Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 16 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

VII. Band. **1. Dezember 1887.** **Nr. 19.**

Inhalt: **O. Schultze,** Ueber Axenbestimmung des Froschembryo. — **Leo Gerlach,** Ueber neuere Methoden auf dem Gebiete der experimentellen Embryologie. — **Aus den Verhandlungen gelehrter Gesellschaften** (60. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte, Wiesbaden).

Ueber Axenbestimmung des Froschembryo.

Von Dr. **O. Schultze** in Würzburg.

In der am 15. September d. J. erschienenen Nummer dieser Zeitschrift hat Roux über eine im Juli d. J. von mir veröffentlichte Arbeit berichtet und zugleich einen Teil der in jener Arbeit niedergelegten Erörterungen als durch seine frühern Untersuchungen bereits widerlegt erklärt. Dieser Umstand veranlasst mich, alsbald auf die Frage näher einzugehen[1]).

Ich hatte mitgeteilt, dass in dem Eierstocksei mehrerer Amphibien kurz vor dem Eintritt desselben in den Eileiter häufig das Keimbläschen exzentrisch in dem dunklen Felde angetroffen wird und dass durch dieses Verhalten das Ei eine bilateral symmetrische Massenverteilung andeutet gemäß der die Eiaxe d. h. die Verbindungslinie

1) Roux gibt an, seine Arbeiten „Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryos“, sowie seine „Beiträge zur Entwicklungsmechanik“ (Beitr. 1—4) müssten mir unbekannt geblieben sein; hierzu bemerke ich, dass ich in mehrern Arbeiten Roux berücksichtigt und zitiert habe. Dass ich die experimentellen Resultate Roux's bezüglich der Bestimmung der Medianebene in meiner letzten Arbeit unerwähnt ließ, hat seinen Grund darin, dass ich annehmen zu dürfen glaubte, der Verf. würde, wenn er die Einzelheiten des normalen Verhaltens aus meinen durch eingehendes Studium gewonnenen Angaben erkannt hätte, einsehen, dass er bei seinen Experimenten öfters von irrtümlichen Voraussetzungen ausgegangen war. Was die „bezügliche Vorgängerschaft“ betrifft, so ist richtig, dass ich die von Roux festgestellte Möglichkeit, die Hauptrichtungen des Embryo durch die Schiefstellung der Eiaxe des befruchteten Eies von *Rana esc.* zu erkennen, nicht erwähnt habe. Es ist dies ein Versehen, welches ich sehr bedaure.

von dunklem und hellem Pol und zugleich das Keimbläschen enthaltenden Ebene. Hieran schloss sich die naheliegende und z. B. schon von E. Van Beneden bei *Ascaris* aufgeworfene Frage, ob diese Ebene mit der Medianebene des spätern Tieres zusammenfalle; dann würde, da letztere die Eiaxe normalerweise enthält, es sich nur darum handeln, ob der auf der Eioberfläche außerhalb der Eiaxe gelegene weibliche Kern resp. die Stelle, wo dieser seine Lage gehabt hat, später in die Medianebene fällt. Dies scheint auf den ersten Blick in der That der Fall zu sein, denn die erste Furche d. i. die Medianebene (Newport, Pflüger, Roux) läuft in den meisten Fällen durch die Stelle, an welcher das Keimbläschen verschwunden ist, und es ist für die Untersuchung von großem Wert, dass dieser Punkt bei einzelnen Amphibieneiern noch bis in die Zeit der ersten Furchen erkennbar bleibt. Nun habe ich aber, trotzdem hiernach „die Wahrscheinlichkeit sehr nahe zu liegen schien", mir den Einwand gemacht, dass der in Rede stehende Punkt vielleicht in der Zeit von der Ovulation bis zum Auftreten der ersten Furche seine Lage auf der Oberfläche des Eies ändern könne, ein Einwand, der mir jedoch wenig annehmbar schien. Den bereits hierfür angegebenen Gründen füge ich noch hinzu, dass die Eirinde nach Roux „fest und elastisch" ist, wodurch eine Verschiebung des an die Oberfläche gerückten Keimbläschens resp. der Fovea in der also beschaffenen Pigmentrinde noch unwahrscheinlicher ist. Gleichwohl lasse ich auch jetzt noch diesen Einwand in etwa gelten und halte demgemäß meine mit guter Ueberlegung vorsichtige Ausdrucksweise über die Vorbildung der Medianebene im Eierstocksei aufrecht. Sollte jede Verlagerung der Fovea in der angegebenen Zeit ausgeschlossen werden können, und sollte ferner die exzentrische Lage sich als der Ausdruck der Norm ergeben, so würde neben dem „Rechts" und „Links" auch das „Vorn" und „Hinten" des Frosches im Eierstocksei erkennbar sein, in dem derjenige Punkt des Pigmentrandes (d. i. die Grenze zwischen heller und dunkler Hemisphäre), welcher dem „verschwindenden" Keimbläschen am nächsten liegt, die Stelle der Anlage des Urmundes d. h. des Schwanzes bezeichnen würde; die Lage des spätern Kopfes ergäbe sich hieraus von selbst, da der schwarze Pol, wie ich im Gegensatz zu Roux unten zeigen werde, den Rücken andeutet. Dieser meiner, wie bemerkt, nicht völlig bewiesenen Anschauung schließe ich E. Van Beneden's Worte[1]) an: „S'il en était ainsi, l'ancienne théorie de l'évolution ne serait pas aussi dénuée de tout fondement qu'on le croit anjourd'hui. Le fait que chez les Ascidiens et probablement aussi chez d'autres animaux à symétrie bilatérale, le plan médian du corps de l'animal futur se marque dès le début de la segmentation justifie pleinement l'hypothèse d'après laquelle les matériaux destinés à fournir à la moitié droite du corps siègeraient dans l'un des hémisphères latéraux de l'oeuf,

1) Recherches sur la maturation de l'oeuf etc., 1883, p. 354.

tandis que l'hémisphère ovulaire gauche engendrerait tous les organes de la moitié gauche du corps".

Bevor ich zu der Besprechung der mir von Roux gemachten Einwände komme, ist noch folgendes bezüglich des normalen Verhaltens festzuhalten: Sowohl die unbefruchteten, als die befruchteten Eier nehmen nach der Eiablage (wie ich festgestellt habe, durch Vermittlung des Perivitellinaustrittes) gemäß ihrer schon im Eierstocksei (Roux) bestehenden Massenverteilung eine solche Lage an, dass die Eiaxe eine bestimmte Schiefstellung [bei *Rana f.* von circa 45°] [1]) gegen die Horizontale einnimmt. Werden die Eier aus dieser ihrer Schiefstellung durch Umdrehen samt ihren Hüllen herausgebracht, so kehren sie innerhalb der Hüllen immer wieder in ihre Gleichgewichtslage mit gleicher Schiefstellung der Eiaxe zurück, doch ist bei der dickflüssigen Beschaffenheit des Eiinhaltes a priori nicht sicher, ob sich stets derselbe oberste Meridian erhält.

Roux führt als ersten Grund gegen meine Anschauung an, dass er die fundamentale Frage, ob die Schiefstellung des Eies vor und nach der Befruchtung bis zur Bildung der ersten Furche dieselbe ist, nach äußerst mühsamen Versuchen durch das Experiment geprüft und gelöst habe. Zur Entscheidung der Frage wollte Roux die eben befruchteten Eier in eine Flüssigkeit von geeignet hohem spezifischem Gewicht bringen, um sie schwimmend zu halten und zugleich die eventuell eintretende Verlagerung des Eies durch ein an die Hülle geklebtes Haar kontrolieren. Nach Prüfung der ganzen Versuchsanordnung, die hier im einzelnen nicht beschrieben werden kann, scheinen mir Vorgänge, welche sich in einer „dicken Gummilösung", die „direkt wasserentziehend" auf die Eier wirkt und es dadurch nötig macht, stets neue Lösung hinzuzusetzen, um das Ei vor dem Sinken zu bewahren, in einer Lösung ferner, welche die Entwicklung in so hohem Grade schädigt, dass von 47 in Samen eingelegten Eiern nur 8 bis zur ersten Furche und nicht weiter gelangten, abspielen, nicht mit normalen Vorgängen verglichen werden zu dürfen. Ferner ist es eine gewagte Voraussetzung, dass die Erscheinungen, welche das Ei, indem es sich mit seinen 4 Minuten lang gequollenen Hüllen drehen soll, darbietet, die gleichen sein werden, wie die normalen, denn im Wasser dreht sich das Ei in seinen sämtlichen Hüllen. Nun haben aber auch die Eier gar nicht „geschwommen", denn

1) hatten anfangs die 8 gefurchten Eier eine Neigung von 90°, 60°, 50°, 50°, 30°, 20°, 20°, 20°, während die Neigung circa 45° bei allen betragen müsste;

2) kam es bei manchen unbefruchteten Eiern vor, dass sie sich

1) Die Angaben Roux's über die Lage der Eiaxe bei *Rana f.* lauten: 22. März 1884 „senkrecht", 4. April 1884 Schiefstellung „sehr häufig", 1887 (Februar) „gewöhnlich senkrecht", 1887 (September) „meist annähernd senkrecht".

überhaupt in jeder ihnen gegebenen Lage „schwimmend“ erhielten;

3) darf eine Neigungsänderung der Eiaxe, wenn die Eier schwimmen, nicht vorkommen, weil die unbefruchteten und die befruchteten Eier die gleiche Neigung der Axe zeigen.

Das Thatsächliche der Beobachtungen weiterhin berücksichtigend, halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass bei den acht befruchteten, sowie bei den meisten unbefruchteten Eiern zu annähernd normaler Zeit das Perivitellin ausgetreten und die beobachtete Drehung veranlasst hat, denn die erstern drehten sich nach 13—90 Minuten, die zweiten nach 5 Stunden. Dass Bewegungen des Haares mit dem Ei stattgefunden haben, bezweifle ich nicht. — Sonach kann ich diese Beweisführung nicht als genügend ansehen.

Roux hat also nicht entgegen meiner Vermutung gezeigt, dass das Froschei seine für die Lage des Embryo entscheidende Stellung resp. die ihr entsprechende Anordnung der verschiedenen Eisubstanzen erst während der Befruchtung gewinnt.

„Da nun weiterhin die Möglichkeit vorlag“, fährt Roux fort, „dass diese während der Befruchtung sich ausbildende Anordnung vielleicht nur die Rückkehr zu einer schon immanenten, aber durch die Zwangslage der Eier im Uterus unter dem Einfluss der Schwere alterierten Anordnung sei, so machte Ref. geeignete Versuche, um auch diese Eventualität zu prüfen, indem er es direkt versuchte, diese Anordnung nach seinem Belieben herzustellen. Dies gelang durch lokalisierte Befruchtung“. — Zur Ausführung der „lokalisierten Befruchtung“ setzte Roux die Eier von *R. fusca* und von *R. esculenta* in Zwangslage auf und ließ sie in derselben, nachdem er den Samen an einer beliebig gewählten Stelle mit Hilfe einer in die Gallerthülle eingedrückten Glaskanüle oder mit einem Pinsel zum Ei gegeben hatte, 30 Minuten lang verharren. Dann wurde genügend Wasser hinzugefügt, um das Ei aus der Zwangslage zu befreien; später zeigte sich, dass die erste Furche mit dem „Befruchtungsmeridian“ zusammenfiel. Bei der Verwendung der Eier von *R. esculenta* hat Roux wohl das übersehen, was er über die Ausführung der lokalisierten Befruchtung (Beitrag 3 S. 20) gesagt hatte: „Der Versuch war nur bei *Rana fusca* mit Aussicht auf Erfolg ausführbar, da wir nur hier durch senkrechte Aufstellung des Eies die natürliche Lage, welcher das Innere zustrebt, künstlich herstellen können, während bei Eiern mit normalerweise schiefer Einstellung der Eiaxe uns die spezielle natürliche Einstellung unbekannt ist, und daher jede von uns gegebene Lage meist eine Zwangslage sein wird. Dabei gerät das Samentierchen häufig in die unter solchen Umständen entstehende, von Born nachgewiesene innere Strömung und erfährt so eine uns nicht bekannte Richtungsänderung“. Da nun aber auch für die Eier der *Rana fusca* die Schiefstellung normal ist, wie ich versichert

habe und wie leicht zu bestätigen ist, so gilt das von Roux bezüglich der *R. esculenta* bemerkte auch für *R. fusca*. Aber selbst wenn die senkrechte Einstellung der Axe bei *R. fusca* oder *R. esculenta* dem normalen Verhalten entspräche, so würde aus dem Roux'schen Befund doch nur folgen, dass bei Eiern, die in Zwangslage „lokalisiert" befruchtet sind, der Befruchtungsmeridian mit der ersten Furche zusammenfällt; somit halte ich den Rückschluss, dass auch bei natürlichem Verhalten die Eintrittsstelle des Spermatozoons auf jeder Stelle der schwarzen Hemisphäre liegen könne, für unstatthaft. Es ist vielmehr bis heute nicht nachgewiesen, dass das Froschei keine für normale Verhältnisse präformierte Sameneintrittsstelle besitzt, die in freier Natur stets gewählt werden würde, durch die Hand des Experimentators dagegen unzugänglich gemacht werden könnte.

Von vornherein ist auch deshalb der Gedanke, dass die Kopulationsrichtung der Kerne die Medianebene direkt durch eine aus dieser Richtung resultierende, symmetrische Massenverteilung bestimme, kaum annehmbar, weil wir in solchem Falle für die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier einen andern Grund der Bestimmung der Medianebene suchen müssen; bei letztern muss, wie mir scheint, unser Nachforschen direkt beim Eierstock beginnen.

Weitergehend möchte ich noch die von Roux in seinem Referat nicht berücksichtigte Angabe aus meiner Arbeit hervorheben, dass es auch durch das Studium der Größenverhältnisse der einzelnen Furchungskugeln bei *Rana fusca* unter der Lupe möglich ist, bis gegen Ende der Furchung an dem Ei „Vorn, Hinten, Rechts und Links" des spätern Embryo zu unterscheiden. Denn da die Furchungskugeln ihrer Größe nach im allgemeinen nicht symmetrisch um die schief liegende Eiaxe, sondern um die vertikale Furchungsaxe d. i. die Schnittlinie von erster und zweiter Teilungsebene gruppiert sind, so liegen an einer bei aufmerksamer Betrachtung des Eies auffindbaren Stelle des Pigmentrandes, nämlich an derjenigen, welche bei normaler Lage des Eies die höchste Stelle desselben d. i. die Schwanzstelle bezeichnet, relativ die kleinsten, an der genau gegenüberliegenden, bei Ruhelage tiefsten Stelle die größten Zellen des Pigmentrandes und bezeichnet die durch diese beiden Punkte und den schwarzen Pol gelegte Ebene die Medianebene. Solches Verhalten ist keineswegs auffallend, muss aber bei dem doch viel benutzten Froschei berücksichtigt werden.

Rauber beschreibt in seinen „neuen Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle" ein frühes Furchungsstadium des Frosches (vergl. auch Taf. XII, Fig. 34; Morph. Jahrb. Bd. 8), an welchem eine Symmetrieebene hervortritt; dasselbe ist an dem Roux'schen Schema zu erkennen. Nach meiner Meinung sind wir auch heute noch nicht über das Furchungsschema des Frosches völlig klar, denn die Widersprüche, welche sich in den Angaben vieler genauer Beobachter finden, lassen sich nicht vereinigen. Dass das alte Remak'sche Schema außer-

ordentlich häufig nicht beobachtet worden ist, ja sogar sehr selten gesehen wurde, ist bekannt. Die Verschiedenheit der Angaben erklärt sich offenbar aus dem Umstand, dass während der Untersuchung ein mehr oder weniger häufiges Umwälzen der Eier vorgenommen werden musste, wobei, wie wir heute aus den Pflüger-Born'schen Mitteilungen entnehmen können, die Richtung der in dem flüssigen Eiinhalt schwebenden Kernspindeln und zugleich die Teilungsrichtung von der Norm abgelenkt wird.

Bekanntlich ist der Nachweis, dass die Medianebene des Embryo vom Beginne der Furchung an durch Formverhältnisse der Zellen erkennbar ist, außer bei dem Ei des Frosches schon bei manchen andern Tieren geführt, wobei ich nur an die Angaben von Rabl[1]), E. Van Beneden und Ch. Julin[2]) erinnere.

Eine horizontale Schichtung der Dotterkörner im Froschei habe ich nicht behauptet; es ist leicht zu erkennen, dass die im Holzschnitt beigegebene Abbildung rein schematisch gehalten ist[3]).

Nunmehr komme ich zur Besprechung der wichtigen Frage, welcher Hauptrichtung des Frosches die Eiaxe d. h. die Linie vom dunklen zum hellen Pol des Eierstockseies entspricht, wobei ich zu zeigen habe, dass die Angabe Roux's, nach welcher die Eiaxe die kephalokaudale (oder die ventro-dorsale oder die ventrokephale-dorsokaudale) Richtung des Embryo darstellt, unzutreffend ist. Vielmehr ist die alte von Baer'sche Anschauung, der sich fast alle Embryologen angeschlossen haben, vollkommen richtig, indem die Eiaxe vom schwarzen zum weißen Pol gerechnet die dorsoventrale Richtung des spätern Tieres angibt und das Zentralnervensystem sich nur auf der dunklen, „animalen" Hälfte entwickelt.

Hier habe ich zunächst die Angaben, nach welchen die Eiaxe inbezug auf den Embryo nicht die dorsoventrale Axe darstellt, zu prüfen. Die wichtigste und erste hierher gehörige Mitteilung rührt von Pflüger[4]) her. Dieser Forscher beobachtete an den Eiern des *Bombinator igneus* eine Wanderung der Rusconi'schen Oeffnung, die sich von ihrer Ursprungsstelle dicht unter dem Aequator aus in der Vertikalebene der Eiaxe über die weiße Hemisphäre vollziehen soll, ohne dass hierbei eine Rotation des Eies um eine Horizontalaxe stattfindet. Indem der Urmund „durch die untere weiße Hemisphäre wie

1) C. Rabl, Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jen. Zeitschrift, Bd. X. Derselbe, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb., Bd. 5.

2) E. Van Beneden et Ch. Julin, La segmentation chez les Ascidiens etc. Dieselben, Recherches sur la morphologie des Tuniciers.

3) Die in Klammern eingeschlossene, an mich gestellte Frage ist zu unwissenschaftlich, als dass ich sie in einer wisschenschaftlichen Zeitschrift zu beantworten für nötig halte.

4) E. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen, 2. Abhandlung; Arch. f. die ges. Physiologie, Bd. 32.

ein Schiff durch das Wasser“ geht, beschreibt er einen Bogen, der, wenn auch nicht gleich 180°, so doch jedenfalls mehr als einen Rechten beträgt. Der Hauptgrund für diese Wanderung ist nach Pflüger der, dass die Grenzen der dunklen gegen die weiße Hemisphäre, d. i. der Pigmentrand, bei dieser Bewegung des Urmundes stets in derselben Ebene verharren. Letzteres scheint in der That auf den ersten Blick ein sicherer Beweis zu sein. Gleichwohl muss ich mir erlauben, die Möglichkeit hervorzuheben, dass, obgleich der Pigmentrand bei äußerer Betrachtung während des Vorganges stets in derselben Horizontalebene erschien, dennoch eine Rotation des ganzen Eies ohne Eigenbewegung der dorsalen Urmundlippe stattgefunden habe. Sowohl aus dem Götte'schen Werk, dessen Verfasser relativ die meisten Gastrulae von *Bombinator* äußerlich und innerlich untersucht hat, als aus O. Hertwig's Angaben und aus meiner unten zu belegenden Ansicht über die Verhältnisse bei *Rana fusca*, wo zweifellos eine Rotation des Eies statthat, ergibt sich, dass während der Gastrulation von der dunklen Eihälfte in allen Meridianen die pigmentierten Zellen nach abwärts verschoben werden, dass dieser Vorgang aber an der dorsalen Lippe des Urmundes vom Augenblick ihrer Entstehung an in ein nach innen gerichtetes Wachstum übergeht, während er an den ventralen und den seitlichen Teilen auf der Eioberfläche fortschreitet, so dass die weiße Unterfläche stetig verkleinert wird. Der Pigmentrand ist also bei gedachter Ruhelage des Eies an der dorsalen Lippe fixiert und senkt sich an der ventralen Seite. Auch bei *Bombinator* ist wie bei *Rana* die Urmundlippe nach Götte oben von dunklem Pigment begrenzt. Fände nun keine Rotation des Eies um eine auf der Medianebene senkrechte Horizontalaxe statt, so müsste bei äußerlicher Betrachtung der Pigmentrand ventral sich senken, er dürfte also nicht wie in dem Pflüger'schen Falle immer in derselben Ebene liegen. Da letzteres nun aber dennoch der Fall war, so scheint es mir nötig, die fragliche Rotation des Eies direkt zu folgern, und ich möchte annehmen, dass der Pigmentrand deshalb immer in derselben Ebene lag, weil er sich ventral immer um so viel in der einen Richtung senkte, als er durch die in entgegengesetzter Richtung erfolgende Rotation des Eies gehoben wurde.

Die Beschreibung Pflüger's geht dann weiter dahin, dass nach Beendigung dieser Wanderung des Urmundes über die weiße Hemisphäre das Ei nunmehr um eine auf der Medianebene senkrechte Axe zurückrotiert. Hierbei wird ein Bogen von über 90° zurückgelegt. Da der Urmund dementsprechend ungefähr an der Stelle, an welcher er vor seiner ersten Wanderung über die weiße Hemisphäre im Raume gelegen, d. h. unterhalb des Aequators wieder anlangt, so soll nunmehr ein großer Teil der ursprünglich weißen Hemisphäre auf der obern Kugelhälfte gelegen sein; er ist nach Pflüger die Bildungsstätte für das Rückenmark. Hieraus würde sich natürlich

auch ergeben, dass die Eiaxe des unbefruchteten Eies nicht der dorsoventralen Richtung des Embryo entspräche. Da ich nun aber annehmen zu können glaube, dass bei *Bombinator* nicht nur die zweite, sondern auch die erste Bewegung des Urmundes aus einer Rotation des Eies um eine auf der Symmetrieebene lotrechte Axe zu erklären ist und die dorsale Urmundlippe ihre vom Augenblicke der Entstehung an gewonnene Lage nicht ändert, so sehe ich keinen Grund, bei den Anuren die Entstehung des Rückenmarkes auf der weißen d. i. der sogenannten vegetativen Hemisphäre anzunehmen, um so mehr, da ein entsprechender Bildungsmodus bei allen andern Wirbeltierklassen ausgeschlossen ist.

Roux, der zweite Autor, welcher für die Entwicklung des Medullarrohres aus Elementen der hellen Hemisphäre eintritt, glaubt infolge experimenteller Resultate annehmen zu können, dass die Eiaxe nicht die dorsoventrale, sondern die kephalokaudale Richtung des Embryo andeutet. Der Gedankengang, welcher Roux leitete, ist kurz durch folgende Stelle wiedergegeben[1]): „Zunächst hatte ich die Frage vor Augen, ob das Keimplasma zur Zeit der ersten Furchungen schon entsprechend den spätern Einzelbildungen different beschaffen und bestimmt lokalisiert sei. Durch Substanzverluste, welche dem Eie in diesen Entwicklungsphasen beigebracht wurden, musste, sofern dieser Eingriff überhaupt ertragen wurde, eine gewisse Aufklärung über diesen Punkt zu gewinnen sein". Der Autor brachte nun mit der Spitze einer Präpariernadel dem sich furchenden Ei an mehr oder weniger bestimmten Stellen Verletzungen bei, nach welchen Substanzaustritte erfolgten, die bis zu $^1/_4$ des ganzen Eies betrugen, ohne dass der Tod eintrat. Die Resultate, welche hierdurch bezüglich der Lokalisation erhalten wurden, waren derart, dass sie den gehofften Erwartungen nicht entsprachen; die Defekte zeigten sich nämlich bei den Embryonen nach Anstich von ein und derselben Stelle der sich furchenden Eier an sehr verschiedenen Organteilen. Dies veranlasste Roux auch selbst zu dem Ausspruch, dass aus den Versuchsergebnissen speziellere Schlüsse über die Lokalisation des Keimmaterials im Ei zu ziehen „zur Zeit verfrüht" sein würde und dass diese Folgerungen gewärtigen müssten, durch weitere Versuche widerlegt zu werden. Gleichwohl gibt der Verfasser an, dass er nach dem Anstechen des Eies an derjenigen Stelle in der ersten Furchungsebene, an welcher später die Urmundanlage erfolgt, den Defekt am Embryo immer dicht hinter der Mitte des primitiven Medullarrohres gefunden habe, woraus er fernerhin den Schluss zieht, dass die Anlagestelle des Urmundes an der Seite des Eies fast der Mitte des primitiven Medullarrohres entspricht, wonach das Rückenmark sich also mit seinem hintern Teil auf der weißen Hemisphäre entwickeln müsse. Nachdem ich die hiehergehörigen Fälle, über die Roux genaue An-

1) Beitrag I S. 435.

gaben gemacht, geprüft und zusammengestellt habe, zeigt sich folgendes: Es finden sich im ganzen 10 Fälle [4 auf S. 446, 3 auf S. 450, 2 auf S. 454][1]). Aus den 10 während der Furchung angestochenen Eiern entwickelten sich zwei normale Embryonen, drei haben einen Defekt am Urmund resp. Schwanz, und die vier übrigen zeigen thatsächlich den Defekt in der Mitte des Medullarrohres, bei zweien derselben ist jedoch nur „vielleicht" die präsumptive Urmundstelle getroffen. Bei diesen letztern nimmt, wie mir scheint, Roux an, dass die Lage des Defektes nachträglich beweise, dass er die Urmundstelle wirklich verletzt hatte. Da mir dieses jedoch nicht annehmbar vorkommt, so bleiben, wenn wir von den beiden normal gestalteten Embryonen absehen, drei Embryonen, welche eine Spur der frühern Verletzung an der spätern Schwanzstelle, zwei, die eine solche in der Mitte des Medullarrohres zeigen. Hieraus würde ich, wenn ich überhaupt das Material für eine Folgerung geeignet hielte, immer noch eher annehmen, dass der Urmund sich nicht über die weiße Hemisphäre verschoben hat. Wie dem auch sei, ich kann der Roux'schen Ansicht, dass das Rückenmark bei *Rana* zum Teil auf der weißen Hemisphäre entstehe und demgemäß die Eiaxe des unbefruchteten Eies die kephalokaudale Richtung des Embryos bezeichnet, durchaus nicht beistimmen.

Hier möchte ich gleich einen Erklärungsversuch für die aus den Roux'schen Experimenten hervorgehende Thatsache anschließen, dass trotz der an gleicher Stelle der in Furchung stehenden Eier vorgenommenen Verletzung dennoch der Defekt an verschiedensten Organteilen der aus den Eiern hervorgehenden Embryonen angetroffen wurde; Roux fand z. B. bei Anstich am schwarzen Pol des sich furchenden Eies die Abnormitäten teils am Kopf, teils in der Mitte des Medullarrohres, teils am Schwanz des Embryo. Der Grund hierfür scheint mir am einfachsten darin gefunden zu werden, dass bei diesen Eiern, deren Substanzverluste bis zu $^1/_4$ des gesamten Materiales gingen, durch die Verletzung Verhältnisse geschaffen werden, welche direkt unter die Rubrik der „Zwangslage" fallen.

Die wichtigen Untersuchungen Pflüger's haben bekanntlich gezeigt, dass durch abnorme, fixierte Lagerung des teils dunklen, teils hellen Batrachiereies die Organanlagen so zu sagen gezwungen werden, auf in gewisser Weise willkürlich wählbaren Stellen des Eies sich zu entwickeln, so dass z. B. das Zentralnervensystem, welches normal auf dem dunklen Eiabschnitt entsteht, bei abnorm gegen die Schwerkraft gerichteter Eiaxe auf dem hellen Abschnitt sich bildet und dass derartig entwickelte Eier doch „normale" d. h. ganz lebensfähige Quappen hervorbringen. Die diesem Vorgang von Pflüger beigelegte Bedeutung, dass die Schwerkraft einen direkt differenzierenden, die

1) Die übrigen Fälle rühren von Eiern her, die in „Zwangslage" waren, wie Roux selbst angibt, diese kommen natürlich nicht in betracht.

gesamte Organisation beherrschenden Einfluss habe, wurde dann durch Born, welcher die bei derartig abnorm gelagerten Eiern in deren Innerem sich vollziehenden, wichtigen Umlagerungen eingehend untersuchte, dahin eingeschränkt, dass die Einwirkung der Schwere nur eine indirekte sei, da die Verlagerungen des Eies eine totale Umordnung der Eisubstanzen nach sich ziehen. Für unsere Auffassung an dieser Stelle ist es wichtig, dass bei abnorm gerichteter Eiaxe die Organe auf solchen Teilen der Oberfläche des Eies auftreten, an welchen sie normalerweise sich nicht entwickeln. Wenn nun Roux bei dem sich furchenden Ei Substanzaustritte durch Verwundung bestimmt lokalisierter Gegenden anbringt, so tritt in den meisten Fällen, wie ich mich gelegentlich selbst überzeugte, ein Teil der Substanz in den an den einzelnen Eiregionen in verschiedener Weite vorhandenen, von Perivitellin ausgefüllten Raum zwischen Dotter und Dotterhaut. Diese ausgetretenen Eimassen behindern aber natürlich das Ei in seinem Bestreben, sich im Laufe der Entwicklung in der Gleichgewichtslage zu erhalten. Das Ei vermag die Rotationen, welche aus der inbezug auf seine Oberfläche häufig wechselnden Lage seines Schwerpunktes normalerweise resultieren, nicht auszuführen und ist in seiner „Drehfähigkeit“ behindert d. h. es befindet sich in Zwangslage. Für diese gilt aber das obige von Pflüger nachgewiesene Gesetz. Da nun je nach der Größe des Substanzverlustes und dem Grade der gestörten Drehfähigkeit die Zwangslage eine wechselnde ist, so erklärt es sich, dass bei den Roux'schen Stichversuchen die Lagerungsbeziehung der Organe zu den an ein und derselben Stelle des sich furchenden Eies angebrachten Verwundungen eine so verschiedene war, wie das oben angeführte Beispiel nach jedesmaliger Verletzung des schwarzen Poles zeigt.

Noch möchte ich hinzufügen, was sich hiernach von selbst ergibt, dass von der Roux'schen Lokalisierungsmethode nur dann sichere Erfolge zu gewärtigen sind, wenn dem Ei ganz minimale Verletzungen beigebracht werden; hierin liegt jedoch, wie mir scheint, an und für sich wegen der Kleinheit resp. des Verschwindens der entstehenden Narbe kein allen Anforderungen dienendes Mittel.

Nachdem die Gründe dargelegt sind, nach welchen die Anschauung der genannten Autoren, dass das Rückenmark der Anuren sich auf der „vegetativen“ Eihälfte entwickle, aus deren Beobachtungen nicht bewiesen ist, komme ich zu dem bei *R. fusca* zu erbringenden Nachweis, dass das gesamte Zentralnervensystem aus der dunklen Hemisphäre hervorgeht[1]).

1) Roux sagt, meine Angaben über die Gastrulation seien nicht recht klar, weil ich versäumt hätte, die Abbildungen richtig zu orientieren. Dieser Vorwurf kann nur aus Mangel an Sachkenntnis hervorgegangen sein. — Der Lithograph wurde auf die genaue Einhaltung der von mir vorgeschriebenen Orientierung besonders aufmerksam gemacht.

Obgleich schon nach der Schilderung zahlreicher früherer Autoren ein solcher Bildungsmodus als erwiesen angesehen werden konnte, bedarf dennoch infolge des Einspruches von seiten Pflüger's und Roux's und einzelner bisher kaum berücksichtigter Vorgänge, z. B. der „Wanderung" des Urmundes, die Entwicklung einer neuen Besprechung; hierbei ist das Ei resp. die Gastrula stets in der Lage gedacht, welche sie normalerweise während des Vorgangs in ihren Hüllen innehat und werden auf diese Lage die Bezeichnungen „oben" und „unten" naturgemäß bezogen. — Sobald das Ei nach Abgabe des sogenannten Perivitellins seine Gleichgewichtslage angenommen, bleibt es in dieser, bis nach Schluss des Medullarrohres und dreht sich während dieses ganzen Zeitraumes, wenn es aus seiner Lage gebracht wird, in die normale Lage zurück. Diese Fähigkeit, sich dem Einfluss der Schwere (wie der Dotter im Hühnerei) entsprechend zu lagern, ist, wie bei manchen andern Eiern, durch das Perivitellin ermöglicht. Allerdings ist dieselbe in den verschiedenen Entwicklungsstadien ungleich ausgebildet, so z. B. zur Zeit der Gastrulation geringer als in andern Stadien, jedoch ist sie auch hier vorhanden. Die von dem dunklen Eiabschnitt ausgehende in allen Meridianen nach unten erfolgende Zellverschiebung findet nun etwas unterhalb der zur Zeit der Entstehung des Urmundes höchst gelegenen Stelle der hellen Hemisphäre d. i. dicht unter dem Aequator zuerst Widerstand [Born][1]), weshalb sich hier die Wachstumsrichtung in eine anfangs radiär nach innen gerichtete umändert. Von diesem Augenblicke an werden an der dorsalen Innenfläche oberhalb des Urmundes die Dotterzellen nach aufwärts verschoben und wird hierdurch naturgemäß der Schwerpunkt des Eies nach dem spätern Rücken hin verlagert [vergl. die erste Tafel meiner Arbeit Fig. 1 u. 2][2]). Da das Ei in den Hüllen beweglich ist, muss sich demgemäß der Urmund senken und beginnt nun das Ei seine erste Rotation um eine Horizontalaxe, welche senkrecht auf der Medianebene steht. Diese dauert entsprechend der nach aufwärts gerichteten, zunehmenden Verschiebung der Dotterzellen fort, bis dieselben in dem höchsten Punkt der Eikugel (s. Fig. 4) angelangt sind. Nunmehr jedoch tritt zugleich mit der Erweiterung des Urdarmes (s. Fig. 5) ein Abwärtssinken der Dotterzellen, die mittlerweile in der Gegend des spätern Kopfes angelangt sind, an der dem Urmund gegenüberliegenden Innenfläche ein, und die natürliche Folge dieser stets symmetrisch zur Medianebene erfolgenden Zellverschiebung ist, dass das Ei nunmehr in demselben Bogen, in welchem es vorher unter Senkung des Urmundes rotierte, um eine gleiche Horizontalaxe in rück-

1) Born, Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Breslauer ärztl. Zeitschrift, 1884, Nr. 8, S. 11.

2) Die Abbildungen sind „normal" orientiert, indem der schmale Tafelrand als Horizontalebene angenommen ist.

läufiger Drehung unter dem Einfluss der Schwere sich bewegt. Da also für *Rana fusca* sowohl die Abwärts-, als auch die Aufwärts-Bewegung des Urmundes sich direkt aus der im Innern des Eies stattfindenden Massenverschiebung erklärt, so besteht nicht der geringste Grund, hier ein Ueberwachsen der weißen Hemisphäre von seiten des Urmundes anzunehmen, und ich schließe mich den frühern Beobachtern z. B. Götte, O. Hertwig u. a. hierin völlig an.

Die Beobachtung der beiden Drehungen der Gastrula geschah an zahlreichen normal entwickelten Eiern, die teils in von allen Seiten zugänglichen Zylindergläsern, teils in Uhrgläsern auf einem Spiegel bei völligem Ausschluss künstlicher Verlagerungen aufgestellt und bestimmt orientiert waren. Genauere Angaben, die mir über die Bewegung mit Aufzeichnung der Wassertemperatur in meinen Notizen vorliegen, gebe ich später. Der „Senkungsbogen" der dorsalen Lippe beträgt circa 80°, da der Urmund unter dem Aequator angelegt wird und nicht (im Gegensatz zu *Bombinator*) über die tiefste Stelle des Eies hinausrückt, der „Hebungsbogen" ist gleich 90°. (In meiner Tafel sind die typischen Endstadien der beiden Drehungen nicht abgebildet.)

Die Eiaxe entspricht also in ihrer Richtung vom dunklen zum hellen Pol der dorsoventralen Axe des Embryos, und der Frosch macht in der Lagerungsbeziehung dieser Axe zum unbefruchteten Ei keine Ausnahme unter allen telolecithalen Wirbeltiereiern. Vom Augenblicke der Schiefstellung des Eies nach der Befruchtung an ist, da der höchst gelegene Punkt des hellen Eiabschnittes die Lage des Urmundes und zugleich die des spätern Schwanzes angibt, auch die Längsaxe gegeben; sie ist die von letzterer Stelle ausgehende, auf die Queraxe gefällte Senkrechte.

Ueber neuere Methoden auf dem Gebiete der experimentellen Embryologie.

Abgekürzter Abdruck eines in der ersten Versammlung der Anatomischen Gesellschaft zu Leipzig am 15. April 1887 gehaltenen Vortrags[1]).

Von Prof. Dr. **Leo Gerlach.**

Wenn die Darwin'sche Entwicklungstheorie die langsam im Laufe großer Zeiträume sich vollziehenden Formveränderungen der einzelnen Tierspecies durch Anpassung an veränderte, äußere Lebensverhältnisse zustande kommen lässt, so vindiziert sie damit den erteren einen gewissen Grad von Akkommodationsfähigkeit an ihre jeweilige Umgebung. Legt man sich nun die Frage vor, ob das Alter eines Tieres die Stärke seines Anpassungsvermögens beeinflusst, d. h. ob sich dasselbe in den verschiedenen Altersstufen eines Individuums gleich bleibt, oder ob es wechselt, so wird man naturgemäß zu dem

1) Der vollständige Abdruck befindet sich in „Anatomischer Anzeiger", 2. Jahrg. (1887) Nr. 18 u. 19.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1887-1888

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): Schultze Oskar

Artikel/Article: Ueber Axenbestimmung des Froschembryo. 577-588