenverband ins Blastocoel; die ausgetretenen Zellen bilden hier einen Klumpen, welcher ziemlich weit in die Körperhöhle hineinragt, während er oberflächlich betrachtet nicht viel Raum einnimmt: dieses Stadium des vollendeten Austritts der primären Mesenchymzellen (Fig. 1 *a* und *b*) diene uns als Ausgangspunkt der Schilderung.

Schon nach Verlauf einer Stunde sehen wir die Oberflächenausdehnung des Mesenchymhaufens auf Kosten der Tiefenausdehnung zunehmen: die Zellen liegen nur noch an wenigen Orten, und auch da nicht zu sehr vielen, über einander (Fig. 2 *a* und *b*): jetzt lassen sie sich mit ziemlicher Genauigkeit zählen und wir konstatiren, dass ihre Zahl bei Echinus zwischen 50 und 60, bei Sphaerechinus zwischen 25 und 30 beträgt³⁾.

Nach einer weiteren Stunde hat die Oberflächenausdehnung der Mesenchymzellen noch mehr zugenommen und erscheint zu-

¹⁾ Das Wort normal verwende ich, wenn nicht das Gegentheil bemerkt ist, stets rein descriptiv, im Sinne von: »das, was in der großen Mehrzahl der Fälle beobachtet wird«. Ob eine in tieferem Sinne als »normal« zu bezeichnende Gesetzlichkeit nicht auch in descriptiv-anormalen Fällen vorliegen kann, diese Frage wird also durch Anwendung des Wortes nicht berührt.

²⁾ Studies of the »Partial Larvae« of Sphaerechinus. Dieses Archiv. Bd. II. pag. 85.

³⁾ Diese Zahlenverhältnisse, welche in einer anderen Arbeit diskutirt werden sollen, harmoniren gut mit den Befunden MORGAN's hinsichtlich der Zahl der Ektoderm- und Entodermzellen der beiden genannten Formen. Vgl. die eben citirte Arbeit dieses Forschers und Experimental Studies of the Blastula- and Gastrula-Stages of Echinus. Dieses Archiv. Bd. II. pag. 262/263.

gleich ihr Konnex, zumal im Centrum, gelockert; es sind ferner an zwei gegenüberliegenden Seiten des Oberflächenbildes deutlich stärkere Ansammlungen der Zellen erkennbar, als in der hierzu senkrechten Richtung, so dass also schon jetzt zur animal-vegetativen Polarität, der ersten Richtung des Echinidenkeimes, die Ausbildung weiterer Richtungen hinzukommt, wenn schon man jetzt noch nicht unbefangen, und vielmehr nur, wenn man vom Folgenden zurückdeutet, von Bilateralsymmetrie reden kann (Fig. 3a und b).

Etwa $1\frac{1}{2}$ Stunde später ist aber die bilaterale Symmetrie des Mesenchyms und damit die des Gesamtkeimes deutlich ausgesprochen sichtbar: das Centrum der Mesenchymanhäufung erscheint, oberflächlich betrachtet, fast zellenfrei: die für die Gastrulation bestimmte Zellenplatte ist daselbst sichtbar. An zwei Orten des Mesenchymringes, wie wir jetzt sagen können, sieht man (oberflächlich, vom vegetativen Pol aus gesehen) starke Zellanhäufungen, die aber nicht mehr einander gegenüber gelegen sind, sondern durch einen nur kleinen und sehr wenigzelligen und einen großen vielzelligen Abschnitt des Gesamttringes von einander getrennt sind: sie eben bestimmen die jetzt deutliche Bilateralsymmetrie (Fig. 4a).

Seitlich betrachtet stellen sich die Zellanhäufungen als sphärische Dreiecke dar, die sich mit zwei Ecken an die beiden kettenförmigen Theile des Mesenchymringes anschließen, während sie die dritte Ecke dem animalen Pol zuwenden (Fig. 4b und 7). Alle Zellen liegen jetzt oberflächlich, nirgends mehr liegen Zellen über einander.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird das in seinen Grundzügen im letztgeschilderten Stadium schon angedeutete Bild immer deutlicher; das Centrum des Ringes wird ganz zellenfrei, in ihm erscheint der beginnende Darm, die Bilateralsymmetrie des Ringes wird schärfer ausgeprägt, zumal die beiden Dreiecksfiguren bestimmen den Charakter der Larve¹⁾ (Fig. 5a und b und 6).

¹⁾ Ich zählte auf diesem Stadium bei *Echinus* immer noch 50—60 Mesenchymzellen, sie theilen sich nach dem Austritt also offenbar wenig oder gar nicht. Bei *Sphaerechinus* schienen mir bisweilen am Bilateralstadium mehr Zellen als vorher — bis zu 40 — vorhanden zu sein, was wohl für eine hier regere nachträgliche Theilung, die an und für sich ja wahrscheinlich ist, spricht. Doch sind die individuellen Differenzen hier sehr groß und den ganzen Entwicklungsverlauf an einem und demselben Objekt genau zu beobachten und zu zeichnen gelang mir nicht.

Im Centrum der dreieckigen Zellhäufungen entstehen die kleinen Tetraeder, welche die erste Skeletanlage bezeichnen: mit ihrer Erwähnung verlassen wir die Beschreibung der normalen Ordnung des Echinidenmesenchyms.

Welchen Eindruck gewähren die geschilderten Beobachtungen dem Unbefangenen? Wie, durch welche »Kräfte« wird wohl die geordnete Ringfigur mit den typischen beiden bilateral geordneten Dreiecken aus dem ursprünglichen Klumpen der Mesenchymzellen? Wenn es uns erlaubt wäre, im Ektoderm der Echinuslarve die Existenz einer — irgend wie, durch irgend welche Mittel entstandenen — bestimmten Zone anzunehmen, welche jene typische Ring- und Dreiecksfigur, uns nicht sichtbar, besäße, und welche eine anziehende Wirkung auf die Mesenchymelemente ausübte, so wäre wenigstens, so weit das Verhalten letzterer in Frage kommt, eine gewisse Einsicht, eine Vereinfachung, eine Subsumption unter principiell Bekanntes erzielt.

Im Folgenden werden wir diese schon von HERBST ausgesprochene Vermuthung zu prüfen unternehmen.

Die Versuche.

Auf dem Stadium des Mesenchymklumpens (Fig. 1) sind die Echinusblastulae auf die geschilderte Weise geschüttelt worden. Eine große Zahl von Objekten zeigte nach diesem Verfahren stets eine erhebliche Derangirung ihrer Mesenchymelemente, theils mit größeren oder geringeren Ektodermwunden, die sich sehr bald schlossen, verknüpft, theils ohne dieselben. Bald sieht man nur den Mesenchymklumpen zerrissen und einen Strang nach dem animalen Pole der Larve hin entsenden, bald — und das war das Gewünschte — waren wenige oder viele Zellen von ihm abgesprengt und lagen isolirt im Inneren des (wohl von einer Gallerte erfüllten) Blastocoels, dem animalen Pole desselben oft sehr stark genähert. Solche Objekte, von denen die Figuren 8—11 einige mit der Camera (nach Tödtung mit Formol) gezeichnete Proben geben, wurden nun isolirt, skizzirt und häufig beobachtet. Es ist wichtig, die künstliche Befruchtung so einzurichten, dass man Morgens das Stadium mit dem Mesenchymklumpen zur Verfügung hat, am Abend ist dann die Hauptbeobachtung zu Ende, zumal der dann langgewachsene Darm und die von seinem Ende im Verlauf des Wachsens ausgehende Bildung des sekundären Mesenchyms die Besichtigung und Deutung

trübt, wenn schon sich die sekundären Mesenchymzellen wegen ihres körnigeren Plasmas immerhin ziemlich gut von den primären unterscheiden lassen¹⁾).

Wir schildern jetzt den Entwicklungsgang einiger unserer isolirten Objekte:

Fall 1. 23./II. 96. $10\frac{1}{4}$ a. m. Textfig. 1 *a*; es sind zwölf Mesenchymzellen abgesprengt, zehn davon liegen stark animal.

$5\frac{1}{4}$ p. m. Textfig. 1 *b*. Der Darm reicht durch die Hälfte der Larve; die Mesenchymanordnung ist typisch bilateral-dreieckig; noch vier Mesenchymzellen sind isolirt.

24./II. Morgens: typische muntere prismatische Gastrulae mit großen Skeletdreistrahlern jederseits.

Fall 2. 23./II. $10\frac{1}{4}$ a. m. Textfig. 2 *a*. Es sind zehn Zellen isolirt, vier davon liegen stark animal.

$3\frac{1}{2}$ p. Es ist noch eine Zelle im animalen Theil isolirt, drei andere sind dem einen Dreieck des Mesenchymringes noch nicht ganz angeschlossen. Textfig. 2 *b*.

$5\frac{1}{4}$ p.: Nur noch die eine Zelle isolirt, alles Andere typisch.

24./II. Alles typisch.

Fall 3. 30./I. 10 a. Textfig. 3 *a*. Es sind sieben Zellen, in zwei Packeten, isolirt und ferner der kompakte Rest des Mesenchyms zu einem langen Strang derangirt.

$4\frac{1}{2}$ p. Alles normal, nur noch drei Zellen isolirt, aber zwei von diesen nahe den Dreiecksenden. Textfig. 3 *b*.

31./. Typische Prismengastrula mit typischem Skelet.

Fall 4. 23./II. $10\frac{1}{2}$ a. m. Textfig. 4 *a*. Es sind zehn Zellen isolirt, ferner gehen zwei kleine Stränge vom kompakten Rest des Mesenchyms aus.

¹⁾ Vgl. über die wenig bekannte Bildung des sekundären Mesenchyms A. Russo, Contribuzione all' Embriologia degli Echinodermi e sviluppo dell'Asterias glacialis. Boll. Soc. Natur. Napoli. 1892. Zumal Fig. 3'—5'.

Ein erneutes eingehendes Studium der normalen Entwicklung von *Echinus* oder *Sphaerechinus* ist dringend zu wünschen; über die hier erwähnte sekundäre Mesenchymbildung, über die eigenartigen Lageveränderungen des Urdarmes und vieles Andere findet sich in den Lehrbüchern fast nichts. Viele eingestreute bezügliche Bemerkungen in dieser Hinsicht und auch einige Figuren giebt es in den Schriften von HERBST, MORGAN und mir; an sie wird ein neues deskriptives Studium jedenfalls anzuknüpfen haben.

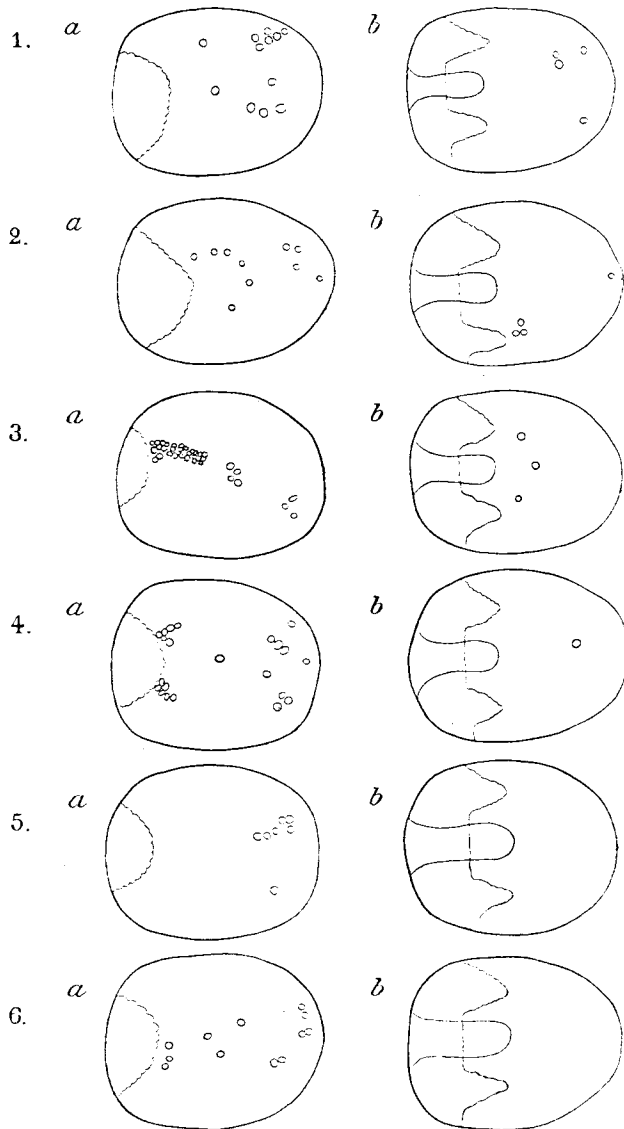


Fig. 1—6.

$3\frac{1}{4}$ p. Es ist nur eine Zelle von den zehn isolirten noch nicht angeschlossen; diese bleibt auch später isolirt. Textfig. 4b (s. auch Fig. 13).

24./II. Typische Prismengastrula mit typischem Skelet.

Fall 5. 2./II. $10^{3/4}$ a. m. Textfig. 5a. Es sind sieben Zellen isolirt, sehr nahe dem animalen Pol.

$4^{1/2}$ p. Textfig. 5b. Keine Zelle mehr isolirt. Alles typisch (s. auch Fig. 14).

Fall 6. 2./II. $10^{3/4}$ a. Textfig. 6a. Es sind zwölf Zellen isolirt, von denen zwei etwa äquatorial und sieben in der animalen Larvenhälfte liegen.

$4^{1/2}$ p. Textfig. 6b. Alles ausgeglichen, keine Zelle mehr isolirt.

3./II. Typische Prismengastrula mit typischem Skelet.

Nach dieser Einzelschilderung, welche nur durch Skizzen erläutert werden konnte, da die Versuchsobjekte einer genauen Zeichnung mehr als einmal nicht zugänglich sind, sei noch auf die Fig. 12—14 verwiesen, welche mit Formol abgetödtete und mit der Camera gezeichnete Larven darstellen, deren Mesenchymzellen, nach sehr starker Derangirung, sich ganz oder theilweise an die normalen Orte begeben hatten; Fig. 12 und 13 sind kaum, Fig. 14 durchaus nicht von einer Larve mit ungestörtem Entwicklungsgang zu unterscheiden.

Das für einige typische Fälle hier vorstehend geschilderte Verhalten derangirter Mesenchymzellen ist an 50 isolirten Objekten in stets principiell gleicher Weise beobachtet worden, an wärmeren Tagen ging stets der Lageausgleich rascher und vollständiger von statten; alle Beobachtungen, in welchen auch nicht eine von eventuell vielen verlagerten Zellen isolirt blieb, datiren von solchen. Alle 50 Larven wurden bis zum nächsten Tag bewahrt und besaßen dann ohne Ausnahme die Anfänge eines typischen Skelettes¹⁾; so weit sie so lange gezüchtet wurden (in etwa 20 Fällen), lieferten sie normale Plutei.

Das Resultat unserer Versuche ist also dieses: Wenn die Mesenchymzellen der Echinidenblastula nach ihrem Austritt aus dem Mutterboden durch Schütteln an durchaus anormale Orte der Larve gebracht werden, wandern die-

¹⁾ MORGAN, der auch einmal, wenssichon ohne bestimmte Absicht, Echinidenblastulae und Gastrulae schüttelte, giebt an (dieses Archiv. Bd. II. pag. 263), dass diese Objekte kein oder ein anormales Skelet erhalten hätten. Es liegt das wohl daran, dass er später als ich, erst auf dem Stadium des gebildeten Tetraeders, die Operation vornahm; Angaben über die Zeit derselben fehlen. Dass eine einmal gebildete Skeletanlage nach Entnahme nicht ersetzt wird, zeigte ich an anderer Stelle. Dieses Archiv. Bd. II. pag. 187.

selben gleichwohl alle oder fast alle an die für ein entsprechend späteres Stadium der Ontogenese normalen Orte hin, so dass daselbst die normale Figur des Mesenchymringes mit zwei Dreiecken entsteht, und auch die fernere Entwicklung und die Skelettbildung ohne jede Abnormität vor sich geht.

Diskussion der Versuche.

Ich beginne mit dieser Studie die Analyse der Mesenchymbildung der Echinodermen, wie ich diejenige der Furchung und der ersten Organbildungsprocesse, so weit sie auf Wachsthumsvorgängen beruhen, in früheren Arbeiten behandelt habe.

In meiner »Analytischen Theorie« ist dargelegt, dass jeder ontogenetische Elementarprocess, d. h. jede gleiche Produkte liefernde Leistung im Verlauf der Ontogenese, in Wachsthum, Wandern oder histologischer Ausprägung bestünde¹⁾. Wie soeben gesagt, habe ich zur Analyse solcher Elementarprocesse, welche sich durch bestimmt lokalisiertes Wachsthum mit typischer Dauer abspielen, bereits Einiges beitragen können²⁾, ferner habe ich alle Ausführungen meiner »Analytischen Theorie«, namentlich so weit sie den Rhythmus der Ontogenese behandeln, vorwiegend auf solche gegründet.

Von den Hauptfragen, die bei Analyse jedes Elementarprocesses wiederkehren: »Was löst ihn örtlich aus?«, »Wie verhalten sich seine Konstituenten prospektiv zu einander und zu den Konstituenten anderer Elementarorgane?«, »Was bestimmt seine Dauer?«, »Was ist seine chemische Grundlage?« etc. vermochte ich für Wachsthumselementarprocesse wenigstens die zwiefache zweite Frage für einige Fälle sicher zu beantworten.

Wenn wir uns nun hier mit dem Studium von Wanderprocessen befassen, so dürfte es angebracht sein, zunächst auf die analytische Analogie, welche diese mit Wachsthumprocessen darbieten, ausdrücklich hinzuweisen, so dass ihr eigentliches Wesen, als auch eine Art von morphogenen Elementarleistungen der Ontogenese, deutlich hervortritt: das primäre Mesenchym der Echiniden ist ein Elementarorgan derselben, ganz ebenso wie das Entoderm es ist; es ist ein Elementarorgan, aus dem in derselben

¹⁾ A. Th. pag. 35 ff.

²⁾ Analyse der Potenzen embryonaler Organzellen. Dieses Archiv. Bd. II.

Weise wie aus jenem andere Organe hervorgehen, das sich in andere Organe (wie jenes etwa in Coelom, Vorder-, Mittel- und Enddarm) auftheilt; nur geschieht Alles an ihm mit ganz anderen Mitteln, in ganz anderer Weise als an jenem.

Aber die Analogie wird doch so recht deutlich, wenn wir nunmehr die analytischen Grundfragen für die Mesenchymbildung zu stellen uns anschicken:

1. a. »Was löst sie örtlich aus?«
b. »Was bestimmt ihren definitiven Ort?«
2. »Wie verhalten sich die Konstituenten prospektiv zu einander?«
3. »Was bestimmt die Dauer?«
4. »Was ist die chemische Grundlage?« etc.

Die Gliederung der Frage 1 in zwei Unterfragen ist charakteristisch für die Analyse von Wanderprocessen, sie tritt bei Processen histologischer Ausprägung nie und bei Wachstumsvorgängen selten, nämlich nur dann auf, wenn deren Richtungsverlauf durch spezifische Attraktionen¹⁾ bestimmt und nicht von vorn herein durch die Gesamtkonfiguration bestimmt ist.

Fragen wir uns jetzt, welche von den analytisch gestellten Fragen wir durch unsere Versuche beantwortet sehen, so ist das zunächst einmal diejenige, zu deren Lösung sie recht eigentlich angestellt wurden:

Wir haben konstatiert, dass das Wandern der Mesenchymelemente des Seeigels bei abnormer Anfangslage derselben nach spezifischen Orten im Ektoderm hin gerichtet ist, also von dort aus offenbar auch im normalen Verlauf der Entwicklung gerichtet wird. Wir haben die Wirkung von Richtungsreizen, von »richtenden Kräften« auf die Mesenchymzellen konstatiert. Die Mesenchymzellen sind taktisch reizbar, und zwar liegt die Reizquelle an gewissen Orten im Ektoderm.

Welche Art von Taxis nun hier vorliege, das zu entscheiden sind wir nicht mit Sicherheit im Stande: wir mögen von Chemotaxis reden, mögen annehmen, dass jene anziehenden Ektodermzellen spezifische Stoffe ausscheiden, welche, die Gallerte²⁾ des

¹⁾ vgl. HERBST, *Biolog. Centralbl.* Bd. XIV. pag. 800 ff.

²⁾ Dieses Wort ist nicht allzu wörtlich zu verstehen; sicherlich enthält das

Blastocoels durchsetzend, auf die Mesenchymzellen einwirken, wie apfelsaure Salze auch Spermatozoiden der Farnen; wir wissen Sicheres darüber aber nicht, und die Existenz specifisch vitaler »Fernkräfte« wird der dogmatisch Unbefangene hier nicht ohne Weiteres kurzer Hand ablehnen können.

Auf jeden Fall benöthigen wir für die Herstellung der typisch geordneten Figur aus den regellosen Mesenchymmassen auch typisch geordneter anziehender Reizquellen und es genügt nicht, hier etwa nur von Wandern auf den Sauerstoff, also die Oberfläche hin, zu reden, was übrigens HERBST, der letztere Art von Reizbarkeit bei den Mesenchymzellen seiner Lithiumlarven vermuthete, selbst schon betont hat¹⁾.

Um nun wieder auf unsere analytischen Fragen zurückzukommen, so haben wir jedenfalls beantwortet die Frage 1 b: »Was bestimmt den definitiven Ort des Mesenchyms?« »Vom Ektoderm ausgehende typisch lokalisirte taktisch reizende Kräfte bestimmen ihn«, können wir antworten.

Es ist klar, dass in dieser Antwort außer dem Nachweis der Taxis noch eine andere Aussage enthalten ist, nämlich die Statuirung der specifisch attraktiven Ektodermstellen. Diese sind ein Postulat; wir haben also nebenbei ein Resultat erhalten, das zwar nicht unserem eigentlichen Problem, aber dafür der analytischen Erforschung des Ektoderms der Echiniden zu Gute kommt: uns an und für sich unsichtbar und nur an seinen Wirkungen kenntlich, existirt in ihm als specifisches Elementarorgan (das, wenn wir uns an unsere obige Eintheilung der Elementarprocesse halten, in die Kategorie der durch histologische Ausprägung ohne Wachsen gebildeten gehören würde) eine bestimmt geformte Zone, welche eben für die definitive Lagerung des Mesenchyms maßgebend ist.

Diese Zone zeigt bilaterale Anordnung, und so gewinnen wir denn gleichzeitig noch das freilich zunächst nur rein deskriptive Resultat, dass sehr früh bereits eine Bilateralität am Echinidenkeim auftritt, was für die immer noch ungelöste Frage nach

Blastocoel kein reines Seewasser. Es wäre der Mühe werth, die hier in Frage kommenden Verhältnisse einmal genau zu untersuchen sowie auch über die Art und Weise des Wanderns der Mesenchymzellen Näheres zu ermitteln; meist sind dieselben während der Bewegung an zwei gegenüberliegenden Enden scharf zugespitzt und ziehen sich daselbst in feine Plasmasätze aus.

¹⁾ Experiment. Untersuchungen. III. pag. 458 Anm. Dieses Archiv. Bd. II.

der Ursache der Bilateralität an ihm vielleicht von Bedeutung werden kann.

Bei den HERBST'schen »Lithiumlarven« hat bekanntlich das Mesenchym eine wesentlich andere, wennschon nicht weniger spezifisch ausgeprägte Lage wie im Normalen, wir werden daraus, im Einklang mit Obigem, die Existenz einer hier anders gelegenen typischen attraktiven Zone auch für diese Gebilde erschließen müssen, wie das ja auch schon HERBST, die von mir jetzt direkt nachgewiesene Art der Taxis der Mesenchymzellen für sehr wahrscheinlich haltend, ausdrücklich gethan hat¹⁾.

Doch kehren wir zum Hauptthema zurück: mit der Frage 1a, d. h. der Frage nach demjenigen Faktor, welcher die Mesenchymbildung örtlich inducirt, haben unsere Versuche nichts zu thun, hierfür wird offenbar das an anderem Orte²⁾ von mir über die Darmbildungsauslösung Gesagte im Großen und Ganzen richtig sein. Zur Frage 3, derjenigen nach der Dauer des Mesenchymbildungsvorgangs, welche bald umfassender von uns behandelt werden soll, lieferten wir nur einen kleinen Beitrag durch Nachweis einer nach Species verschiedenen, festen Zahl von Mesenchymelementen; die Frage 4 berührten wir überhaupt nicht.

Es scheint mir dagegen, dass unsere Versuchsergebnisse unsere Frage 2, die Frage nämlich nach der prospektiven Potenz der Mesenchymelemente unter einander wenigstens mit hoher Wahrscheinlichkeit zu beantworten gestatten möchten: da es nämlich durchaus nicht wahrscheinlich ist, dass, bei dem gänzlich Regellosen der Derangirung des Mesenchyms in unseren Versuchen jede Zelle bei der definitiven Lagerung gerade an denjenigen Ektodermort zu liegen kam, an den sie sich auch im normalen Geschehen begeben haben würde, und da trotz dieser Differenz der relativen Lage doch eine in jeder Hinsicht, namentlich auch in Hinsicht des Skelets, normale Larve resultirte, so können wir aus unseren Ergebnissen mit großer Sicherheit die prospektive Gleichheit der Mesenchymzellen unter einander erschließen, die Gleichheit der prospektiven Potenz dieser Zellen³⁾, und können sagen,

¹⁾ Experimentelle Untersuchungen. III. pag. 457/8. Dieses Archiv. Bd. II.

²⁾ A. Th. pag. 32 und sonst.

³⁾ HERBST hat sich auf Grund allgemeiner Erwägungen in seiner Richtungsreizarbeit (Biolog. Centralbl. Bd. XIV. pag. 768 ff.) in gleichem Sinne ausgesprochen, eine Stelle, die seltsamer Weise von DELAGE durchaus missverstanden ist. In seinem großen Werke spricht dieser Forscher sein Verwundern darüber

dass die prospektive Bedeutung jeder Zelle, ihr Schicksal, von ihrer relativen Lage im Keimganzen bestimmt werde, Begriffe und Denkweisen, die ja oft von mir erläutert sind. Wir haben also indirekt für die Mesenchymzellen dasselbe konstatiert, was seiner Zeit für Ekto- und Entodermzellen von mir konstatiert ward¹⁾. Da nun ferner nicht einmal ausgebildete Ekto- und Entodermzellen gegenseitig vertretbar sind, wie ich zeigen konnte, so wird man eine solche Vertretbarkeit der Mesenchymzellen mit jenen der beiden sogenannten Keimblätter (die Elementarorgane sind, wie irgend welche anderen) erst recht nicht anzunehmen geneigt sein und in meinen allgemeinen Satz »in jedem Elementarorgan sind die Potenzen der Konstituenten unter sich gleich, aber sie sind von denen jedes anderen Elementarorgans verschieden« auch die Mesenchymzellen der Echiniden vollständig einzuschließen geneigt sein. Die prospektive Gleichheit der Mesenchymzellen des Echinus ist übrigens direkt bewiesen durch jene Plutei mit bis zu fünf Armen, die HERBST aus Eiern zog, welche vorübergehend in einer schwachen Lithiumlösung gezüchtet worden waren: hier haben eben viele Mesenchymzellen sich zu Kalkbildnern entwickelt, welche das in gewöhnlichem Seewasser nicht thun, ein Zeichen dafür, dass sie es alle können, d. h. dass ihre Potenzen gleich sind. Um dem Einwand zu begegnen, dass sich in HERBST's Versuchen etwa prädeterminirte Kalkbildner getheilt hätten, zählte ich die Mesenchymzellen an mehreren den Fig. 2a, 3, 4, 5 des III. Theiles der HERBST'schen »Experimentellen Untersuchungen« (dieses Archiv. Bd. II) entsprechenden Objekten und fand ihre Zahl stets gleich 50—60, also eben so hoch, wie sie oben für das Normale konstatiert ward. —

Wenn nun im Mesenchym selbst weitere Elementarorganbildung auftritt, wenn dieses sich in Kalkbildungszellen und Nichtkalk-

aus, dass HERBST den WEISMANN'schen Anschauungen von der Spezifikation jeder Zelle zuneige und doch selbst das Gegentheil bewiesen habe. Es heißt nun bei HERBST: »Vom WEISMANN'schen Standpunkte aus müssten wir letzteres [nämlich die Zellenspezifikation] von vorn herein für richtig halten« und später noch einmal ähnlich, aber dann kommt das »aber« und der Schluss: »Es liegt aber kein Grund vor, z. B. die Zellen des Mesenchyms unter einander als ungleichwerthig zu bezeichnen.« »Wir werden dazu geführt, das Schicksal der Mesenchymzellen von ihrer Lage abhängig zu machen.« »Wir können kurz sagen, dass die freibeweglichen Zellen immer auf die Reize reagiren, deren Quelle sie am nächsten liegen.« — Diese Bemerkungen mögen das Fortschleppen eines Missverständnisses verhüten.

¹⁾ Dieses Archiv. Bd. II. pag. 187.

bildungszellen, um nur diesen einen Unterschied hier zu betonen, gesondert hat, dann ist es auch mit der Gleichheit der prospektiven Potenz unter seinen Elementen aus, dann sind aus einem eben zwei (oder mehr) Elementarorgane geworden: dass die in noch frühem Stadium befindliche Skeletanlage mit ihren zugehörigen Zellen nicht etwa, nachdem sie fortgeschnitten wurde, durch die Leistung anderer Zellen des Mesenchyms ersetzt wird, konnte ich früher zeigen¹⁾. Auch dieser Befund deckt sich ja ganz mit den am Entoderm und den aus ihm durch Auftheilung hervorgehenden neuen Elementarorganen (Coelom, Vorder-, Mittel- und Enddarm) gewonnenen, wie in meiner citirten Arbeit nachzulesen ist²⁾.

Die Begriffe der primären und der sekundären Selbstregulation.

Die von mir durch Versuch ermittelten Wanderbewegungen von Mesenchymzellen von anormalem Anfangsort zu normalem Endort können dem Begriff der ontogenetischen Selbstregulation subsumirt werden, da eine künstlich gesetzte Störung des Entwicklungsverlaufs durch sie ausgeglichen wird.

Das Wort Selbstregulation bezeichnet hier, ähnlich wie das verwandte aber engere Wort Kompensation, einen zunächst rein deskriptiven Kollektivbegriff; es beschreibt gewisse für Erzielung eines normalen Entwicklungsprodukts zweckmäßige ontogenetische Vorkommnisse, ohne für oder gegen specifisch vitale Gesetzmäßigkeiten etwas auszusagen; wenigstens wollen wir hier das Wort in diesem deskriptiven Kollektivsinne anwenden und ist es von anderen Biologen — ich nenne nur GOLTZ, PFLÜGER, PFEFFER, ROUX — stets in diesem Sinne angewandt worden.

Es ist nun für die von uns am Mesenchym konstatirte ontogenetische Regulation charakteristisch, dass sie sich lediglich durch Geschehensarten vollzieht, welche auch in der normalen, d. h. rein deskriptiv, in der experimentell ungestörten Ontogenese als die Ord-

¹⁾ Dieses Archiv. Bd. II. pag. 187.

²⁾ Ich kann das dort Gesagte um ein neues Beispiel erweitern: Schneidet man einen *Pluteus* derart durch, dass etwa sein Enddarm und die Hälfte seines Mitteldarmes entfernt ist, so lebt er noch tagelang und schwimmt munter umher, aber sein Darmrest (Vorderdarm und Hälfte des Mitteldarmes) bleibt unverändert, es findet keine Spur einer Umordnung desselben in neuen Vorder-, Mittel- und Enddarm statt. Regeneration tritt auch nicht ein. — Den undifferenzirten Gastralarm kann man bekanntlich an beliebiger Stelle durchschneiden und der Rest wird sich stets in richtiger verkleinerter Proportionalität in die drei Darmtheile auftheilen.

nung der Mesenchymzellen regelnd gedacht werden müssen, nämlich durch Richtungsreize, von umschriebenen Ektodermbezirken ausgehend. Wenigstens liegt nicht irgend eine Veranlassung vor, in unseren Versuchen eine im Deskriptiv-Normalen nicht vorkommende Geschehensart als vorhanden anzunehmen.

Eben dadurch sind taktische Reize von uns nicht nur als deskriptive sondern als gesetzliche Normalitäten nachgewiesen.

Ich will in Zukunft alle diejenigen ontogenetischen Selbstregulationen, welche sich lediglich unter Verwendung der für die vorliegende Ontogenese gesetzlich-normalen Geschehensarten vollziehen, als primäre Regulationen bezeichnen und ihnen als sekundäre Regulationen¹⁾ alle diejenigen Fälle entgegenstellen, in denen eine der normalen ontogenetischen Geschehensgesetzlichkeit fremde Wirkungsart eine Regulation bewirkt.

Die von uns am Mesenchym der Echiniden aufgedeckte regulatorische Erscheinung ist also eine primäre Selbstregulation.

In einer demnächst an dieser Stelle zu veröffentlichenden Studie werde ich näher auf die hier statuirten Begriffe der primären und sekundären Regulation eingehen und neu ermittelte Arten für beide mitzuthellen in der Lage sein.

Es seien jetzt nur in Kürze einige bekannte Selbstregulationen in jenen beiden Begriffskategorien untergebracht:

Sekundäre Regulationen der Ontogenese sind:

- a. Alle bekannten Regenerationen, mit Einschluss der Roux'schen Postgeneration, wenn anders ihre Existenz als erwiesen gelten darf.
- b. Die eigenartige von WOLFF entdeckte kompensatorische Bildung der Augenlinse bei Triton²⁾.

¹⁾ Ich könnte auch von »direkten« und »indirekten« Regulationen reden, wenn ich nicht befürchten müsste, dadurch Verwechslungen mit den Roux'schen Begriffen der »direkten und indirekten Entwicklung« zu veranlassen. Die »indirekten« (meine »sekundären«) Regulationen würden nämlich zwar unter den Begriff der ROUX'schen »indirekten Entwicklung« fallen, aber nicht die »direkten« (meine »primären«) Regulationen unter seinen Begriff der »direkten Entwicklung«, da er diesen nur auf Erscheinungen anwendet, die er »normal« nennt, wobei er, wie ich denke, den Begriff des »Normalen« willkürlich und viel zu eng fasst. Vgl. Zool. Anz. 1896. pag. 132.

²⁾ BARFURTH hat jüngst (»Ergebnisse.« 1894. pag. 488) mit Recht bemerkt, dass dieser Vorgang nicht eigentlich als Regeneration zu bezeichnen sei; er

Primäre Regulationen der Ontogenese

sind:

- a. Die oben von uns geschilderte Ordnung der Mesenchymzellen durch Richtungsreize, denn diese Richtungsreize bewirken auch in der deskriptiv-normalen Ontogenese die Ordnung des Mesenchyms.
- b. Das Zusammengleiten der Nachkommen einer halbgefurchten isolirten Blastomere zu einer kleinen kugligen Ganz-Blastula, denn die hierzu benöthigten Oberflächenkräfte treten im entsprechenden Zeitpunkt auch in der deskriptiv-normalen Ontogenese auf, hier die »Morula« in die epitheliale »Blastula« überführend.

[Da, wie an anderem Orte ausführlich diskutirt worden ist¹⁾, zur normalen Weiterentwicklung einer kleinen Ganzlarve wahrscheinlich das Zusammengleiten der Elemente zur Ganzkugel nicht genügt, sondern auch noch eine polarige Umordnung des Inhalts jeder Blastomere anzunehmen ist, so entsteht die Frage, ob dieser zweite zur normalen Entwicklung isolirter Seeigelblastomeren nothwendige Akt eine primäre oder eine sekundäre Regulation sei. Ich möchte auch in ihm eine primäre Regulation sehen, da hier wohl dieselben Kräfte zwischen den Plasmatheilchen die neue Ganz-Ordnung besorgen, welche im Deskriptiv-Normalen die gegebene Ganz-Ordnung erhalten.]

- c. Die in typischer, nur verkleinerter, Proportionalität verlaufende Differenzirung des Echinidenektoderms und Entoderms, auch wenn ihm ein erheblicher Bruchtheil der Masse genommen war, denn es liegt durchaus kein Grund vor, für diese Vorgänge (abgesehen vielleicht vom Wundschluss) irgend welche Geschehensarten als vorhanden anzunehmen, welche nicht auch im Deskriptiv-Normalen die Differenzirung des intakt gelassenen Ektoderms oder Entoderms bewerkstelligten²⁾.

sollte dann freilich auch einmal aufhören, die Resultate meiner verschiedenen Versuchsreihen immer noch als Regenerationen zu bezeichnen, wozu er in seiner trefflichen letzten Zusammenstellung ja auch schon, wie mir scheint, den Anfang gemacht hat.

¹⁾ A. Th. pag. 19 ff.

²⁾ Die Ergebnisse meiner »Druckversuche« sehe ich in ihrem wesentlichen Theil (d. h. von späteren Formdeformationsausgleichen abgesehen) überhaupt nicht als Regulationen an, da hier ja (wenigstens für eine unbefangene Auffassung) die durch den Versuch gesetzte deskriptive Abnormität lediglich in einer dimensionalen Deformation des Eiplasmas bestand, ohne dessen Polari-tät aufzuheben oder zu stören.

Es ist gewiss eine bemerkenswerthe Eigenschaft der ontogenetischen Vorgänge, dass Störungen in ihnen so häufig unter Wirksamkeit lediglich der gesetzlich-normalen ontogenetischen Geschehensarten vollständig ausgeglichen werden können.

Napoli, 12. März 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XX.

Fig. 1—5. Die successive Ausbreitung und Formordnung des normalen Mesenchyms von *Echinus microtuberculatus* in seitlicher (*a*) und in oberflächlicher Ansicht (*b*).

In Fig. 3 *b* ist bereits ein deutlicher Unterschied der Ausbildung nach zwei zu einander senkrechten Richtungen, in Fig. 4 *b* ist eine bilateral-symmetrische Ordnung deutlich kenntlich. — Die im Stadium 5 bereits vorhandene Skeletanlage ist fortgelassen. Im Übrigen vergleiche man den Text.

Gezeichnet nach in Formol getödteten Objekten, gleich nach der Tödtung, mit ZEISS D.* oc. 4.

Fig. 6. Das Endstadium der Mesenchymordnung bei *Sphaerechinus granularis*; es sind hier nur etwa die Hälfte der bei *Echinus* konstatirten Elemente vorhanden.

Fig. 7. Eine der in Fig. 4 *a* und 5 *a* seitlich zur Ansicht kommenden Dreiecksfiguren des geordneten Mesenchyms von der Fläche gesehen.

Fig. 8—11. Verschiedene Objekte nach der Schütteloperation, wie sie zu den Versuchen benutzt wurden. Behandlung wie in Fig. 1—5. Das Mesenchym ist mehr oder weniger stark derangirt. Man vergleiche diese Figuren mit Fig. 1 *a*.

Fig. 8—10 mit oc. 2, Fig. 11 mit oc. 4 D.* gezeichnet.

Fig. 12. Eine geschüttelte Larve, deren Mesenchym wie etwa in Fig. 8 derangirt war, etwa fünf Stunden nach der Operation. Die typische Ordnung des Mesenchyms (vgl. Fig. 4 *a*) ist ausgeprägt, nur vier Zellen sind noch nicht angeschlossen, aber auch sie sind der geordneten Mesenchymmasse nahe. D.* oc. 4.

Fig. 13. Die im Text als Fall 4 behandelte Larve nach der Ordnung des Mesenchyms; nur eine Zelle betheiligte sich nicht an ihr, alles Übrige ist normal. Es waren zehn Zellen stark derangirt gewesen. D.* oc. 2.

Fig. 14. Die im Text als Fall 5 behandelte Larve nach der Ordnung des Mesenchyms; keine Zelle ist mehr isolirt, obschon zwölf Zellen derangirt waren. Alles normal, Darm dem Ektoderm angelegt und in Bildung des sekundären Mesenchyms begriffen. D.* oc. 2.

