

Über den Antheil zufälliger individueller Verschiedenheiten an ontogenetischen Versuchsergebnissen.

Von

Hans Driesch.

Mit 1 Figur im Text.

Eingegangen am 7. Februar 1896.

Es ist mir zu wiederholten Malen und noch kürzlich wieder¹⁾ von Roux der Vorwurf gemacht worden, dass »zufällige Momente« von mir »ausgedehnt zur Erklärung« ontogenetischer Vorgänge »verwendet« würden. Diesen, seitens eines erklärten Darwinisten²⁾ eigentlich seltsamen Angriff sollen die folgenden Zeilen auf seine Berechtigung hin prüfen, doch soll das nicht nur durch Diskussion bekannter Thatsachen, sondern außerdem auf Grund einiger neu zu schildernder geschehen, wodurch der Erörterung vielleicht eine größere Anregungskraft zu Theil werden möchte.

Die mitzutheilenden Thatsachen sind folgende:

Mein Freund HERBST theilte mir mit, dass er gelegentlich seiner Salzversuche mit Eiern von *Asterias glacialis* in einer Kultur einmal viele Larven beobachtet habe, welche nur aus einem Theil des Furchungsmaterials hervorgegangen waren, da der Rest geschädigt und abgestorben war, und dass unter diesen kleinen Gebilden auch eins zur Beobachtung gelangte, welches eine offene Blastula darstellte, deren Öffnung von einer großen abgestorbenen Furchungszelle der ersten Stadien geschlossen war. Da sich erwarten ließ, dass dieses Resultat mit jedem beliebigen, die Eier schädigenden Mittel zu erreichen sei, ging ich derart vor, dass ich eine sehr große Quantität befruchteter *Asterias*-Eier zusammen in ein sehr kleines Gefäß brachte, so dass sie in vielen Lagen über einander geschichtet waren.

Am nächsten Tage, nach etwa 24 Stunden, war in der That eingetroffen, was ich erwartet hatte; die ganz unten gelegenen Eier waren abgestorben auf

¹⁾ Dieses Archiv. Bd. II. pag. 453.

²⁾ Man vergleiche Roux, Gesammelte Abhandlungen. Bd. II. pag. 1023, woselbst die Gesammtheit der als »Leben« bezeichneten Vorgänge durchaus als Kombination von lauter Zufälligkeiten dargestellt erscheint. Vgl. dazu meine Anal. Theor. pag. 135 ff.

verschiedenen Stadien der Furchung; die oberen waren normal entwickelt, nahezu abgefurcht und noch ruhend, in der mittleren Region endlich fanden sich viele Eier, an denen eine der beiden ersten oder der vier ersten Blastomeren (wohl wenn sie zu unterst gelegen hatte) abgestorben war, während der Rest ziemlich weit fortgeschrittene Furchung zeigte; von solchen Objekten nun wurde eine große Zahl in reichliches reines Seewasser gebracht.

Zwölf Stunden später etwa zeigte es sich, dass viele der Objekte nicht weiter entwickelt waren, indem auch in der weiter gefurchten Hälfte (resp. $\frac{3}{4}$) der Tod eingetreten war, viele aber auch zeigten muntere kleine geschlossene Ganzblastulae, welche mittels ihrer Wimpern gerade begannen, sich zu bewegen, die abgestorbene Blastomere noch durch Fäden, Eihautreste oder dergleichen anhaftend mit sich ziehend, um bald von ihr befreit zu sein, zwei Objekte endlich gelangten zur Beobachtung, welche offene Blastulae repräsentierten.

Das eine derselben verdient diesen Namen eigentlich in so fern nicht recht, als seine abgefurchten Zellen, den ungefurchten Rest umfassend, zwar epithelial geschlossen waren, ihm aber jede Wimperbewegung fehlte; das Ei war offenbar stark geschädigt, starb auch, ohne Wimpern erhalten zu haben. Der andere

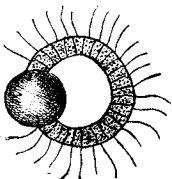


Fig. 1.

Keim dagegen zeigte eine richtige Dreiviertelblastula, welche — zwar auch sehr matt — am Boden des Gefäßes umherschwamm und eine der vier ersten Blastomeren derart mit sich schleppte, dass ihre offenen Ränder sie umfassten (Fig. 1). Nach weiteren zwölf Stunden war auch dieses Objekt tot, ohne sich weiter entwickelt zu haben, ebenso wie es mit jenem von HERBST beobachteten und Eingangs geschilderten der Fall gewesen war.

Hier haben wir also nun die offene halbe resp. dreiviertel Echinodermblastula wirklich, die man mich schon so lange bei Seeigeln gefunden haben lassen wollte, während ich dagegen, überall auf scharfe Begriffsabgrenzung dringend, geltend machte, dass nicht jedes beliebige Furchungsstadium als Blastula bezeichnet werden dürfe, sondern dass dieser Name, wofern er eine wirkliche Bedeutung haben solle, nur dann verwendbar sei, wenn irgend ein bestimmter histogenetischer Vorgang dem Keime im Gegensatz zum Furchungszellhaufen einen neuen morphologischen Charakter aufgedrückt habe, wie das bei der Blastula der Echiniden durch den epithelialen Zellanschluss und die Bildung der Wimpern geschieht. Weiteres in meiner »Analytischen Theorie« pag. 69 ff.

Die geschilderten an und für sich nicht besonders wichtigen Thatsachen sind nun, wie gesagt, nur mitgeteilt, um den Begriff des Zufälligen an ihnen zu erläutern.

Meine Auffassung derselben würde nämlich, wie ein Kenner meiner Schriften sich selbst sagen kann, die sein, dass der Unterschied zwischen den kleinen Ganzblastulis und den zweimal beobachteten offenen Blastulis sich aus zufälligen individuellen Differenzen des Eiplasmas herleitet, indem dieses bei einem Ei mehr, bei einem weniger durch die schädigenden Versuchsbedingungen beeinflusst wird, indem zumal diejenigen seiner physikalischen Eigenschaften, auf denen das Gleiten der Zellen an einander beruht, — Eigenschaften, welche wohl mit den die normale »Blastula«-Bildung bedingenden zusammenhängen — das eine Mal mehr, das andere Mal weniger geschädigt sind. Wie also beim Ei des Seeigels diese individuellen Differenzen

im Gleitvermögen zwar in so fern vorhanden sind, als bisweilen der Furchungshaupte von Anfang an solid¹⁾, bisweilen Anfangs hohl ist, aber doch stets bei der Blastulabildung alle individuellen Differenzen durch die Stärke dieses Vermögens überwunden werden, gehen beim Eie des Seesterns diese zufälligen Differenzen in so fern weiter, als in sehr vereinzeltten Fällen das Gleitvermögen so sehr geschädigt zu werden vermag, dass selbst seine starke Steigerung im Moment der Blastulation nicht hinreicht, diese Schädigung zu überwinden und zur Bildung der kleinen Ganzblastula zu führen²⁾.

Dies meine bekannte Auffassung der Verhältnisse; man sieht, der Zufallsbegriff spielt eine Rolle darin. Konfrontiren wir nun die Roux'sche Auffassung der in Rede stehenden Vorgänge mit der meinigen, um zu sehen, ob er Recht hat, mir einen Vorwurf aus dieser Verwendung des Zufalls zu machen.

Roux hat über den uns hier allein interessirenden Punkt seine Ansichten im Laufe der Zeit, den neu ermittelten Thatsachen Rechnung tragend, mehrfach modificirt. Während er noch 1893³⁾ meine Ansicht, dass die Konfiguration, welche der operirte Gesamtkern annimmt, für das Resultat entscheidend sei, energisch bekämpfte und diese Herstellung der eventuell verkleinert-ganzes Gesamtkonfiguration selbst schon eine Folge der Aktivirung von Nebendioplasma oder dergleichen sein ließ, lässt er jetzt⁴⁾ umgekehrt den Umstand, dass »der Zellleib das Wesentlichste der Anordnung eines ganzen Eies darbietet«, »eine rasche Aktivirung des Reserveidioplasmon« besorgen, eine Auffassung, deren Annäherung (nicht Identität!) an die meinige ich bereits⁵⁾ mit Freuden konstatirt habe⁶⁾.

¹⁾ Selbst dann aber ist bekanntlich die Furchung der isolirten Blastomeren nicht das verkleinerte Abbild der ganzen Eifurchung. Vgl. dieses Archiv. Bd. II. pag. 226.

²⁾ Wer die hier vorgetragene Deutung der bezüglichlichen Fakta nicht theilen und etwa vorziehen sollte zu sagen, die Lagerung der todten Blastomere zu dem halb abgefurchten Keim verhindere das eine Mal den Blastulaschluss, während sie ihn das andere Mal zulasse, der beachte, dass auch bei dieser Auffassung das Resultat von etwas Zufälligem abhängt, worauf allein es hier ankommt. Ich zwar halte die Zurückführung der Halbblastula auf Schädigung des Gleitvermögens für wahrscheinlicher, weil ich oftmals gesehen habe, wie abgefurchte Halb- oder Dreiviertelkeime die anliegende todte Blastomere gerade so, wie in dem zur echten Semiblastula führenden Falle umfassten, und doch kleine Ganzblastulæ lieferten.

³⁾ Biol. Centralblatt. Bd. XIII. pag. 622. Ges. Abh. Bd. II. pag. 889.

⁴⁾ Dieses Archiv. Bd. I. Heft 4.

⁵⁾ Dieses Archiv. Bd. II. pag. 225.

⁶⁾ Neuerdings (dieses Archiv. Bd. II. pag. 451) giebt Roux auch in umfassendem Maße zu, dass das die sogenannte »direkte« Entwicklung primär beherrschende Idioplasmon in der Qualität seiner Theilung vom plasmatischen Eibau bestimmt werde; um zu zeigen, dass er diesen Umstand stets berücksichtigt habe, bezieht er sich gleichzeitig auf eine aphoristische Bemerkung aus früheren Jahren, und es ist in der That nicht zu bestreiten, dass sich an dem von ihm genannten Orte eine entsprechende Andeutung findet. Aber auf den Aufbau seiner Theorie hat diese gelegentliche Äußerung jedenfalls keinen

Wie wird sich nun, wenn wir uns an die letztgenannte Version der Roux'schen Theorie halten, die Auffassung dieses Forschers in Hinsicht der oben mitgetheilten Thatsachen gestalten? Wovon hängt es ab, ob eine kleine Ganz- oder eine Halbbildung aus Blastomerenbruchtheilen hervorgeht, wenn die Gesamtkonfiguration, welche diese annehmen, über das Resultat entscheidet? Doch offenbar davon, ob eben diese Konfiguration ganz oder halb ist; das liegt aber in dem Umordnungsvermögen der Substanz begründet, welches als individuell verschieden anzunehmen ist und nach Roux auch durch die Versuchsbedingungen bestimmt werden soll. Kurz gesagt: es sind zufällige Umstände, an denen es nach Roux liegt, ob Reserveplasson aktivirt wird oder nicht.

Doch prüfen wir auch die Folgerungen aus der früheren Auffassung von Roux, nach welcher der Schluss des Keimes zur runden Kugel schon an und für sich eine Folge der Thätigkeit von Reserveplasson sein soll, das seinerseits durch den Defekt als solchen aktivirt wird. Wovon hängt es bei dieser Auffassung des Geschehens ab, ob überlebende Bruchtheile der Asteridenblastomeren eine ganz kleine oder eine halbe Blastula bilden? Doch auch offenbar von individuellen Differenzen, die etwa die mehr oder minder intensive Erregbarkeit des Reserveplassons oder dergleichen betreffen mögen; es mag eben diese Erregbarkeit durch Schädigungen herabsetzbar sein. Was sind das aber anderes als zufällige Umstände, die über das Resultat auch nach dieser älteren Auffassung Roux's entscheiden?

Warum also macht Roux mir aus dem Verwenden des Zufallsbegriffs zur Erklärung gewisser Erscheinungen einen Vorwurf, wenn er selbst nicht umhin kann, jenen Begriff für ganz dieselben Erscheinungen auch zu verwenden? Das Ungerechtfertigte dieses Vorgehens wird, denke ich, durch die vorstehenden Zeilen klar geworden sein.

Dass, wenn überhaupt — es ist bekanntlich in der ungeheuren Mehrzahl der Fälle so — eine ganze kleine Blastula aus Blastomerenbruchtheilen von *Asterias* hervorgeht, dafür nothwendige Vorbedingungen im Charakter des Eies anzunehmen sind, gewisse Eigenschaften desselben, vermöge welcher diese Regulationsart eben möglich wird, das nehmen sowohl Roux wie ich, trotz gänzlicher Verschiedenheit unserer specielleren Auffassungen des Geschehens, an; aber ob diese Vorbedingungen der Regulation in richtige Thätigkeit treten können, das stelle ich Zufälligkeiten anheim, und für dieses »ob« wies ich nach, dass Roux ganz ebenso wie ich zufälliger Umstände benöthigt.

Was hier am Beispiel einiger Versuche an *Asteriaseiern* erläutert ward,

Einfluss gehabt, denn jetzt, wo er es unternimmt, sie weiter auszuführen, zeigt sich deutlich, dass sie seine Grundtheorie von der primären qualitativ-ungleichen Kertheilung als Grundlage der Ontogenese geradezu aufzuheben geeignet ist: diese primäre Qualitätssonderung wird ja ein fünftes Rad am Wagen, wenn sie, wie zur Deutung der von MORGAN und mir ausgeführten Ctenophorenversuche (dieses Archiv. Bd. II) von Roux angenommen wird, durch jede Alteration des Plasmabaues mit alterirt wird: dann ist sie eben nicht mehr etwas Primäres, Leitendes! Trotz der Einsprüche Roux's halte ich daher daran fest, dass unsere Ctenophorenversuche Roux's Hypothesenbau definitiv widerlegt haben, so weit er überhaupt »widerlegbar« ist.

hätte sich natürlich auch an der Entwicklung von Echinidenblastomeren erläutern lassen: ob diese sich von Anfang an kompakt furchen oder nicht, das hängt ebenfalls von individuellen Zufälligkeiten ab; in so fern nannte ich die »Semimorula« dieser Form mit Recht »ein in gewissem Sinne zufälliges Reultat«, sie ist ebenso »zufällig«, wie die kleine Holomorula »zufällig« ist¹.

Auch an den von MORGAN und mir ausgeführten Ctenophorenversuchen hätte ich den Zufallsbegriff und die Berechtigung seiner Anwendung darthun können: hier hängt es von Zufälligkeiten ab (nämlich wohl von Richtung, in der der »Magen« wächst), ob nur zwei, oder was meist der Fall ist, drei Taschen, zwei größere und eine kleinere, von den Abkömmlingen einer Blastomere gebildet werden.

An zufälligen individuellen Differenzen der Seeigeleier liegt es endlich, ob sie in verdünntem Seewasser Zwillinge bilden oder nicht und leicht ließe sich die Zahl der Zufallsbeispiele noch vermehren.

Übrigens mag es bei dieser Gelegenheit bemerkt sein, dass auf Grund aller im Vorstehenden mitgetheilten alten und neuen Thatsachen, jene Ansicht Roux's, wonach die Bedingungen des Versuchs das Entwicklungsergebnat — ob halb oder ganz — wesentlich zu bestimmen im Stande seien²), zum mindesten eine große Einschränkung erfahren muss. Durch MORGAN³) wissen wir ja freilich, dass, wie ich bereits in meiner »Analytischen Theorie« (pag. 15/16) vermuthet hatte, beim Froschei das Resultat in die Hand des Experimentators gegeben ist, aber dieses Ei mit seinen so typisch verschieden schweren Substanzen ist offenbar eine Ausnahme von der Regel. Meine Erfahrungen scheinen mir es klar zu zeigen, dass allgemein von diesem specifischen Einfluss der Versuchsbedingungen ganz und gar keine Rede ist:

In demselben verdünnten Seewasser erhält man Zwillinge und normale ganze Larven.

In demselben kleinen Gefäß mit vielen Asteriaseiern angefüllt, sah ich kleine ganze und halbe Blastulae.

Die in demselben Glase gleich stark geschüttelten Echinuseier können sich (der äußeren Form nach, vgl. Anm. 1 auf pag. 297) kompakt oder hohl furchen⁴).

Und andererseits:

Geschüttelte und ruhig im verdünnten Seewasser liegende Eier von See-

¹) In den »Gesammelten Abhandlungen« findet sich Bd. II pag. 880 wieder der schon früher (dieses Archiv. Bd. II. pag. 226) von mir gerügte Irrthum, dass ich die »Semimorula« eine Folge von »Störungen der normalen Entwicklung« sein lasse. Dieser mir gänzlich Fremdes zuschreibende Satz war hier offenbar zur Zeit meiner Reklamation im Druck bereits fertig gestellt.

²) Roux, Über die verschiedene Entwicklung isolirter erster Blastomeren. Dieses Archiv. Bd. I.

³) MORGAN, Half-Embryos and Whole-Embryos from one of the first two Blastomeres of the Frog's Egg. Anat. Anzeiger. X. Referirt in diesem Archiv, im nächsten Heft.

⁴) DRIESCH, Entwicklungsmech. Stud. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. pag. 168. — Zur Theorie der thierischen Formbildung. Biolog. Centralblatt. Bd. XIII. pag. 303.

igeln können gleichermaßen Zwillinge geben. An geschüttelten und an angestochenen Eiern (ZOJA) von Seeigeln vermag sich die überlebende Blastomere gleichermaßen hohl zu furchen.

An Ascidieniern erhielten CHABRY und ich nach ganz verschiedenen Methoden dieselben Bilder.

Also: unter gleichen Versuchsumständen kann ganz Verschiedenes entstehen, unter ganz verschiedenen Gleiches.

Das spricht dafür, dass wir in der großen Mehrzahl der Fälle¹⁾ den Versuchsbedingungen keinen bestimmenden, specifischen Einfluss auf das Entwicklungsergebnis der Versuchsobjekte zuerkennen dürfen, sondern nur einen vermittelnden allgemeinen, einen um so größeren dafür aber individuellen Differenzen, welche als zufällige zu bezeichnen sind.

Napoli, 20. Januar 1896.

¹⁾ Vgl. das oben über das Froschei Gesagte.