

dann als Supraintestinalvenen im Schwanze weiter zu verlaufen. Es erscheint mir nun sehr bezeichnend, dass in jener Region der Kloake, in welcher später die fertigen Venen an der Seitenwand des Darmes sich befinden, bei *Torpedo* schon die ersten, ganz vereinzelt Gefäßzellen in genau der gleichen seitlichen Lage angetroffen werden. Es ist dies ein weiterer Beleg für die Ansicht einer lokalen Entstehung der Endothelzellen.

(Schluss folgt.)

Zur Frage der Axenbestimmung des Embryo im Froschei.

Von **W. Roux.**

Infolge meiner in dieser Zeitschrift Band VII Nr. 14 erschienenen, meist negativen Beurteilung der ersten Mitteilung Herrn O. Schultze's in Würzburg über die Axenbestimmung im Froschei¹⁾ hat derselbe sich (diese Zeitschrift Bd. VII Nr. 19) ausführlicher über seine bezüglichen Ansichten geäußert. Es ist mir dies sehr erfreulich, weil es ein Zeichen von Interesse für dieses wiederholt von mir behandelte, wichtige Thema ist; und als ich wohl hoffen darf, dass die weitere Diskussion der Frage allmählich auch Teilnahme in weitem Kreisen erwecken wird.

Ich will nun in den folgenden Zeilen meine Ansichten über die Auffassungen O. Schultze's darlegen, wobei ich freilich nicht viel zu sagen habe, was nicht schon in meinen Spezialarbeiten über die betreffenden Themata mitgeteilt ist: ein Zeichen, dass O. Schultze durch sorgfältigeres Studium derselben mancher Erörterung hätte vorbeugen und, wie sich zeigen wird, sich manche Berichtigung hätte ersparen können.

O. Schultze's Ansichten weichen in allen Hauptsachen von den meinigen ab²⁾, ja stellen meist gradezu die Gegensätze der meinigen dar. Um so lohnender ist es daher, die Gründe, welche dieser Autor für seine abweichenden Auffassungen anführt, eingehends zu prüfen.

Die ältere Angabe, dass die obere, schwarze Hälfte des Froscheies einer bestimmten Seite des Embryo entspricht, wird von niemandem in Zweifel gezogen; es ist sicher, dass die Verbindungslinie der Mitte der schwarzen oder braunen und der Mitte der untern weißen Hemisphäre des unbefruchteten Eies, die sogenannte Eiaxe,

1) Gratulationsschrift für A. v. Kölliker. Leipzig 1887.

2) Bloß die eine Angabe ausgenommen, dass man schon vor der ersten Furchung die Hauptrichtungen des Embryo am Ei erkennen kann, bezüglich deren O. Schultze meine an *Rana esculenta* gewonnenen, und für *Rana fusca* durch Ermittlung der Ursache dieser Bestimmung bereits überholten Beobachtungen für *Rana fusca* bestätigte, aber aus Versehen unterlassen hatte, dieser ihm bekannten Vorgängerschaft Erwähnung zu thun.

einer bestimmten, in der Medianebene gelegenen Richtung, scil. Axe, des Embryo entspricht, dass also am unbefruchteten Eie schon **eine** Richtung des Embryo gegeben ist. Durch diese Eiaxe lassen sich unendlich viele „Meridianebenen“ legen; und ich habe nun vor Jahren die Frage angeregt und behandelt, **ob auch schon vor der Befruchtung einer dieser Meridiane zur Medianebene bestimmt ist.** Ich wurde durch Versuche dazu geführt, diese Frage zu verneinen; und fand weiterhin, dass diese Bestimmung erst während der Befruchtung, und zwar durch dieselbe, in gesetzmäßiger Weise getroffen wird¹⁾.

O. Schultze dagegen ist entgegengesetzter Ansicht und stützt sich dabei auf zwei Beobachtungen. Er fand, dass das Keimbläschen des reifenden Eierstockseies in einer großen Anzahl der Fälle deutlich exzentrisch in dem dunklen Abschnitt steht, und nimmt an, dass daher auch der Punkt größter Protoplasmaansammlung entsprechend exzentrisch gelegen sei. Durch die Eiaxe und dieses exzentrisch stehende Keimblaschen kann man nun eine Ebene legen, welche, wie die erste Furchungsebene, das Ei symmetrisch teilt. Und da nun ich und danach Pflüger gefunden haben, dass die erste Furchungsebene schon die Medianebene des künftigen Embryo darstellt, so würde, im Falle die erste Furchungsebene mit dieser Symmetrieebene des unbefruchteten Eies zusammenfällt, die Medianebene des Embryo also bereits vollkommen im unbefruchteten Eie bestimmt sein.

Einen Beweis dieses Zusammenfallens bringt nun O. Schultze nicht, sondern er begnügt sich, zu sagen: „Ich muss gestehen, dass mir die Wahrscheinlichkeit sehr nahe zu liegen scheint“. Diese Wahrscheinlichkeit lag ihm sogar so nahe, dass er es ihr gegenüber für unnötig hielt, meine auf direkte Versuche mit 80—90% Treffern gestützten gegenteiligen Angaben auch nur zu zitieren, obgleich sie ihm, wie er später zugibt, bekannt waren.

In seiner Erwiderung auf meine Kritik führt O. Schultze nunmehr auch eine Thatsache für seine Ansicht an, indem er sagt (l. c. S. 578): „Die erste Furchung, d. i. die Medianebene, läuft in den meisten Fällen durch die Stelle, an welcher das Keimbläschen verschwunden ist“. Trotz dieses scheinbar guten Argumentes verhält sich O. Schultze doch jetzt in der That vorsichtig, indem er eine Verschiebung des an die Oberfläche gerückten Keimbläschens resp. der Fovea germinativa in der Pigmentrinde für möglich halten will und weiterhin sagt: „Sollte jede Verlagerung der Fovea in der angegebenen Zeit ausge-

1) Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Nr. 3: Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo etc. Breslauer ärztliche Zeitschrift, 1885, Nr. 6 u. ff. Nr. 4: Ueber die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Kopulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. Archiv für mikroskop. Anatomie, 1887, Bd. 29.

geschlossen 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, indem derjenige Punkt des Pigmentrandes, welcher dem „verschwindenden“ Keimbläschen am nächsten liegt, die Stelle der Anlage des Urmundes bezeichnen würde“.

Durch dieses „sollte, sollte“ werden wir indess meiner Meinung nach um nichts gefördert; und es erscheint um so überflüssiger, wenn bereits direkt für das Gegenteil sprechende Thatsachen vorliegen. Zugleich will ich erwähnen, dass auch die am Ende des Citates zur Begründung des Schlusses in Form einer festgestellten Thatsache gemachte Angabe, dass „derjenige Punkt des Pigmentrandes, welcher dem verschwindenden Keimbläschen am nächsten liegt, die Stelle der Anlage des Urmundes bezeichnen würde“, von O. Schultze durch nichts bewiesen ist, sondern nur, gleich vielen andern seiner Angaben über Thatsächliches, bloß einen ihm wahrscheinlichen Gedanken enthält; und aus meinen weiter unten zu zitierenden Beobachtungen über die Wirkung der beliebig wählbaren Lage der Befruchtungsstelle ist zu erschließen, dass sie unrichtig ist; in einigen Fällen habe ich das Gegenteil direkt beobachtet.

Seine diesmalige Vorsicht bei der Verwendung eines für den in der Materie nicht erfahrenen Leser scheinbar sehr triftigen Argumentes ist aber eine sehr angebrachte. Ich habe schon vor fünf Jahren dieses Lageverhältnis der ersten Furchung zur Fovea germinativa beachtet und mich dabei bald überzeugt, dass eine ursächliche Beziehung, welche den Meridian der Furchungsebene bestimmt, darinnen nicht besteht. Diese Fovea germinativa stellt bei *Rana esculenta* einen hellen runden Fleck von ziemlich beträchtlicher Größe, nämlich von ein Fünftel bis ein Drittel der Größe des Radius des ganzen Eies dar, und ist meist der Art gelagert, dass sie mit einem Punkte ihrer Fläche am obern „Pole“ d. h. in der Mitte der braunen Hemisphäre, also am obern Ende der „Eiaxe“ gelagert ist. Da die erste Furchung durch die Eiaxe geht, wird sie alsdann natürlich bei jeder Stellung in einem der unendlich vielen, durch diese Linie legbaren Meridiane immer diesen Fleck schneiden; die Lage dieses letztern ist also nicht imstande, einen Meridian zu bestimmen. Dies wäre bloß möglich, wenn die erste Furchung durch die Mitte dieses großen Fleckes ginge; man sieht aber ohne Mühe, dass dies nicht der Fall ist, sondern dass die erste Furchung diesen Fleck an beliebigen Stellen, selten in der Mitte, durchschneidet.

Wenn der Fleck stärker exzentrisch gelagert ist, dann wäre noch bessere Gelegenheit gegeben, durch ihn den ersten Furchungsmeridian zu bestimmen. O. Schultze hätte auf diese Fälle sein Augenmerk richten müssen. Er hätte dabei freilich die betrübende Wahrnehmung gemacht, dass nur relativ selten die erste Furchung dann

diesen Fleck durchschneidet und nur sehr selten einmal durch die Mitte desselben geht; und wenn nach Bildung der zweiten Furche (wie es bei *Rana esculenta* gewöhnlich der Fall ist) der Fleck noch sichtbar ist, so kann man von der Kreuzungsstelle beider Furchen aus leicht den Winkel bestimmen, den der erste Furchungsmeridian mit einem eventuellen Furchungsmeridian, der durch die Mitte der Fovea germinativa ginge, machen würde; derselbe beträgt häufig über 45° und selbst $80-90^{\circ}$ ist nicht selten. Es ist also klar, dass der Meridian der Furchungsebene **nicht** durch die Lage der Fovea germinativa bestimmt wird. Hätte sich bei diesen schon am Anfang meiner entwicklungsmechanischen Bestrebungen gemachten Beobachtungen das entgegengesetzte Resultat ergeben, so hätte ich natürlich nicht erst noch nach weitem, später zur Wirkung gelangenden Ursachen gesucht. Ich habe die vorstehenden Beobachtungen in diesem Frühjahr aufs neue mit gleichem Erfolge geprüft, sie seinerzeit aber nicht für mitteilenswert gehalten, da sie so wohlfeil zu machen sind, und da ich nicht vermutete, dass einmal Jemand die deutliche Sprache derselben in ihr Gegenteil verkehren würde.

Somit hat also das einzige thatsächliche Moment, welches O. Schultze für seine Ansicht anführt und bedingungsweise verwertet, bei genauerer Betrachtung grade zu dem entgegengesetzten Schlusse geführt.

O. Schultze hat in seiner Erwiderung nun auch Einwendungen gegen meine frühern Versuche erhoben, von denen ich, um nicht zu breit zu werden, nur die gegen mein bestes Argument gerichteten besprechen will.

Ich habe die direkte Ursache nachgewiesen, durch welche die Richtung der Medianebene bestimmt wird, wenn normal beschaffene Eier nicht in einer abnormen Lage erhalten werden, indem ich zeigte, dass bei lokalisierter Befruchtung des Eies von einem beliebig von mir gewählten Meridiane aus die erste Furche in diesem „Befruchtungsmeridian“ lag, und dass diejenige Seite des Eies, auf welcher der Samenkörper eingedrungen war, zur kaudalen Hälfte des Embryo wurde. Dies bestätigte sich bei je 8–10 von 12 Eiern einer Versuchsreihe. Die Einwendungen O. Schultze's sind nun folgende: Er sagt, die Eiaxe von *Rana fusca* stelle sich nicht, wie ich und meine Vorgänger angegeben haben, senkrecht, sondern unter einem Winkel von 45° schief ein; da ich nun die Eier senkrecht aufgesetzt und die ersten 30 Minuten in dieser Lage erhalten habe, so gelte das, was ich in meiner ersten Mitteilung bezüglich der *Rana esculenta* wegen deren normaler Schiefstellung als Befürchtung geäußert habe, auch für *Rana fusca*, nämlich dass der Versuch nicht mit Aussicht auf Erfolg ausführbar sei, da der Samenkörper daselbst in die durch die senkrechte, von der natürlichen abweichende Aufstellung entstehenden innern Strömungen gerate und dadurch aus seiner ursprüng-

lichen Richtung abgelenkt werden könne. Da es mir nun aber später, wie ich in meiner zweiten, ausführlichen, seiner eignen Angabe nach O. Schultze bekannten Arbeit mitteile¹⁾, gelungen ist, selbst bei *Rana esculenta* die Versuche mit demselben guten Erfolge auszuführen, so geht doch nicht daraus hervor, dass der Versuch nicht mit Erfolg ausführbar gewesen sei, sondern dass es möglich war, diese vermutete Fehlerquelle (durch reichlichen Zusatz von Wasser 30 Minuten nach der Besamung) noch rechtzeitig zu beseitigen. Das ist auch verständlich, denn um diese Zeit hat der Samenkörper eben erst die Eirinde durchbrochen und legt (NB. bei geeigneter kühler Temperatur) erst in den weitem $\frac{3}{4}$ Stunden den Hauptteil seiner intraovalen Bahn zurück, also zu einer Zeit, wo das Ei bereits in seiner Hülle sich drehen kann.

Dass indess meine obige Befürchtung über die Fehlerquelle an sich nicht ganz ungerechtfertigt war, zeigt sich bei unabsichtlichen Variationen des Versuches. Wenn nämlich, wie es im Anfang des Versuches, ehe das Ei festgeklebt ist, sehr leicht geschehen kann, bei irgend einer Manipulation das Ei erheblich schief gestellt worden ist und nun 30 Minuten in dieser Lage bleibt, um erst danach aus ihr befreit zu werden, so geht die erste Furche nicht durch den Befruchtungsmeridian. Diese Fälle bilden, wie ich mich bald überzeugt, da ich die Eier oft von unten besichtigte und ihre jeweilige Stellung abzeichnete, eben die Ausnahmen. An ihnen machte ich aber eine andere wichtige Entdeckung, nämlich, dass bei diesen Eiern nicht, wie es normal der Fall ist, die Stelle der ersten Urmundsanlage in der Medianebene gelegen ist, worüber ich anderwärts ausführlicher berichten werde.

Ist also O. Schultze's sonderbare Einwendung, dass, weil ich früher eine Fehlerquelle vermutete, die ich später mit sehr günstigen Erfolge überwunden habe, meine Versuche nicht mit Erfolg ausführbar gewesen seien, ohne jede Bedeutung: so muss ich des weitem auch seine Prämisse, auf welche er diese Einwendung bezüglich *Rana fusca* stützt, als durchaus unrichtig bezeichnen.

Die Eier von *Rana fusca* stellen sich nämlich entgegen O. Schultze's wiederholt und bestimmtest ausgesprochener Behauptung, mit der Eiaxe senkrecht ein. Das haben Born und ich in Uebereinstimmung mit den frühern Autoren an Hunderten von Fröschen und Tausenden von Eiern als Norm beobachtet, kleine Abweichungen von 5 bis höchstens 10°, wie sie häufig vorkommen und bei der oft mangelnden Rundung der weißen Hemisphäre und ihrer unscharfen Abgrenzung gegen die braune Hemisphäre nicht genau zu beurteilen sind, nicht gerechnet. O. Schultze behauptet dagegen

1) Beitrag 4 zur Entwicklungsmechanik des Embryo etc.

eine typische Schiefstellung von 45° als Norm¹⁾). Unsere Beobachtungen bezogen sich, wie in unsern Arbeiten angegeben ist, auf Eier aus der Schweiz, Heidelberg, Königsberg und Breslau. Ich war daher erstaunt, dass O. Schultze diese Angaben einfach negierte und hätte gern gewusst, aus welchen Weltteilen er sein Material bezogen und mit was für Summen von Fröschen er gearbeitet hat. Da er darüber keine Angaben gemacht hat, so nahm ich an, er habe unter anderem mit dem Materiale seines Aufenthaltsortes gearbeitet. Herr Kollege Stöhr schickte mir auf meine Bitte um 30 Paar brünstiger *Rana fusca* bereitwilligst Material, aber leider bloß 11 Paar, da Würzburg nicht so tümpelreich sei, als Breslau. Eines der Weibchen kam tot an. Von den übrigen 10 Weibchen verwendete ich sämtliche Eier, um die Einstellung derselben im befruchteten und unbefruchteten Zustande zu prüfen, und ich erwartete nun, nach O. Schultze's determinierter Angabe wenigstens bei diesen Würzburger Fröschen die Schiefstellung von 45° nach der Befruchtung als Norm zu beobachten.

Diese Hoffnung wurde aber durchaus getäuscht; die Einstellung geschah genau, wie bei allen andern von mir beobachteten Eiern von *R. fusca*, und die anwesenden Kollegen Born, Platner, C. Weigert, Biondi überzeugten sich leicht gleichfalls von dieser Thatsache. Die Beobachtung dieses Verhaltens ist ja so leicht, dass bei genügendem Wasserzusatz und ebenem Boden des Glases Fehlerquellen überhaupt nicht vorhanden sind. Man hebt die Glasschale wagrecht über den Kopf und beseht sich die Eier von unten; der Bequemlichkeit halber setzte ich sie auch auf eine in geeigneter Höhe wagrecht befestigte Glasplatte, um sie danach von unten zu beobachten.

Nachdem ich so die Irrtümlichkeit der Angabe O. Schultze's auch für Frösche aus derselben Gegend, aus welcher er voraussichtlich sein Material entnommen hat, erkannt hatte²⁾, suchte ich nach

1) Zu dieser Angabe macht O. Schultze eine Anmerkung, in welcher er angeblich meine Aussprüche über diesen Punkt zusammenstellt und durch die zweite Angabe „Schiefstellung sehr häufig“ im Gegensatz zu den andern „meist annähernd senkrecht“ u. dergl. den Eindruck hervorbringt, als hätte ich mir selber direkt widersprochen. Dieser Effekt wird dadurch erreicht, dass der Autor unterlassen hat, beizufügen, dass dieser zweite Anspruch, der übrigens lautet „Abweichungen“ (scil. von der Senkrechten) „sehr häufig“ sich auf die vorangegangene Bemerkung: Eiaxe nicht immer vollkommen senkrecht, also auf kleine Abweichungen bezieht. Dies hätte O. Schultze um so weniger übersehen sollen, als ich unmittelbar darauf erwähne, dass ich an den Eiern eines Frosches größere Abweichungen von $20-30^\circ$ beobachtet habe. Da indess O. Schultze meine Aussprüche auch noch mit dem Datum versehen hat, wonach es scheint, als hätte ich mir innerhalb 14 Tagen so grell widersprochen, so wird leider die Vermutung rege, dass O. Schultze diesen Schein zu erwecken beabsichtigt habe.

2) Ebenso unrichtig erwies sich die weitere Angabe O. Schultze's, dass die unbefruchteten Eier dieselbe angebliche Schiefstellung von 45° darbieten.

einer Erklärung seiner abweichenden Angabe, was eigentlich ihm zugekommen wäre. Ich kann mir nur eine Erklärung davon machen, nämlich die, dass O. Schultze niemals die wirkliche Einstellung der weißen Hemisphäre beobachtet hat, sondern dass er die Eier frühestens immer erst kurze Zeit vor der Furchung beichtigt hat; so dass er die Eier erst zu Gesichte bekam, nachdem auf der der Befruchtungsseite gegenüberliegenden Seite der schwarzen Hemisphäre die Pigmentwanderung vor sich gegangen war, welche daselbst eine Aufhellung in Form eines halbmondförmigen hellgrauen Saumes hervorbringt. Da dieser helle Saum unmittelbar an die senkrecht nach unten gerichtete, weiße Hemisphäre anstößt, so wird jemand, der die Eier vorher nicht gesehen hat, ihn leicht mit zu dieser rechnen und annehmen, das Ei habe sich entsprechend gedreht, während jedoch die Eiaxe dabei senkrecht stehen geblieben ist, wie man bei genauem Zusehen leicht daran erkennen kann, dass eben die wirkliche weiße Hemisphäre noch rein nach unten gewendet ist. Wer die Eier vorher gesehen hat, dem würde es auch nicht haben entgehen können, dass die weiße Hemisphäre, wenn man diesen veränderten Teil der schwarzen mit dazu rechnet, oft auf das Doppelte und darüber hinaus vergrößert worden wäre; und ich muss hinzufügen: so prägnant und scharf begrenzt habe ich dies Phänomen überhaupt noch nie gesehen gehabt, als grade bei den Eiern der Würzburger Frösche.

Bei den an Pigment ärmern Eiern von *Rana esculenta* sind diese Verhältnisse viel schwerer, sogar sehr schwer zu beurteilen; doch ist es mir in diesem Jahre gegen Ende der Laichperiode, wo das Pigment viel beweglicher wird, indem die Samenflecke sehr groß und deutlich werden und sogar typische konzentrische Liniensysteme nicht selten auftreten, gelungen, an mehreren Eiern auch den erwähnten der *Rana fusca* entsprechende Pigmentwanderungen sicher zu beobachten. Ich vermag danach jedoch nicht zu sagen, ob die typische hochgradige Schiefstellung der Hemisphären, welche sich, wie ich gezeigt habe, nach der Befruchtung ausbildet und die braune Hemisphäre stets nach der Befruchtungsseite senkt, bloß eine scheinbare ist und durch solche Pigmentwanderung, nicht aber durch Drehung und Schiefstellung der Eiaxe bedingt ist.

So ist denn der erwähnte Einwand O. Schultze's nach jeder Richtung hin als irrthümlich erkannt worden.

Ich habe ferner durch die lokalisierte Befruchtung gezeigt, dass „das Ei der *Rana fusca* und *R. esculenta* von jedem beliebigen Meridian befruchtet werden kann“. Beitrag 4 S. 163. Ich habe absichtlich nicht mehr gesagt, denn es ist ja möglich, dass jedes Ei vielleicht eine Stelle hat, wo die Eirinde etwas weniger fest und so etwas leichter durchdringlich für den Samenkörper ist, so dass bei gewöhnlicher Befruchtung von allen gleichzeitig an der Eioberfläche ange-

kommenen Samenkörpern der an dieser Stelle befindliche zuerst eindringt und die Befruchtung bewirkt. Das hierin aber ein typisches Verhalten nicht vorliegt, bekundet sich wohl darin, dass auch bei Eiern, welche mit viel Samenflüssigkeit umgeben sind, auf den Schnitten die Samenkörper in sehr verschiedener Höhe, in sehr verschiedenem Abstände vom Eiiäquator eingedrungen sich zeigen. Danach hat schon das Vorhandensein „einer für normale Verhältnisse präformierten Sameneintrittsstelle, die in freier Natur stets gewählt werden würde“, wenig Wahrscheinlichkeit für sich; denn dann würde sie wohl eine typische Lagerung haben und auch durch eine typische Gestaltung dieser Stelle wie bei andern Eiern ausgezeichnet sein, wovon indess gleichfalls am Froschei nichts auffindbar ist. Wenn aber auch eine Prädilektionsstelle der Befruchtung vorhanden wäre, so würde das nach meinem Befunde, dass das Ei von jedem Meridian aus zu normaler Entwicklung befruchtet werden kann, nur von ganz untergeordneter Bedeutung sein. Und das Gleiche gilt natürlich von der Bestimmung der Medianebene des Embryo durch die Kopulationsrichtung. Da die Medianebene des Embryo selbst bei von uns frei gewähltem Befruchtungsmeridian durch diesen bestimmt wird, so wird dies um so wahrscheinlicher für die normalen Verhältnisse.

Zudem habe ich diese Thatsache auch als für die normalen Verhältnisse gültig bewiesen, indem ich mit viel Samenflüssigkeit befruchtete und mit überschüssigem Wasser versetzte Eier nach dem Auftreten der ersten Furche tötete und parallel derselben schnitt; wonach sich die Sameneintrittsstelle wie der Samenschweif in der Furchungsebene gelegen fand. l. c. S. 164.

Wir gehen nun zu einem weitern Divergenzpunkte über.

O. Schultze sagt: „Je mehr wir nach dem höchsten Punkte des Eies gehen, umso mehr nimmt die Größe der Dotterelemente ab und zwar so, dass bei normaler Einstellung in jeder Horizontalebene die Dotterkerne gleich groß sind (man vergleiche den Holzschnitt)“. Diese Angabe ist, soweit sie etwas neues enthält, wieder durchaus unrichtig. Bekannt ist, dass im Allgemeinen die Größe der Dotterkörner von unten nach oben abnimmt, aber dass deshalb in jeder Horizontalebene die Dotterkörner gleich groß wären, das hat sich O. Schultze wiederum bloß gedacht, denn es liegen Körper verschiedener Größe nebeneinander und größere über kleineren; ganz abgesehen von dem zentralen braunen Dotter, der zwar oft fast nicht pigmentiert, immer aber ziemlich feinkörnig ist, während wagrecht neben ihm ringsum große Dotterkörner gelagert sind. O. Schultze hat also, nach seinem Ausspruch und seiner Zeichnung zu schließen, dieses leicht wahrzunehmende, letzthin noch von Born und mir erwähnte und abgebildete typische Strukturverhältnis bei seinem „eindringenden Studium“ nicht gesehen, sondern statt dessen

haben sich ihm die Körner auf jeder wagrechten Fläche gleich groß dargeboten. Diese Präparate sollte er doch einmal dem Anatomenkongress vorlegen.

Der Autor verweist ferner auf seine Abbildung. Dieselbe stellt die Dotterkörner in lauter horizontale Schichten geordnet dar. Nachdem ich den Autor darauf aufmerksam gemacht habe, dass auch davon in der Natur keine Andeutung vorhanden ist, bemerkt derselbe: „es ist leicht zu erkennen, dass die im Holzschnitte beigegebene Abbildung rein schematisch gehalten ist“, und weist die Zurückführung seiner beiden unrichtigen Angaben auf ein Artefakt entrüstet als zu „unwissenschaftlich“ zurück. Ich dachte, er hätte vielleicht beim Schneiden entstandene Brüche für den Ausdruck einer Schichtung genommen; zufällig sah ich aber, dass man ein seiner Abbildung entsprechendes Bild von parallelen alternierenden Reihen großer und kleiner Körnchen erhält, wenn das Messer feine Sägezähne hat, wie es ja gelegentlich vorkommt. Die Zähne reißen dann in ihrer Bahn die großen Dotterkörner aus.

Ebenso ist es nicht thatsächlich gestützt, dass O. Schultze an der ihm „wahrscheinlichen Thatsache“ festhalten will, dass „der höchste Punkt des Pigmentrandes einer größeren Protoplasmamenge entspricht als die in der Horizontalebene gegenüberliegende Stelle des Eies“, woraus er dann eine ganze Reihe von theoretischen Betrachtungen ableitet.

Ebenso hat ihn sein naturwissenschaftlicher Genius, wie meine obigen Mitteilungen ergeben, entschieden irreführt, indem er ihm die weitere „Vermutung naheliegend“ erscheinen ließ, „dass die besprochene Verteilung der Eisubstanzen, wenn dieselbe, wie es allen Anschein hat, wirklich zutrifft, schon im Ei des Eierstockes der Mutter vorhanden sei“. Diese Vermutung führte O. Schultze nun zu der dritten Vermutung, dass das Keimbläschen, welches er, manchmal exzentrisch gelagert gefunden hatte, grade an dieser bestimmten Stelle seine Lagerung habe. Darauf baute er dann die vierte Vermutung, dass dadurch die Lage der ersten Furchungsebene gegeben sei, wovon ihm bereits „die Wahrscheinlichkeit sehr nahe zu liegen scheint“. Und auf dieses Kartenhaus von Vermutungen setzt er dann in der Form eines soliden Schlusssteins die schlicht als Thatsache ausgesprochene, aber von ihm durch kein Argument gestützte, unrichtige Angabe, dass „derjenige Punkt des Pigmentrandes, welcher dem verschwindenden Keimbläschen am nächsten liegt, die Stelle der Anlage des Urmundes bezeichnen würde“.

Ein weiterer Divergenzpunkt betrifft die **Lage der Rückenseite des Embryo zur obern Hemisphäre des Eies.**

O. Schultze tritt für die ältere Auffassung ein, nach welcher die Rückenfläche des Embryo auf der obern, von vorn herein braunen oder schwarzen Hemisphäre des Eies angelegt wird, während Pflüger

und ich der Ansicht sind, dass im Gegensatze dazu das Medullarrohr auf der untern, ursprünglich weißen Hemisphäre gebildet wird. Pflüger beobachtete dies direkt an zwanglos aufgestellten Eiern von der Feuerkröte (*Bombinator igneus*) unter der Annahme, dass der Rand der braunen Hemisphäre bei dieser Gattung während der Gastrulation immer dieselbe, dem Eiäquator entsprechende Lage am Eie habe. O. Schnitze wendet dagegen ein, dass letztere Annahme nicht richtig und deshalb auch der Schluss Pflüger's hinfällig sei, dass vielmehr eine von Pflüger übersehene Drehung des Eies stattgefunden habe.

Ich habe nun die Pflüger'sche Angabe schon vor Jahren in mehreren Laichperioden an Froscheiern geprüft, und da bei diesen Tieren bald nach der Urmundsanlage erhebliche Herabwanderung pigmentierten Materiales auf die weiße Hemisphäre stattfindet, und somit eine genaue Wiedererkennung identischer Punkte der Eioberfläche nach längerer Zeit, von einem halben oder ganzen Tag, unmöglich ist, so änderte ich die Versuchsanordnung in geeigneter Weise ab. Ich setzte die Froscheier (von *Rana fusca* und *R. esculenta*) in normaler Weise, d. h. mit der Mitte der weißen Hemisphäre gegen den ebenen Boden der Glasschale auf, befruchtete sie mit so wenig Samenflüssigkeit, dass die Eier durch ungenügende Quellung ihrer Gallerthülle der Möglichkeit beraubt waren, sich innerhalb dieser Hülle zu drehen. Wahrscheinlich nimmt die Gallerthülle bei dem Mangel äußerer Flüssigkeit das während der Befruchtung vom Ei ausgeschiedene Perivitellin auf und presst daher, wie im unbefruchteten Zustande, die Oberfläche des Eies, so dass es sich nicht in derselben drehen kann. Die Gallerthülle ist ihrerseits bei diesem Versuche fest mit dem Boden der Glasschale verklebt; und man kann sich nach Ablauf der ersten 5 Furchungen, ohne den Versuch zu stören, durch Umdrehen oder sonstige Stellungsänderung der Schale jederzeit überzeugen, dass das Ei auch im Laufe von einigen Stunden seine Stellung zu dem Boden des Gefäßes nicht zu verändern vermag, dass es also an jeder Drehung innerhalb der Hülle verhindert ist.

An diesen Eiern kann man dann, je nach der Temperatur des Raumes, nach ein bis zwei Tagen, beobachten, dass der Urmund, wie auch sonst, dicht unterhalb des Eiäquators angelegt wird, indem ein zuerst ganz schmaler, dann breiterer, hyperbolisch gestalteter und weiterhin bufenförmiger, schwarzer Saum entsteht; ferner, dass dieser schwarze Saum mehr und mehr nach unten auf die weiße Hemisphäre übergreift, dann durch Vereinigung der seitlichen Enden seiner Schenkel zu einem anfangs weiten schwarzen Ringe sich zusammenschließt, welcher mehr auf der der Anlagestelle des Urmundes entgegengesetzten Hälfte der Unterseite des Eies sich befindet und innerhalb dessen der noch nicht bedeckte Rest der weißen Hemisphäre

(der Dotterpfropf) sichtbar ist. Dieser Ring verengt sich mehr und mehr von der Seite der ersten Urmundsanlage her, so dass schließlich bloß ein kleines Loch übrig bleibt, welches der Stelle der ersten Urmundsanlage fast entgegengesetzt situiert ist. Das von Pflüger gebrauchte und von andern Autoren, auch von O. Schultze zitierte Bild¹⁾, dass der Urmund durch die weiße Unterseite des Eies wie ein Schiff durch das Wasser geht, ist daher kein glückliches und hat wohl mit Veranlassung zu einer missverständlichen Auffassung gegeben.

In dieser so gebildeten, an ihrer Außenfläche schwarzen „Dorsalplatte“, welche gegen den Boden des Gefäßes gewendet ist und auf dem Durchchnitt sich zunächst nur als aus einer äußern und einer innern Schicht gebildet erweist, entstehen dann die beiden Medullarwülste in ihrer ganzen Länge und sind stets so orientiert, dass der quere Gehirnwulst etwa der Stelle der ersten Anlage des Urmundsaumes entspricht, während das hintere Ende der Medullarwülste neben der Stelle des letzten Restes des Urmundes gelegen ist.

Ich schloss aus diesem Befund, dass das Material des Medullarrohres, sowie überhaupt der dorsalen Hälfte des Embryo über die weiße Unterseite des Eies von oben herabgeschoben wird und dass dabei der Urmund (die spaltförmige Oeffnung!) in cephalokaudaler Richtung verlagert und von den beiden Seiten her verengt wird.

Bei dieser Versuchsanordnung, verbunden mit sorgfältiger, oft wiederholter, auch nächtlicher Beobachtung ist eine Täuschung nicht möglich; und durch zu starke Quellung der Gallerthülle bedingte Drehungen des ganzen Eies können dem aufmerksamen und mit dem Zyklus der Erscheinungen schon vertrauten Beobachter nicht entgehen. Vielleicht aber kann es der Ueberlegung bedürfen, zu verstehen, warum das Ei in seiner Hülle nicht drehbar ist, gleichwohl aber die geschilderten Materialumlagerungen an seiner Oberfläche vollziehen kann. Die Erklärung ist indess nicht schwer. Bei einer Drehung des Eies müssen alle Punkte der Oberfläche des Eies, mit Ausnahme der beiden Axenpunkte der Drehung, sich zugleich und in der gleichen Richtung gegen die anliegende Innenfläche der Gallerthülle verschieben; und dazu sind eben, wie die Probe zeigt, bei genügender Verhinderung der Quellung die Widerstände zu groß. Bei dem Herabwachsen des Materials der Dorsalplatte dagegen findet immer bloß an einem Teil der Oberfläche Materialverschiebung statt, indem zugleich die im Wege liegenden Dotterzellen (aktiv oder passiv?) den Platz räumen, um nach oben zu treten und die Furchungshöhle entsprechend zu verengen.

1) E. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. II. Abhandlung. Archiv für Physiologie, 1883, Bd. 32, S. 39.

Hat man aber ein wenig zu viel Wasser zugesetzt, so sieht man während der zweiten Hälfte der Gastrulation das Ei sich mit dem Urmund nach der Seite der ersten Urmundsanlage drehen und so den bereits gebildeten Teil der Dorsalplatte des Embryo successive nach oben gebracht werden. Es ist also im Eie eine Tendenz zu einer Drehung vorhanden, aber nicht der Art, dass es sich mit der Oberseite nach unten dreht, wie O. Schultze zur Entwertung des Pflüger'schen Versuches annimmt, sondern im Gegenteil zu einer Drehung, welche die unten angelegten Teile nach oben wendet und so die umgekehrte Täuschung hervorbringt: diejenige Täuschung, auf der die Angaben sämtlicher früheren Autoren beruhen. Diese Drehung hat schon Pflüger bei *Bombinator igneus* beobachtet; doch scheint sie nach seinen Angaben hier erst nach dem Ende der Gastrulation vor sich zu gehen.

Ich habe mich mit dieser Art der Beweisführung nicht begnügt, sondern habe in diesem Jahre noch durch Anstechversuche die Richtigkeit meiner Folgerungen aus dem Versuche mit Zwangslage dargethan.

Stach ich die Morula oder Blastula in der Mitte der obern, schwarzen Hemisphäre an, so entstand nicht, entsprechend der Auffassung der ältern Autoren und O. Schultze's, die Narbe oder der Defekt in der Mitte des Medullarrohrs, sondern an entgegengesetzter Stelle, auf dem Bauche des Embryo. Verletzungen im Bereiche des Eiäquators bestätigten des weitern meine obigen Annahmen, wie ich auf dem Anatomenkongress zu Würzburg habe mitteilen lassen (s. den Bericht im anatomischen Anzeiger).

Die oben geschilderte Thatsache, dass der Urmund von seiner Anlagestelle aus über die ganze Unterseite des Eies wandert und die dabei stattfindenden Formänderungen desselben sind nach dem Resultate der Anstechversuche so aufzufassen, dass nach der ersten Anlage des Urmundes die beiden Seitenschenkel seines Saumes von den Seiten her, zunächst neben der Anlagestelle bis zur Berührung und sofortigen Verschmelzung einander entgegen wachsen; und es ist zu schließen, dass dies auch weiterhin in cephalokaudaler Richtung vor sich geht; abgesehen von einer spätern selbständigen, aber nicht sehr ausgedehnten Verschmelzung beider Seitenlippen am hintern Ende.

Wir haben nun noch die Beweisführung, welche O. Schultze für die Richtigkeit seiner Auffassung beibringt, zu prüfen. Derselbe erwähnt schon gelegentlich anderer Punkte im Verlaufe seiner Arbeit wiederholt, er werde weiter unten die Richtigkeit seiner Auffassung beweisen. Schließlich sagt er nun auch, nimmehr „komme ich zu dem bei *Rana fusca* zu erbringenden Nachweis, dass das gesamte Zentralnervensystem aus der dunklen Hemisphäre hervorgeht“ und gelangt nach demselben zu dem Schluss: „Die Eiaxe entspricht

also in ihrer Richtung vom dunklen zum hellen Pol der dorsoventralen Axe des Embryos“. Wir dürfen also nicht zweifeln, dass er das, was er dazwischen erwähnt hat, für den „Nachweis“ seiner Auffassung ansieht.

S. handelt nur von zwanglos aufgestellten Eiern und sagt: „Die von dem dunklen Eiabschnitt ausgehende, in allen Meridianen nach unten erfolgende Zellverschiebung findet etwas unterhalb der zur Zeit der Entstehung des Urmundes höchst gelegenen Stelle der hellen Hemisphäre, d. i. dicht unter dem Aequator zuerst Widerstand (Born), 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. 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 angelangt sind. Nunmehr tritt zugleich mit der Erweiterung des Urdarms 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 rückläufiger Drehung unter dem Einfluss der Schwere sich bewegt.“

Bei diesem angeblichen „Nachweis“ ist nun zu fragen: Woher weiß O. Schultze, dass die Zellen an der Stelle der ersten Urmundanlage einen derartigen Widerstand finden (dem Born hat diese Ansicht bloß als Vermutung geäußert und einen Beweis nicht erbracht), dass zufolge dessen sich hier die Wachstumsrichtung in eine nach innen gerichtete umändert? Meint er, dass dieses Wachstum nach innen keine Widerstände zu überwinden habe? Woher weiß er, dass der Urmund bloß deshalb sich senkt, weil die Dotterzellen nach oben treten und dass diese Senkung durch eine Drehung des Eies bedingt ist? Woher weiß S., dass nicht entsprechend meiner Annahme der Vorgang eher der umgekehrte ist, dass im Gegenteil eine Tendenz zur Aufwärtsdrehung auf dieser Seite vorhanden ist, weil die protoplasmatischen, also spezifisch leichteren Zellen zuerst auf dieser Seite (am ruhend gedachten Ei) herabwachsen (statt durch Drehung des ganzen Eies nach unten zu kommen), dass aber dieser Drehungstendenz durch die eine Strecke weit in die Höhe wandernden, spezifisch schwereren Dotterzellen anfangs mehr oder weniger vollkommen das Gleichgewicht gehalten

wird? Woher weiß S., dass die spätere direkt nachgewiesene, seiner angeblich vorausgegangenen, aber nicht tatsächlich festgestellten, entgegengesetzt gerichtete Drehung durch ein Herabsinken dieser vordern Dotterzellen, und nicht, wie nach Pflüger's und meinen Thatsachen zu schließen ist, durch (aktive oder passive?) Aufwärts-Verlagerung der hintern größeren Dotterzellmasse bei der Ausweitung der Urdarmhöhle bedingt ist? Woher weiß O. Schultze ferner dasjenige, was die Grundlage seiner Anschauung bildet, dass der untere Saum des Urmundes immer dieselbe Lage zur Hauptmasse des Eies einnimmt, und dass nicht im Gegenteil, wie Pflüger angenommen hat und ich oben dargethan habe, der Urmund sich stetig gegen die Hauptmasse des Eies verschiebt? Alle diese Alternativen müsste O. Schultze durch beweisende Beobachtungen oder durch zwingende Schlüsse aus solchen in seinem Sinn zur Entscheidung gebracht haben. Aber er hat dies in keinem Falle auch nur versucht.

Was O. Schultze anführt, ist somit überhaupt kein Beweismaterial für seine Auffassung, sondern er äußert bloß diese seine subjektive Auffassung, welche der Gegenstand der Kontroverse ist, einfach in Form von Behauptungen¹⁾.

Er hätte die drei Beobachtungen: dass beim zwanglos aufgesetzten Froschei der Urmund sich zunächst um 80° senkt, dann um 90° sich in rückläufiger Bewegung wieder hebt, und dass beim Beginne der Gastrulation eine relativ kleine Gruppe von Dotterzellen auf der Seite der Urmundsanlage sich über das Niveau des Bodens der Furchungshöhle erhebt (Stricker), voranstellen und darnach unbefangen prüfen müssen, zu welcher Auffassung sie zwingen; dabei würde es ihm wohl nicht haben entgehen können, dass seine Deutung nicht die einzig mögliche ist, sondern dass die soeben von mir kurz angedeutete, meist entgegengesetzte Auffassung ebenfalls

1) Nachträgliche Anm. Dieselbe Art der Argumentation verwendet O. Schultze aufs neue in seiner jüngst erschienenen Habilitationsschrift (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47, S. 11). S. nimmt wieder ohne jeden Beweis den Kernpunkt der Differenz nach seiner Auffassung an und folgert dann daraus die Richtigkeit seiner Auffassung. Er nimmt einfach an, dass die Stelle der ersten Urmundsanlage der künftigen Schwanzgegend (statt, wie ich inzwischen durch Anstechversuche noch direkt gezeigt habe, dem Kopfe) entspreche und deduziert aufgrund dessen aus dem Befunde, dass Zellen, welche ursprünglich an ersterer Stelle lagern später am Kopfabschnitt sich vorfinden, dass sie von der Schwanzgegend dahin gekommen seien, woraus er dann weiterhin ableitet, dass eine Einstülpung stattgefunden habe. Dagegen ist die erwähnte Thatsache, wie auch die weitere, mir bereits bekannt gewesene, dass die Zellen des Chordaentoblast (übrigens nur gelegentlich) gleich den Zellen des Ektoblast Pigment enthalten, nach meiner Auffassung der Sachlage unmittelbar verständlich, ist also keineswegs gegen meine Auffassung zu verwerten. (Siehe Beitr. V z. Entwicklungsmechanik. Virchow's Arch. Bd. 113.)

möglich ist. Letztere hat aber den Vorzug, dass sie alle Thatsachen, auch die von Pflüger und mir angegebenen erklärt, während die seinige diese Thatsachen negiert.

Ich halte durch meine Anstechversuche die Frage überhaupt für erledigt und will daher an dieser Stelle nicht weiter darauf eingehen, umsoweniger, als ich meine Auffassung bei der ausführlichen Darstellung jener Versuche im Zusammenhang werde darzulegen haben.

Ich will daher nur noch erwähnen, dass auch die Angabe O. Schultze's, dass nach der von mir vertretenen Auffassung das Froschei in der Lagerungsbeziehung der dorsiventralen Axe des Embryo zum Eie eine Ausnahme von allen telolecithalen Wirbeltiereiern mache, eine irrthümliche ist. Im Gegenteil schließt sich durch meine Auffassung das Froschei in dieser Hinsicht nunmehr kontinuierlich an die von His und Rauber ermittelten Verhältnisse von Fischen an.

Breslau, Juni 1888.

Aus den Verhandlungen gelehrter Gesellschaften.

K. k. zoolog.-botan. Gesellschaft zu Wien.

Herr Prof. Dr. C. Grobhen hielt einen kurzen Vortrag „über den Entwicklungszyklus von *Phylloxera vastatrix*“. Die aus dem befruchteten Ei (sog. Winterei) hervorgehende junge Reblaus verlässt bereits im Herbste das Ei und überwintert, ohne sich weiter zu entwickeln, unter der Erde bis zum Frühjahr. Sie wächst zu dieser Zeit bis zur Wurzelform aus und pflanzt sich parthenogenetisch fort. Es folgen nun zahlreiche sich in gleicher Weise fortpflanzende Wurzelgenerationen, bis zu Anfang des Herbstes geflügelte Formen entstehen, welche die Wurzeln verlassen und an der Unterseite der Weinblätter größere und kleinere Eier in nur sehr geringer Anzahl ablegen. Aus den erstern gehen die Weibchen, aus letztern die Männchen der zweigeschlechtlichen Generation hervor, die sich durch Mangel des Darmes und der Mundhöhle auszeichnet und gleich der Wurzelform ungeflügelt ist. Das Weibchen legt ein einziges befruchtetes Ei an der Rinde der oberirdischen Teile des Weinstockes ab. Die Gallen bewohnende und bildende, sich gleichfalls parthenogenetisch fortpflanzende Generation ist kein notwendiges Glied im Cyklus, sondern fällt sogar an den europäischen Reben in der Regel aus, während dieselbe an amerikanischen Reben sich umgekehrt in den meisten Fällen findet, die Wurzelformen dagegen wenigstens in Amerika unbekannt waren. Eine weitere Unregelmäßigkeit im jährlichen Cyklus ist die, dass unter gewissen Bedingungen die geflügelte Generation und die von dieser abstammenden Geschlechtstiere ausfallen können; in diesem Falle erfolgt durch mehrere Jahre die Fortpflanzung ausschließlich durch die parthenogenesierende Wurzelgeneration. Indess trifft das letztere, wie es scheint, regelmäßig für einen Teil der Wurzelgenerationen auch in Fällen zu, wo aus dem andern Teile der Kolonie geflügelte Formen hervorgehen. Endlich scheint es nicht ausgeschlossen, dass das befruchtete Ei den Winter überdauert und erst im Frühjahr das Junge zum Auskriechen kommt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1888-1889

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Roux Wilhelm

Artikel/Article: [Zur Frage der Axenbestimmung des Embryo im Froschei.
399-413](#)