würden. Auch *Armadillo* ist nur denkbar unter der Voraussetzung einer Ableitung von Formen mit Wasserleitung, die bei diesen sekundär in Wegfall kam. So sehr nun die Oniscoideen mit Wasserleitung durch diese für ein Landleben begünstigt worden sind, so muß ein wirklicher Übergang zu demselben dennoch erschwert gewesen sein, da wir unter den Arten der genannten halopetrophilen Gattungen keine einzige kennen, welche ganz terrestrisch geworden wäre. Dagegen sind umgekehrt Formen bekannt, welche wie z. B. *Trichoniscus omblae* Verh. zu ausgesprochen amphibischen Landgattungen gehören und trotzdem halopetrophile Lebensweise besitzen.

Wichtig ist es ferner, daß wir eine Anzahl von Landasseln kennen, welche zwar die eigentlichen Strandzonen und die direkte Berührung mit dem Meere vermeiden, aber die ihnen zunächst benachbarten, also noch vom Salzgehalt der Luft beeinflußten Küstengebiete mit oder ohne Landpflanzen aufsuchen, wie namentlich mehrere Arten der *Porcellio*-Untergattung *Nasigerio* Verh. so *Porcellio moebiusii*, *rhinoceros* und *gerstäckeri* Verh., die man schon als parhalopetrophile unterscheiden kann.

Über Entwicklungskorrelationen und Lokalrassen bei Rana fusca.

Von Bernhard Dürken (Göttingen).

In den Jahren 1909—1916 habe ich eine Anzahl von Abhandlungen veröffentlicht, welche sich mit Entwicklungskorrelationen bei *Rana fusca* Rösel befassen. Gegen einen Teil der darin enthaltenen Ergebnisse hat A. Luther (1916) Einsprüche erhoben. Dieser Einspruch geht zurück auf eine ungenaue Kenntnis meiner Arbeiten und auf die Betrachtung eines isolierten, aus dem Zusammenhange gerissenen Ergebnisses, das zudem unzutreffend formuliert ist, wie schon aus Luther's Überschrift „Über die angebliche ‚echte Entwicklungskorrelation' zwischen Auge und Extremitäten bei den Anuren . . ." erhellt.

Zum Verständnis des folgenden dürfte ein kurzer Bericht über die in Frage kommenden Arbeiten am Platze sein.

Die erste Untersuchung (1911) ging aus von der Frage nach der Gleichwertigkeit des Kleinhirns bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen (vgl. auch Referat in Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 79, 1912). Bei den Säugern ist das Kleinhirn mächtig entwickelt und funktioniert als Koordinationsorgan für die Bewegung der Extremitäten. Sehen wir hier ab von allen anderen Wirbeltieren und betrachten wir der Kürze halber nur die Verhältnisse bei den Anuren. Bei diesen ist das Kleinhirn nur eine kleine Platte, seine Ausbildung steht in gar keinem Verhältnis zur Bedeutung der Extremitäten.

Es erhebt sich daher (auch noch aus anderen Erwägungen) die Frage: ist wirklich der gemeinhin als Kleinhirn bezeichnete Abschnitt bei allen Wirbeltieren gleichwertig? Ist es überall als Koordinationsorgan anzusehen?

Zur Lösung dieser Fragen mußten zunächst bei einem niederen Wirbeltier diejenigen Hirnteile festgestellt werden, welche überhaupt zu den Extremitäten in Beziehung stehen. Als Untersuchungsobjekt wurde *Rana fusca* Rösel (Umgebung von Göttingen) gewählt. In der Voraussetzung, daß der, wie die morphologische Untersuchung lehrt, mit dem Bedeutungs- und Ausbildungsgrad eines peripheren Organs korrespondierende Ausbildungsgrad des zugehörigen Nervenzentrums auf Entwicklungsbeziehungen während der Ontogenese beruht, wurde die Hypothese aufgestellt, daß nach dem Fortfall einer embryonalen Extremitätenanlage alle zu der späteren Extremität in Beziehung stehenden Zentren des Zentralnervensystems eine Entwicklungshemmung erfahren müßten. Diese Voraussetzung und damit diese Hypothese haben sich bestätigt. Im folgenden haben wir es nur mit dem Zustandekommen dieser Hemmungen zu tun.

Als Versuchsmethode ergab sich somit die embryonale Exstirpation.

Die jungen Extremitätenanlagen wurden in verschiedener Kombination und in verschiedenem Alter exstirpiert. Besonders eingehend wurde bearbeitet die Exstirpation einer Beinanlage, und zwar entweder des linken Hinter- oder des linken Vorderbeins.

Zunächst seien möglichst zusammengedrängt die Hauptergebnisse der Versuche gegeben.

1. Der rein äußerliche Befund:

Bei mäßig frühzeitiger Exstirpation nur einer oder mehrerer Gliedmaßenanlagen bei *Rana fusca* (Serie 0) und Verhinderung einer Regeneration fehlt nur die in der Anlage exstirpierte Extremität; die übrigen Beine sind normal entwickelt; bei sehr frühzeitiger Exstirpation einer Beinanlage (Serien I und II) und der dadurch erzielten völligen Unterdrückung des betreffenden Beines zeigen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die drei anderen Extremitäten schwere Mißbildungen in der Form von Entwicklungshemmungen. In einzelnen Fällen kann diese Hemmung bis zur gänzlichen Unterdrückung eines nichtoperierten Beines gesteigert sein.

2. Befund bei der anatomischen Untersuchung:

a) Verhalten des Skeletts:

Nach frühzeitiger Exstirpation (Serie 0) einer Hinterbeinanlage und dem dadurch bedingten Fehlen eines Hinterbeines fehlt stets die zugehörige Beckenhälfte vollständig; auch der zugehörige Querfortsatz des Sakralwirbels ist dann schwächer als normal entwickelt; nach entsprechender Exstirpation des Vorderbeines fehlt die zuge-

hörige Hälfte des Schultergürtels nie vollständig; sie ist stets als ungenügend entwickelte Knorpelspange vorhanden; der zugehörige Querfortsatz ist ebenfalls weniger in Mitleidenschaft gezogen als der entsprechende Fortsatz des Sakralwirbels.

Den verkrüppelten Gliedmaßen der Serien I und II entsprechen mangelhafte Extremitätengürtel und Querfortsätze.

Also zeigen freie Gliedmaßen, Gürtel und zugehöriger Teil des Achsenskeletts einen wechselseitig entsprechenden Ausbildungsgrad, der auf Entwicklungsrelationen zwischen diesen Teilen beruht.

b) Verhalten des Nervensystems:

Nach mäßig frühzeitiger Exstirpation einer Beinanlage (Serie 0) zeigen in günstigen Fällen am Ende der Metamorphose peripheres und spinales Nervensystem, Mittel- und Vorderhirn anormale Asymmetrien; der histologische Zustand dieser Teile ist stets normal, d. h. es finden sich keine Degenerationen. Im Mittelhirn wird die Asymmetrie hervorgerufen durch die Minderung der mit der Exstirpation gleichseitigen Hälfte.

Im Vorderhirn ist die Formreaktion bei Exstirpation eines Hinterbeines und eines Vorderbeines ungleich lokalisiert; im ersteren Falle zeigt sich die Reaktion vorwiegend, jedoch nicht ausschließlich, in der gleichseitigen, im letzteren vorwiegend in der gekreuzten Hemisphäre.

Nach sehr frühzeitiger Exstirpation einer Beinanlage und damit verbundener Mißbildung der drei anderen Beine (Serien I und II) bleibt im Nervensystem die Entwicklungshemmung nicht beschränkt auf die Nerven und Zentren des exstirpierten Beines, sondern greift über auf die nervösen Zentren der nicht operierten Extremitäten. Die Hemmung äußert sich in dem Ausfall bestimmter Faserschichten und Zellgruppen. Hand in Hand damit geht die unvollkommene Entwicklung der nicht operierten Gliedmaßen und ihrer Gürtel.

Aus den gesamten, experimentell erzielten Mißbildungen geht hervor, daß einerseits das periphere und zentrale Nervensystem durch die Entwicklung peripherer Organe oder durch deren primäre Unterdrückung in ihrer eigenen Formgestaltung beeinflußt werden, daß andererseits aber die normale Formbildung der nervösen Zentren Voraussetzung ist für eine normale Entwicklung der Extremitäten. In diesen wechselseitigen Beziehungen treten echte Entwicklungskorrelationen zutage.

Die neurogenen Mißbildungen der Gliedmaßen zeigen eine Beeinflussung der Embryonalentwicklung durch das Nervensystem, die aber nicht auf einer diesem spezifischen morphogenetischen Funktion beruht, sondern auf Entwicklungskorrelationen, wie vor allem aus der umgekehrten Beeinflussung der Gehirnentwicklung durch die Beinentwicklung hervorgeht.

Von besonderem Interesse ist hier nun noch (ganz kurz gesagt) folgende Feststellung (1911, S. 308). „Es ist kein Fall beobachtet worden, in dem etwa das Mittelhirn eine Entwicklungshemmung zeigt, ohne daß eine solche auch im Rückenmark aufgetreten wäre. Das zeigt also, daß die Hemmung von Station zu Station fortschreitet und daß die Beeinflussung der Hirnentwicklung durch die Beinentwicklung wahrscheinlich eine mittelbare ist. Für das vorliegende Beobachtungsmaterial läßt sich mit anderen Worten die Regel aufstellen, daß bei primärem peripherem Eingriff ein höheres Nervenzentrum nie Formreaktion zeigt, wenn ein niedrigeres reaktionslos ist."

Ferner sind in der zentrifugalen Reihe der Mißbildungen (d. h. Beeinflussung der Extremitäten vom Nervenzentrum aus, vgl. 1911, S. 312ff.) Fälle zur Beobachtung gekommen, in denen „nur eine asymmetrische Entwicklung des Rückenmarks, zugleich aber eine symmetrische des Mittelhirndaches vorliegt. Daraus geht also hervor, daß zunächst offenbar das Mittelhirn die Übertragung der Hemmung von der einen Seite auf die andere zeigen kann, ohne daß das Rückenmark es ebenfalls tut, mit anderen Worten, daß der Weg der absteigenden Entwicklungshemmung über das Mittelhirn zum Rückenmark geht". So ergibt sich eine Korrelationskette, deren wichtigste Stationen, um es gedrängt zu sagen, sind: Extremität — spinales System — cerebrales System der zugehörigen Seite — cerebrales System der Gegenseite — spinales System — Extremität.

Diese Kette hat durch meine Untersuchung über Augenexstirpation (1913) eine Vervollständigung und Erweiterung zum Korrelationskomplex erfahren.

Ganz kurz mögen die für das Folgende wichtigen Ergebnisse auch dieser Untersuchung hier erwähnt werden.

Wird jungen Froschlarven (*Rana fusca* Rösel) frühzeitig ein Auge exstirpiert, so atrophiert nicht nur der zugehörige Opticus, sondern es tritt vorab im Mittelhirn (von anderen kann hier abgesehen werden) eine korrelative Entwicklungshemmung auf, wovon u. a. der gekreuzte Lobus opticus betroffen wird. Bei jüngerem Ausgangsmaterial bleibt bei rechtsseitiger Augenexstirpation die anormale Ausbildung des Mittelhirns nicht auf die linke Seite beschränkt, sondern kann auch auf die rechte übergreifen. Diese symmetrischen Ausbildungsminderungen zeigen sich in erster Linie im Dachteil der Lobi optici; bestimmte Faserschichten fehlen.

Es ergeben sich dann die gleichen Bilder wie nach sehr frühzeitiger Beinexstirpation, wo auch beide Lobi optici in solcher Weise betroffen sind (vgl. dazu 1913, Taf. XVI, Fig. 24 u. 25).

Zugleich zeigt das spinale Nervensystem im Bereich der Hals- und Lendenanschwellung eine sehr starke Formreaktion (Verkleine-

rung des Rückenmarkquerschnittes und der zu den Extremitäten gehörigen Spinalganglien).

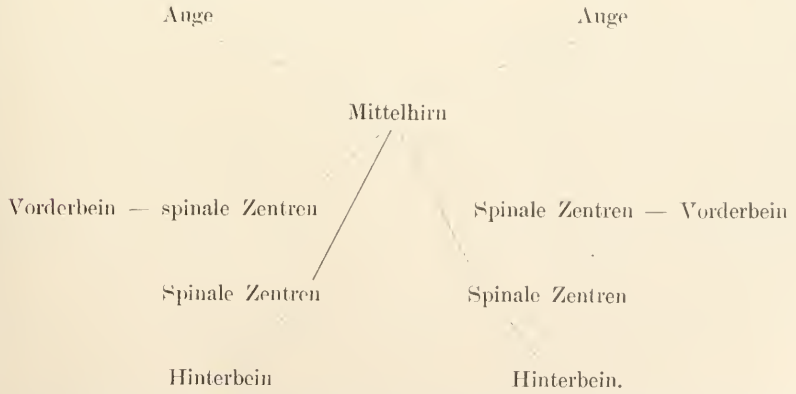
In Übereinstimmung damit wiederum weisen die Extremitäten außerordentlich starke Entwicklungshemmungen auf.

Das unverletzte linke Auge ist meist normal gebildet, doch können Entwicklungsstörungen besonders in der Retina beobachtet werden. Daß sie nicht regelmäßig vorkommen, geht unzweifelhaft darauf zurück, daß auf dem Operationsstadium das Auge schon relativ weit entwickelt und dadurch der korrelativen Beeinflussung schon mehr entzogen ist als die Extremitäten, welche eben erst angelegt werden.

Fassen wir das Gesagte kurz zusammen unter Berücksichtigung der Untersuchung 1911 und des stationsweisen Fortschreitens der korrelativen Entwicklungshemmungen, wofür sich Belege auch in den Versuchen über Augenexstirpation finden, auf deren Anführung hier aber verzichtet sei, so erklären sich die Befunde folgendermaßen.

Es bestehen Entwicklungskorrelationen zwischen Auge und zugehörigen Hirnzentren, zwischen diesen Zentren der einen Seite und den Augenzentren der anderen Seite, ferner zwischen letzteren Zentren und dem unverletzten Auge.

Die Augenzentren stehen in engster Beziehung zu den Beinzentren des Mittelhirns, die vorab in dessen Dachteil liegen. In der Ontogenese äußern sich diese Beziehungen in Korrelationen zwischen Augenzentren und Beinzentren. Die Entwicklungshemmung der ersteren greift über auf letztere. Die Beinzentren beeinflussen ihrerseits korrelaltiv die spinalen Zentren und diese wiederum die Extremitäten. So erhält die obengenannte Korrelationskette Abzweigungen, wodurch ein verwickelter Korrelationskomplex entsteht, der sich stark abgekürzt schreiben läßt:



Wie schon ein Vergleich mit obigen Ausführungen ergibt, ist der Komplex bei weitem weniger einfach und wird noch durch

andere hier gar nicht aufgeführte Korrelationen bedeutend verwickelter. Für den vorliegenden Zweck mag aber die unvollständige Wiedergabe genügen. Wegen weiterer Einzelheiten muß auf meine früheren Arbeiten verwiesen werden.

Luther wendet sich nun namentlich gegen meine Arbeit über die einseitige Augenexstirpation und setzt mich von vornherein dadurch ins Unrecht, daß er mir durch völlig unzutreffende Formulierung der Frage die Behauptung unterschiebt, bei den Anuren beständen echte Entwicklungskorrelationen zwischen Auge und Extremität. Das zu behaupten ist allerdings recht falsch, wie ich hier gern noch einmal erkläre. Auch ist die Verallgemeinerung auf die Anuren mehr als verwerflich. Es widerstrebt mir, darüber noch viele Worte zu verlieren. Ich habe des öfteren Gelegenheit genommen zu betonen, daß meine Ergebnisse zunächst nur für *Rana fusca* gelten (z. B. 1911, S. 339; 1913, S. 235; 1916, S. 120). Ferner habe ich des langen und breiten auseinandergesetzt, nicht daß echte Entwicklungskorrelation besteht zwischen Auge und Extremität oder zwischen den einzelnen Extremitäten, sondern zwischen peripherem Organ und dem zunächst übergeordneten nervösen Zentrum 1. Ordnung, zwischen diesem und den Zentren höherer Ordnung u. s. f. Es ist das ein wesentlicher Punkt der ganzen Frage. Ich verzichte aber darauf, hier alles früher Gesagte zu wiederholen. Was ich behauptet habe, geht zur Genüge hervor aus den oben gemachten Andeutungen über die Korrelationsketten und aus der 1913 S. 234 gegebenen Definition: „als echte Entwicklungskorrelation ist die formbildende Beeinflussung eines Organes durch ein anderes dann zu bezeichnen, wenn diese Beeinflussung unmittelbar durch spezifische, morphogenetische Reize geschieht, nicht durch ein drittes Moment, wie etwa in den sogen. chemischen Korrelationen, bei denen etwa ein in dem einen Organ gebildetes inneres Sekret die Formbildung eines entfernt liegenden Organs beeinflußt.“ Echte Korrelation ist es nach dieser Definition — nur diese ist für meine Arbeiten maßgebend — auch nicht, wenn zwischen den fraglichen Organen das Nervensystem lediglich als reizleitendes Moment gedacht wird; eine Reizleitung in diesem Sinne haben meine Versuche eben auch gar nicht ergeben, im Gegenteil. Nach meinen Ergebnissen besteht bei *Rana fusca* echte Korrelation zwischen Auge — Augenzentren; Augenzentren — gewisse Beinzentren; Beinzentren — Extremität. Doch genug davon; es genügt, um die Frage in die richtigen Grenzen zurückzuweisen. Das Verhalten des Nervensystems hat Luther ganz vernachlässigt, und aus dieser Vernachlässigung des Kernpunktes entspringt sein Hauptirrtum.

Eine weitere Quelle des Irrtums liegt in der irrtümlichen Auffassung und falschen Darstellung meiner Operationsmethode. Luther gibt an, ich habe bei der Operation das Auge bezw. die Beinanlage

„ausgebrannt", und durch die wohl unbeabsichtigte alleinige Verwendung des Wortes „brennen" für meine Methode erweckt er unbewußt in dem unbefangenen Leser seiner Abhandlung die Suggestion, daß meine Versuchstiere schwere Brandwunden gehabt haben, welche eine starke allgemeine Schwächung nach sich zogen, in deren Folge die Extremitäten verkümmerten. Diese ganz unzutreffende Auffassung mag allerdings durch meine etwas summarische Schilderung der Methode mitveranlaßt sein. Ich komme darauf noch zurück.

Nehmen wir zunächst einmal an, daß meine Versuchstiere — was tatsächlich nicht der Fall war — Verbrennungen besaßen. Nach Luther könnte dann einmal die physikalische Schädigung benachbarter Organe durch Hitze, das andere Mal chemische Schädigung des Organismus durch giftige Verbrennungs- bezw. Zerfallsprodukte eine allgemeine Schwächung und Entwicklungshemmung bedingt haben, so daß die Konstatierung der Korrelationen lediglich auf Täuschung beruhte.

Wie aber, muß man da doch fragen, ist es durch eine solche allgemeine Schwächung möglich, daß stets ganz bestimmt lokalisierte Entwicklungshemmungen auftreten, die keineswegs einfache Größenminderungen darstellen? Wie ist es dann möglich, daß bei relativ älteren Versuchstieren die Hemmungen im Nervensystem nicht bloß — je nach Art der Versuchsreihe — stets übereinstimmend lokalisiert sind, und nicht nur nicht das ganze Nervensystem betreffen, sondern auch nur einseitig im Nervensystem stets an derselben Stelle auftreten, während bei relativ jüngeren Tieren kongruente beiderseitige Hemmungen angetroffen werden? Wie ist es dann möglich, daß bei einseitiger Beinexstirpation die Extremitäten der Gegenseite nur dann gehemmt werden, wenn die Hemmung des Nervensystems beiderseitig vorhanden ist? Wie ist es dann ferner möglich, daß je nach dem Alter der Versuchstiere entweder nur Hemmungen in dem der entfernten Extremität zugehörigen Teil des Spinalapparates — die Zugehörigkeit ist erwiesen durch anatomische und funktionsphysiologische Untersuchungen! — oder stufenweise fortschreitend auch im Cerebralteile vorkommen? Warum verkümmert bei allgemeiner Schwächung nicht das ganze noch unfertige Nervensystem, sondern nur Teile, die nach den verschiedensten Untersuchungen als zu den Extremitäten gehörig anzusehen sind? Warum verkümmern dann nicht alle noch nicht fertigen oder noch gar nicht in geformten Anlagen vorhandenen Organe? Wie ist es dann möglich, daß beispielsweise nur der zum fehlenden Hinterbein gehörende Querfortsatz des Sakralwirbels gehemmt wird, nicht aber der Querfortsatz der Gegenseite, obwohl beide zur Zeit der Operation noch gar nicht angelegt sind?

Ich könnte noch lange mit solchen Fragen fortfahren und entsprechende über die Augenexstirpation anfügen, aber die gestellten genügen wohl. Die Antwort auf sie ergibt sich von selbst: Der Grund für die beschriebenen Entwicklungshemmungen liegt nicht in einer allgemeinen Schädigung der Tiere durch Verbrennungen und Vergiftungen, sondern in Entwicklungskorrelationen, allerdings nicht in der Weise, wie Luther sich die Sache vorstellt.

Der Grund für die Hemmungen ist auch nicht zu finden in der Schädigung benachbarter wichtiger Organe. Es genügt hier zu fragen, ob in der Nähe der Hinterbeinknospe bei Froschlarven ein lebenswichtiges Organ liegt. Die Antwort möge der Leser selbst geben. Über die Augenexstirpation vergleiche man unten.

Zum Überfluß zunächst noch zwei tatsächliche Feststellungen.

Erstens: Meine Versuchstiere waren bei der Untersuchung kräftig entwickelt, sie zeigten keine allgemeine Schädigung. Ich verweise dazu auf meine früheren Beschreibungen. Die zum Teil beobachtete große Sterblichkeit hat ihren Grund nicht so sehr in der operativen Verletzung der Tiere, als vielmehr in lokalen Bedingungen der Wasserversorgung der Versuchsbecken, was ich früher noch nicht so klar erkannt hatte; auch bei nichtoperierten Larven ist infolgedessen die Sterblichkeit groß (vgl. z. B. meine Bemerkung 1911, S. 194).

Zweitens: Die Forderung Luther's, daß die Beeinflussung der Extremitätenentwicklung durch das Nervensystem noch durch neue Experimente ermittelt werden müßte (S. 9), ist bereits erfüllt durch meine Untersuchung über Transplantation der Beinanlage bei *Rana fusca* 1916. Ich habe dieser Feststellung nichts weiter hinzuzufügen.

Nun hat Luther selbst Versuche mit Verbrennungen angestellt, um die von mir ermittelten Korrelationen abzutun. Soweit sie nicht an *Rana fusca* vorgenommen wurden, kommen sie hier gar nicht in Frage, ebensowenig die Bezugnahme auf Versuche anderer Autoren, die an anderen Objekten gearbeitet haben. Völlig nebensächlich ist Luther's Hinweis auf die Folgen von Verbrühungen und Verbrennungen bei Warmblütern und beim Menschen. Es handelt sich dabei doch um ganz andere Sachlage als in meinen Versuchen.

Luther hat bei jungen Larven von *Rana fusca* aus der Umgegend von Rostock folgende Versuche mit Verbrennungen unternommen:

1. Jungen Larven wurden angebrannte Gewebsstückchen gleichalter Tiere in das Körperinnere gebracht;
2. den Larven wurden Brandwunden am Schwanz beigebracht;
3. einer Anzahl Tiere wurde ein Auge ausgebrannt;
4. das rechte Labyrinth wurde durch Brennen zerstört;

5. mit der heißen Nadel wurde die rechte Vorniere in verschiedener Ausdehnung zerstört.

Und das Ergebnis? Keines der zahlreichen Versuchstiere zeigte eine Verkümmerung der Extremitäten, abgesehen davon, daß in der Serie 5 einige Exemplare vorkamen, denen das rechte Vorderbein fehlte, weil seine Anlage mitzerstört war, und daß zwei Tiere der gleichen Serie Verkümmerungen der rechten Vorderextremität aufwiesen, sicherlich nur infolge Verletzung der Anlage bei der Operation, da dieselbe ja unmittelbar der Vorniere aufliegt.

Die Schlußfolgerung ist selbstverständlich: Vergiftung durch Verbrennen kann nicht die Ursache sein für die von mir beobachteten Entwicklungshemmungen. (Wenn Luther diesen Schluß selber zieht, wozu dann seine ganze Polemik gegen meine Arbeiten?)

Über die Beschaffenheit des Nervensystems der Versuchstiere schweigt Luther sich aus.

Wir haben bis jetzt angenommen, daß meine Versuchstiere bei Ausführung der Operation Verbrennungen erlitten hätten. Daß das nicht der Fall gewesen ist, geht am besten aus einer etwas eingehenderen Schilderung der Exstirpationen hervor, als ich sie in meinen früheren Arbeiten gegeben habe.

Beschränken wir uns zunächst auf die Exstirpation der Hinterbeinanlage und des Auges. Diese Operationen wurden ausgeführt mit einer feinen in der Flamme kurz erhitzten Präpariernadel, nicht wie Luther meint, mit der sogenannten Roux'schen Nadel, da die Anwendung dieser, wie mich Versuche lehrten, tatsächlich zu Verbrennungen führt. Außerdem benutzte ich eine feine Galvanokauternadel. Damit läßt sich sehr wohl selbst bei sehr kleinen Objekten eine genaue Operation ausführen, es kommt nur auf die Handhabung an. Verschiedene andere Exstirpationsmethoden brachten den Tieren viel schwerere Verletzungen. Die Spemann'sche Haarschlinge ist zur Exstirpation einer Beinknospe ungeeignet, wie jeder ohne weiteres beurteilen kann, der sich Beschaffenheit und Anheftungsart einer solchen Knospe einmal angesehen hat.

Luther geht von der Annahme aus, die fraglichen Organe seien von mir ausgebrannt worden. Das ist vollkommen unzutreffend. Ich habe (1911, S. 212; 1913, S. 197) ausdrücklich betont, daß nur geringe Hitzegrade angewandt wurden und daß Verbrennungen zu vermeiden sind.

Die Exstirpation einer Hinterbeinanlage gestaltet sich folgendermaßen: Die Nadel wird nur soweit erhitzt, daß die Knospe, welche durch Absaugen mit Fließpapier von Wasser möglichst befreit ist, leicht an die äußerste Spitze der Nadel antrocknet. Durch eine etwas drehende Bewegung löst man dann die Knospe gut und eng umschrieben aus ihrer Umgebung los. Das gelingt um so leichter, als die Umgebung noch aus sehr lockerem Gewebe besteht, während

die Beinanlage sich schon mehr verdichtet hat. Die ganze Operation nimmt 1—2 Sekunden in Anspruch. Die Annahme, daß sich dabei „erhitzte Körpersäfte innerhalb des Körpers bewegen können, bevor sie abgekühlt werden und dadurch etwas entferntere Stellen schädigen" (Luther, S. 4), ist, um einen gelinden Ausdruck zu gebrauchen, einfach absurd. Bei einer eventuellen Nachoperation (nach Tagen!) wurde ebenso verfahren.

Bei der Augenexstirpation (1913) war das Vorgehen ähnlich. Die kalte Kauternadel wurde mitten auf das Auge gesetzt, so daß dieses nur leicht berührt wurde. Dann wurde der Strom sekundenlang geschlossen, so daß nur eine kräftige Erwärmung, nicht Erhitzung der Nadel eintrat. Infolgedessen klebt das Auge an deren Spitze an und wird durch einen leichten Zug unter gleichzeitiger schwacher Drehung aus der Orbita entfernt. Die Augenmuskelanlagen lösen sich ohne weiteres vom Bulbus ab; der Opticus wird nicht ausgerissen, sondern distal von seiner Mitte durchtrennt (vgl. 1913, Taf. XIV, Fig. 1). Auch diese Operation dauert nur Sekunden. Dabei von Ausbrennen des Auges zu reden, würde die Tatsachen auf den Kopf stellen. Benachbarte Organe wurden nicht beschädigt.

Um mich von der Beschaffenheit der Wunde zu überzeugen, habe ich sowohl bei Bein- als auch bei Augenexstirpation frisch operierte Tiere konserviert und mikroskopisch untersucht. Die Wunden zeigen keine Spur nekrotischer Zellen. Daß gleichwohl vielleicht im Verlaufe der Heilung einzelne Zellen zugrunde gehen mögen, wird wohl für alle Operationsarten zutreffen.

Für die Exstirpation einer Vorderbeinanlage hatte ich ausgeführt (1911, S. 214), wie durch Schnitte die Kiemenhöhle der Larve geöffnet wurde, und daß dann die Exstirpation der Anlage entweder mit dem Galvanokauter oder mit der Schere erfolgte. Das erstere Instrument wurde dabei nur für die Versuchsreihe C^0 angewandt (Exstirpation des Hinter- und Vorderbeines der linken Seite). Diese Operation habe ich nur im ersten Versuchsjahr 1909 vollzogen, später aber fallen gelassen und nicht für meine Abhandlung verwendet (s. 1911, S. 204 und S. 254). Sie kommt also auch hier gar nicht in Betracht.

Dagegen habe ich die Versuchsreihe D (Exstirpation der linken Vorderbeinanlage, Reihen D^0, D^I, D^{II}) in weitgehendem Maße herangezogen. Ich stelle nun ausdrücklich fest, daß bei dieser Operation weder Nadel noch Galvanokauter benutzt wurden, sondern daß die Exstirpation der Vorderbeinanlage ausschließlich mit der Schere erfolgte, wie ich bei erneuter Durchsicht meiner sehr genauen Arbeitsprotokolle unter dem 21. VI. 09, 24. VI. 09 und 12. IV. 10 bestätigt finde.

Diese Art der Exstirpation der Vorderbeinanlage hatte aber ganz entsprechende Erfolge wie die bei der Hinterbeinanlage geschilderte.

Es ist somit vollständig unmöglich, daß meine Methode mir Korrelationen vorgetäuscht hat. Diese sind vielmehr durchaus einwandfrei und sicher ermittelt worden. Ein Teil derselben hat ja 1916 ihre Bestätigung gefunden. Die von Luther erhobenen Einwände sind damit erledigt.

Übrigens werde ich in Bälde Gelegenheit nehmen, an anderem Orte auf die erwähnten Entwicklungskorrelationen zurückzukommen.

Nun ist aber noch etwas anderes zu erwähnen.

Luther hat nach der Zerstörung der Vorniere einige Frösche erhalten, denen die rechte Vorderextremität vollständig fehlte. Diese neun Exemplare besaßen aber drei normale Extremitäten. Nach den Ergebnissen meiner Versuche wäre hier eine korrelative Hemmung der nicht operierten Gliedmaßen zu erwarten gewesen. Immerhin könnte das für sich betrachtet als Zufall angesehen werden, da auch in meinen Versuchen solche normale Tiere vorkamen, allerdings nur bei relativ älterem Ausgangsmaterial, während bei jüngerem Versuchsmaterial (Reihen B^{II}, D^{II} 1911) nach Exstirpation einer Beinanlage alle zur Metamorphose gekommenen Frösche Mißbildungen der übrigen Extremitäten aufwiesen (1911, S. 227). Aber Luther hat an Larven von *Rana fusca* auch die einseitige Augenexstirpation wiederholt und dabei in zusammen 271 Fällen mit einer Ausnahme nur normale Extremitäten beobachtet. Diese Ausnahme kommt nach Luther's Darstellung für einen Vergleich mit den von mir erzielten Hemmungsmißbildungen nicht in Frage, da es sich um Polydaktylie handelt. Auch beiderseitige Augenexstirpation hatte das gleiche negative Ergebnis. Über den Zustand des Nervensystems aller dieser Versuchstiere erwähnt Luther nichts, obwohl es gerade das Wesentliche ist. Nur bezüglich des einen Exemplars mit Polydaktylie wird gesagt (S. 31), daß „das Nervensystem, soweit ich (Luther) erkennen kann, bis auf den Ausfall der gekreuzten optischen Bahnen normal ist“. Das gibt allerdings schon zu denken.

Ich konnte feststellen, daß nach Fortnahme des Auges unter Schonung der Conjunktiva die Aufhellung und Verdünnung derselben bezw. der Cornea unterbleibt (1916: vgl. Taf. IV, Fig. 12 a, b). Die Cornea bleibt opak und undurchsichtig, sie besitzt reichlich Pigment, wenn auch etwas weniger als die umgebende Kopfhaut entsprechend ihrem Zustand auf dem Operationsstadium.

Luther berichtet, daß nach einseitiger Augenexstirpation schon nach wenigen Tagen „die Cornea sehr durchsichtig geworden ist, so daß an den lebenden Tieren eine Kontrolle der Operation vorgenommen werden konnte“ (S. 6). Das einer näheren Untersuchung

unterworfene Exemplar mit Polydaktylie wies nichts besonderes auf, auch an der Cornea nicht, so daß sie jedenfalls auch normal, d. h. durchsichtig gewesen ist.

Es ergibt sich also ein grundsätzlich anderes Verhalten der Luther'schen Versuchstiere: sie zeigen im Gegensatz zu den meinigen weder am Nervensystem, noch an den Extremitäten, noch an der Cornea korrelative Einwirkungen der Operationen.

Der einzige Schluß, der aus dieser Gegenüberstellung gezogen werden kann, ist der, daß die Grasfrösche (*R. fusca*) aus der Umgegend von Göttingen einerseits und aus der Umgebung von Rostock andererseits zwei sich verschieden verhaltende Lokalrassen bilden.

Das braucht an sich nicht zu verwundern, denn es ist längst bekannt, daß bei Fröschen in weitgehendem Maße Lokalrassenbildung vorkommt. Es sei nur hingewiesen auf die nach der Örtlichkeit verschiedenen Geschlechtsverhältniszahlen, wie sie von verschiedenen Autoren ermittelt wurden. Insbesondere konnte R. Hertwig (1912; dort auch weitere Literaturangaben) bei *Rana esculenta* in der Umgebung Münchens mehrere Lokalrassen nachweisen, deren jede bezüglich der Differenzierung des Geschlechts ein anderes charakteristisches Verhalten aufweist, derart, daß bei der einen eine sehr frühzeitige Bestimmung des Geschlechts eintritt, bei der anderen aber lange Zeit ein indifferenter Zustand vorherrscht, so daß wir es mit einer ungleichen Potenz der Geschlechtsbestimmungsfaktoren zu tun haben.

Näher braucht hier nicht darauf eingegangen zu werden; es genügt festzustellen, daß innerhalb der Anurenspezies biologisch verschiedene Lokalrassen vorkommen.

Daß solche Rassen — biologisch, d. h. hier entwicklungsmechanisch verschieden — nach dem oben Gesagten bei *Rana fusca* auftreten, zudem in sehr weit auseinander liegenden Örtlichkeiten, ist demnach auch nichts auffallendes, wenn auch etwas sehr wichtiges. Wenn einerseits daraus hervorgeht, daß man bei Verallgemeinerungen sehr vorsichtig sein muß, so auch andererseits, daß eine Schematisierung des entwicklungsmechanischen Verhaltens in Selbstdifferenzierung und abhängige Differenzierung nicht angängig ist.

Jedenfalls aber liegt der Wert der Luther'schen Arbeit in der Beibringung des Materials für die Bestimmung einer Lokalrasse, abgesehen von dem zweiten Teil, der über Polydaktylie handelt, und dadurch wird die irrtümliche Polemik des Verfassers gegen die Entwicklungskorrelationen wohl aufgewogen.

Literatur.

1910. B. Dürken, Über das Verhalten des Nervensystems nach Exstirpation der Extremitätenanlagen beim Frosch. Nachr. d. K. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl.

1911. B. Dürken, Über frühzeitige Exstirpation von Extremitätenanlagen beim Frosch. Ein experimenteller Beitrag zur Entwicklungsphysiologie und Morphologie der Wirbeltiere unter besonderer Berücksichtigung des Nervensystems. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 99.
1912. —, Über einseitige Augenexstirpation bei jungen Froschlarven. Nachr. d. K. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl.
1913 a. —, Über die Transplantation junger Beinknospen in die Augenhöhle bei Froschlarven. Nachr. d. K. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl.
1913 b. —, Über einseitige Augenexstirpation bei jungen Froschlarven. Ein Beitrag zur Kenntnis der echten Entwicklungskorrelationen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 105.
1916. —, Das Verhalten transplantierter Beinknospen von *Rana fusca* und die Vertretbarkeit der Quelle des formativen Reizes. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 115.
1912. R. Hertwig, Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Versuchen. Biol. Centralbl., Bd. 32.
1916. A. Luther, Über die angebliche „echte Entwicklungskorrelation" zwischen Auge und Extremitäten bei den Anuren und über einen Fall von Beinmißbildung und Polydaktylie beim Frosch. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. Bd. 48. Afd. A. Nr. 18. Helsingfors.

Über monohybride Mutationen.

Von Hugo de Vries.

Monohybride Mutationen nenne ich solche, deren Hauptcharakter in Kreuzungen, sei es mit der Mutterart, sei es mit einer verwandten Art der Mendel'schen Spaltungsregel für monohybride Verbindungen folgt. Sie haben den großen Vorzug, daß ihre erblichen Eigenschaften verhältnismäßig einfach sind, und mit denen nichtmutierender Arten in deutlicher Weise verglichen werden können.

Zu den monohybriden Mutationen von *Oenothera Lamarckiana* rechne ich namentlich *O. nanella* und *O. rubrinervis*, obgleich die letztere eine Reihe von sekundären Merkmalen besitzt, welche sich der Regel nicht fügen. Die hier in Betracht kommenden Eigenschaften sind für *O. nanella* die Zwergstatur und für die andere Mutante die Sprödigkeit.

Oenothera Lamarckiana mut. *gigas* bringt seit ihrer Entstehung im Jahre 1897 in fast jeder Generation als zweite Mutation Zwerge hervor, welche wie sie, 28 Chromosomen in ihren Kernen führen. Ich habe früher gezeigt, daß die Kreuzung dieser Zwerge mit der *Gigas* der Mendel'schen Regel für die Monohybriden so genau folgt, wie man es nur wünschen kann. Jedenfalls kommen keine Abweichungen vor, welche zu ihrer Erklärung spezieller Hypothesen bedürfen würden[1]).

1) *Oenothera gigas nanella*, a Mendelian mutant. Bot. Gaz. T. 60, S. 337, 1915.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: 37

Autor(en)/Author(s): Dürken Bernhard

Artikel/Article: Über Entwicklungskorrelationen und Lokalrassen bei Rana fusca. 127-139