

## V.

# Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo

von Dr. W. Roux, a. o. Professor.

Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte.

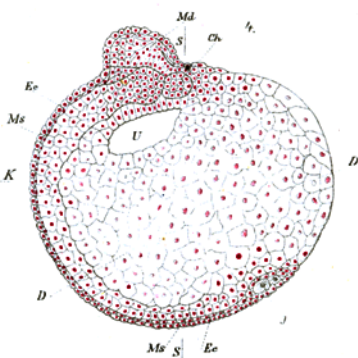
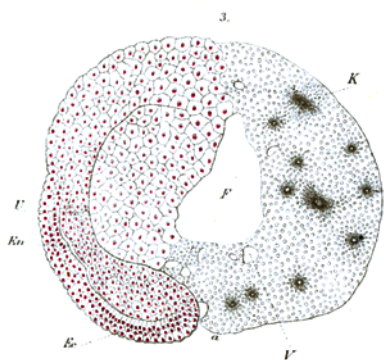
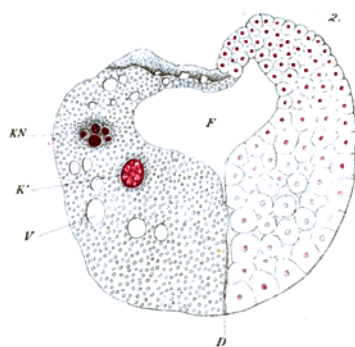
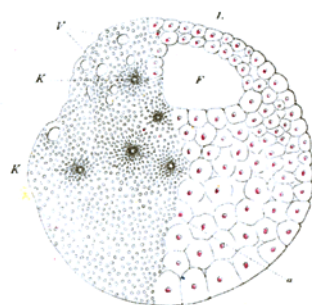
(Hierzu Taf. II – III.)

(Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.)

Die nachstehend mitzutheilenden Untersuchungen schliessen sich innig an vier meiner bisherigen entwicklungsmechanischen Arbeiten an und setzen daher zum vollen Verständniss die Kenntniss wenigstens der Resultate dieser voraus. Da ich nun die Erfahrung gemacht habe, dass meine bisherigen Arbeiten schon vielen speciellen Fachgenossen so gut wie unbekannt geblieben sind, so erscheint es angemessen, dieser, zum Theil für einen weiteren Leserkreis bestimmten Abhandlung, die bezüglichen Resultate kurz vor auszuschicken.

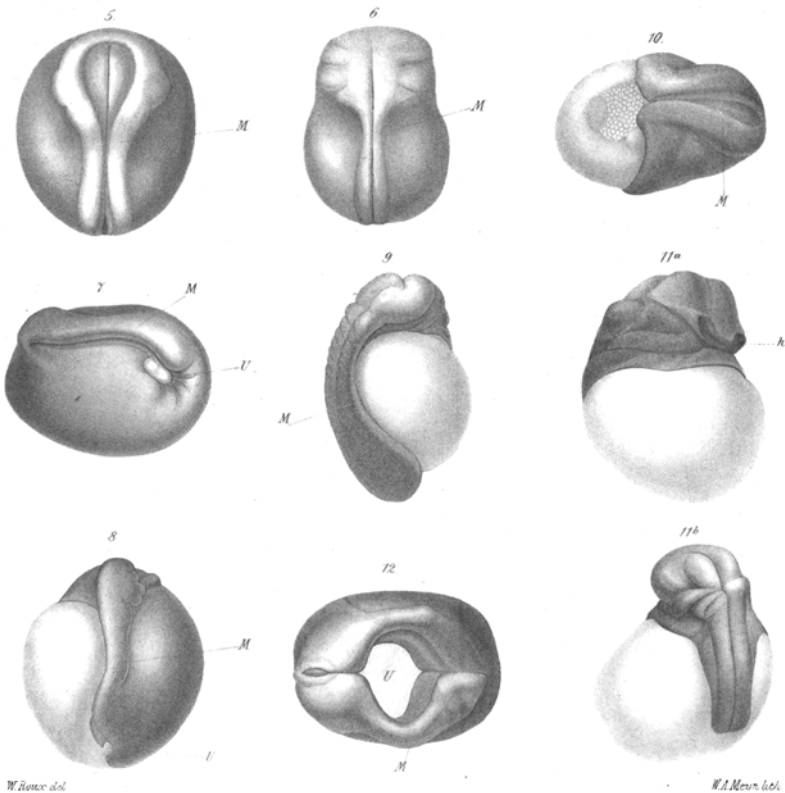
Die folgende Untersuchung stellt einen Beitrag zur Lösung der Frage der Selbstdifferenzirung dar<sup>1)</sup>, d. h. zur Ermittlung darüber, ob, eventuell wie weit das befruchtete Ei, im Ganzen und in einzelnen Theilen desselben, sich für sich selbständig zu entwickeln vermöge; oder ob im Gegentheil die normale Entwicklung nur unter direct gestaltenden Einwirkungen der Aussenwelt auf das befruchtete Ei, bzw. unter differenzirenden Wechselwirkungen der auf dem Wege der Zelltheilung (Furchung) von einander geschiedenen Eitheile auf einander sich zu vollziehen vermag.

<sup>1)</sup> Vgl. W. Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. No. I. Zeitschr. f. Biologie. 1885. Bd. XXI.



W. Bauer x. del.

W. A. Moyn. lith.



Für das Ei im Ganzen löste ich die Frage, indem ich Eier so langsam in einer senkrechten Ebene rotiren liess, dass die Centrifugalkraft nicht einstellend auf sie wirkte, und die Eier nur fortwährend ihre Richtung zur Schwerkraft, zum magnetischen Meridian, sowie zur Licht- und Wärmequelle änderten; es ergab sich, dass dadurch die normale Entwicklung weder aufgehoben, noch alterirt, oder auch nur verzögert wurde. Wir schliessen daraus, dass die typischen Formenbildungen des sich entwickelnden Eies und Embryos zu ihrer Entstehung entsprechend gestaltender Einwirkung dieser äusseren Agentien nicht bedürfen, dass also die formale Entwicklung des befruchteten Eies in diesem Sinne als „Selbstdifferenzirung“ betrachtet werden darf. Indess bleiben doch noch einige Möglichkeiten von äusseren gestaltenden Einwirkungen, wenn auch nur sehr allgemeinen Charakters, die durch diesen Versuch nicht geprüft sind; zum Beispiel die von His<sup>1)</sup> gemachte Hypothese, dass manche Zellen eine Neigung haben, gegen diejenige Richtung hinzuwandern, von welcher her der Sauerstoff eindringt, so dass sie deshalb die Oberfläche des Keimes vergrössern; und ebenso ist es denkbar, dass die oberflächlich liegenden Furchungskugeln der Blastula und Gastrula nur deshalb allmählich an ihrer nach aussen gewendeten Fläche sich mehr und mehr abplatteten, weil von aussen her Einwirkungen erfolgen, die ihre Umänderung zu fungirenden Epithelien veranlassen und damit ein mechanisches Bestreben zu möglichst dichtem Zusammenschliessen unter einander und zu möglichster Verkleinerung der nach aussen hingewendeten Fläche hervorrufen, im Gegensatz zu ihrem früheren Bestreben möglichster Rundung jeder einzelnen Zelle. Diese Denk-Möglichkeiten werden noch auf ihre Realität zu prüfen sein. Und ebenso ist nicht zu übersehen, dass die Einwirkung äusserer Agentien die unerlässliche Vorbedingung der Entwicklung sein kann, wenn schon ihnen keine direct gestaltende Wirkung zukommt. So geht z. B. ohne eine gewisse Zufuhr von Wärme und später auch von Sauerstoff eine Entwicklung überhaupt nicht vor sich. Aber daraus darf nicht gefolgert werden, dass diese Agentien etwa bestimmten, welcher Theil des Eies

<sup>1)</sup> W. His, Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo (Salmen). Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abth. 1878. S. 220.

die Urmundsanlage, oder die Medullarspalte, die Augen hervorbringe oder dass sie die Ursache für die spezifische Gestaltung der Theile seien, wenn schon bei abnormer Vergrößerung der Wärmezufuhr nach Panum, Dareste und L. Gerlach abnorme Bildungen resultiren.

So ist also die formale Entwicklung des befruchteten Eies, von einigen allgemeineren Gestaltungen abgesehen, als ohne äussere gestaltende Kräfte sich vollziehend erkannt, und wir haben daher die gestaltenden Kräfte in dem Ei selber zu suchen, was der weiteren Untersuchung eine sehr angenehme Abgrenzung giebt.

Nach dieser Einsicht schien es mir nöthig, zunächst zu ermitteln, ob zur Bildung der normalen Gestaltungen in dem Ei alle oder viele Theile desselben zusammenwirken müssen; oder ob im Gegentheil die durch die Furchung von einander gesonderten Theile des Eies unabhängig von einander sich zu entwickeln vermögen; eventuell welchen Antheil jedes dieser beiden Principien, das der differenzirenden Wechselwirkung der Theile auf einander und das der Selbstdifferenzirung der Theile, an der normalen Entwicklung nimmt.

Im Sinne einer gewissen Selbständigkeit der Entwicklung der einzelnen Furchungskugeln konnte schon, wenn auch nicht mit Sicherheit, die Thatsache verwendet werden, dass, wie von mir und kurz darauf von Pflüger für das Froschei gefunden worden war, die erste Theilungsebene des Eies bereits die Medianebene des künftigen Embryo darstellt, so dass sie das Material der rechten und linken Körperhälfte scheidet; eine Thatsache, die unabhängig davon von van Beneden und Julin<sup>1)</sup> für die Ascidien festgestellt wurde; und danach machte M. v. Kowalewski<sup>2)</sup> Beobachtungen, welche auf ein gleiches Verhalten bei einem Knochenfische (*Carassius auratus*) hindeuten. Zugleich fand ich, was weiter unten zu verwerthen sein wird, dass die zur Medianebene des künftigen Thieres rechtwinklig stehende,

<sup>1)</sup> Ed. van Beneden et Ch. Julin, La segmentation chez les Ascidien et ses rapports avec l'organisation de la larve. Arch. de Biologie. T. V. 1884.

<sup>2)</sup> Miecz. v. Kowalewski, Ueber die ersten Entwicklungsprozesse der Knochenfische. Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. 1886.

normaler Weise erst als zweite auftretende Furche leicht schon als erste gebildet werden kann; und später gelang es mir, diesen Anachronismus künstlich hervorzurufen.

Ferner war bereits den älteren Autoren bekannt, dass die obere, schwarze „Hemisphäre“ des Froscheies stets einer bestimmten Seite des Embryo entspricht, nach Angabe der Autoren der dorsalen Seite; nach Pflüger's und meinen Untersuchungen konnte jedoch diese Auffassung nicht mehr für richtig gelten; und neuerdings habe ich durch bestimmt localisirte Defecte am gefurchten Ei erwiesen, dass der mittlere Theil der schwarzen Hemisphäre des Froscheies, im Gegensatze zu der früheren Auffassung, das Material für die Oberfläche des Bauches des Embryo liefert<sup>1)</sup>.

Ausserdem fand ich, dass auf dem Stadium der ersten Theilung des Froscheies auch schon die Kopf- und Schwanzseite des Embryo bestimmt und bei *Rana esculenta*, dem grünen oder Wasserfrosch, an einer Schiefstellung der Eiaxe auch bereits erkennbar sind; ein Verhalten, welches für die Ascidien wiederum selbständig von van Beneden und Julin und später von M. v. Kowalewski (a. a. O.) für *Carassius* festgestellt wurde (ohne dass jedoch letzterer Autor Veranlassung genommen hätte, seine Vorgänger in der Beobachtung dieses fundamentalen Verhaltens an relativ nahestehenden Thierklassen zu nennen). Es ist zu erwähnen, dass bezügliche Beobachtungen sich bereits in dem 1854 veröffentlichten Nachlass von G. Newport verzeichnet finden, welche indess keine Beachtung gefunden hatten und erst nachträglich wieder aufgefunden worden sind. Weiterhin zeigte ich<sup>2)</sup>, dass die Entscheidung über die Lage der Kopf- und Schwanzseite des Embryo im Ei normaler Weise durch die Copulation des Samenkernes und des Eikernes getroffen wird, indem diejenige Hälfte des Eies, welche der männliche Kern bei der Copulation durchläuft, zur caudalen Hälfte des Embryo wird, während aus der entgegengesetzten Eihälfte die cephalische Hälfte des Embryo hervorgeht. Der directe Causalnexus war da-

<sup>1)</sup> Anatom. Anzeiger. 1888. No. 25. Ueber die Lagerung des Materiales des Medullarrohres im gefurchten Froschei.

<sup>2)</sup> Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. No. 4. Arch. für mikrosk. Anat. 1887. Bd. 29.

durch zu erkennen möglich, dass es mir gelang, jedes Ei von einem beliebig gewählten Meridian aus zu befruchten, und damit die caudale Seite des Embryo beliebig im Ei zu bestimmen; während bei anderen Thieren, wo zwar auch die Befruchtungsseite des Eies mit einer bestimmten Seite des Embryo zusammenfällt, wo aber das Samenthier an einer typischen Stelle in das Ei eindringt, ein solcher Schluss nicht mit Sicherheit gezogen, sondern höchstens in Form einer Vermuthung geäußert werden kann<sup>1)</sup>. So auch beim Hühnerei, wo ein solches Be-

<sup>1)</sup> Nach meinen bisherigen Untersuchungen sind normaler Weise folgende Gestaltungen in ihrer Lage durch die beliebig wählbare Lage der Befruchtungsstelle bedingt:

1) Der Samenkörper nimmt seine typische geknickte Bahn innerhalb der durch die Sameneintrittsstelle hindurchgehenden verticalen Meridianebene; innerhalb der Befruchtungsebene.

2) Die Copulation der beiden geschlechtlichen Kerne erfolgt innerhalb der Befruchtungsebene.

3) Auf derjenigen Seite des Eies, welche der Befruchtungsseite gegenüberliegt, hellt sich bei *Rana fusca* die dunkle Hemisphäre in Form eines, der weissen Hemisphäre anliegenden halbmondförmigen grauen Saumes auf. Dieser Saum ist symmetrisch zu dem Befruchtungsmeridian orientirt. Beim grünen Frosch verschiebt sich gleichfalls, wenn vielleicht auch auf etwas andere Weise, das Pigment der Art, dass auf der gleichen Seite das Weisse weiter heraufreicht.

4) Die erste Furchungsebene liegt in der Ebene des Befruchtungsmeridianes.

5) Die erste Anlage des Urmundes erfolgt im Befruchtungsmeridian, und zwar

6) auf der der Befruchtungsseite gegenüberliegenden Hälfte des Eies, ungefähr an der Grenze des nachträglich (siehe 3) aufgehellten Saumes und der dunklen Hemisphäre.

7) Die seitlichen Urmundslippen entwickeln sich symmetrisch zu diesem Meridian.

8) Die beiden Medullarwülste und der ganze spätere Embryo werden symmetrisch zum Befruchtungsmeridian angelegt, also die Ebene des Befruchtungsmeridianes wird zur Medianebene des Thieres.

9) Die Befruchtungsseite des Eies wird zur caudalen Seite des Thieres.

Um Einblick in die dieser vielfachen Coincidenz zu Grunde liegenden Causalzusammenhänge zu gewinnen, habe ich mich, und zwar mehrfach mit Erfolg, bemüht, künstliche Trennungen dieser Coincidenzen hervorzubringen; und ich werde nicht unterlassen, anderweit darüber zu berichten.

stimmtheit der Lage des Embryo zu den Axen des ganzen Eies schon lange bekannt war, wenn auch die sichere Beziehung der Medianebene zur ersten Furche und die genauere Beziehung dieser zur Copulationsrichtung noch fehlt. v. K lliker hatte schon vermuthet<sup>1)</sup>, dass der schneller sich furchende Theil der Keimscheibe des H hnereies zum sp teren hinteren Theil des Blastoderma sich gestaltet, in welchem die ersten Spuren des Embryo entstehen; und His<sup>2)</sup> hat des Weiteren gezeigt, dass in der Keimscheibe des gelegten H hnereies jeder Bezirk des  usseren Keimblattes einem bestimmten Theile des k nftigen Thieres entspricht. F r die Hervorbildung dieser Theile aber nimmt His, im Gegensatz zur eventuellen Selbstdifferenzirung der einzelnen Bezirke, mechanische Wechselwirkungen des Entstehungsbezirktes mit der n heren oder fernerer Nachbarschaft desselben an. F r zwei dieser Gebilde, f r das Medullarrohr und das Darmrohr konnte ich indess, durch Abtrennung ihrer Anlagen von deren seitlicher Umgebung, nachweisen<sup>3)</sup>, dass solche Wechselwirkungen nicht n thig sind; denn der Schluss derselben vollzog sich trotz dieser Isolirung der Anlage und zwar sogar abnorm rasch. Danach haben wir die gestaltenden Ursachen f r die Bildung dieser R hre in den das Rohr zusammensetzenden Theilen zu suchen; und die Nachbarschaft setzt der Bildung derselben eher einen, erst allm hlich zu  berwindenden Widerstand entgegen. Aus diesen Ergebnissen ist nat rlich nicht zu folgern, dass alle Organe ihre Form durch Selbstdifferenzirung des Complexes der sie zusammensetzenden Theile erlangen; vielmehr ist solches erst von Fall zu Fall zu ermitteln, und f r viele Formen, z. B. f r die der Gestalt der Leber, Lungen (His, Braune), Knochen (A. Fick), f r die Bahnen mancher Gef sse (G. Schwalbe) u. a. ist es ausser allem Zweifel, dass sie durch mechanische Wechselwirkungen mit Nachbartheilen hervorgebracht werden; wie ich denn auch durch Erzeugung einer k nstlichen,

<sup>1)</sup> A. K lliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der h heren Thiere. Leipzig 1879.

<sup>2)</sup> His, Unsere K rperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. 1874.

<sup>3)</sup> Beitrag 1 zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Zeitschrift f r Biologie. 1885.



die deformirende Einwirkung überdauernden Rautengrube am Medullarrohr gezeigt habe, dass der Embryo eine sehr hochgradige vitale Anpassungsfähigkeit an passive Deformationen besitzt, so dass auch für die normale Rautengrube entsprechend der Annahme von His die principielle Möglichkeit solcher Entstehung erwiesen ist.

Ausser diesen sprechen auch zahlreiche Thatsachen der Pathologie: Dermoidcystome etc., die ich loco ultimo cit. zusammengestellt habe, für die Selbstdifferenzirung von Eitheilen. Doch nur das directe Experiment am Ei kann uns über den wirklichen Antheil der Selbstdifferenzirung der Theile des Eies an der normalen Entwicklung eine vollkommen sichere Aufklärung verschaffen; und ich habe schon vor Jahren<sup>1)</sup> mich in diesem Sinne bemüht und im Allgemeinen dargethan, dass Operationen am sich furchenden und gefurchten Ei, welche einen Substanzaustritt setzen, nicht Aufhebung der Entwicklung oder allgemeine Verbildungen des Embryo bewirken, sondern dass normal gestaltete Embryonen mit nur einem circumscrip-  
ten Defect oder einer circumscrip-  
ten Verbildung die Folge davon sind.

Um speciellere Kenntniss zu gewinnen, benutzte ich im Frühjahr 1887 den nach Abschluss zeitraubenderer Versuche verbliebenen Rest der Laichperiode zu geeigneten Experimenten, über welche ich im Folgenden berichten will.

Wenn nun auch, wie sich zeigen wird, das Ergebniss derselben ein reiches war, musste doch manche wichtige Frage, welche bei einer weiteren Fortsetzung und nur geringen Abänderungen der Versuche leicht mit hätte entschieden werden können, vorerst noch unerledigt bleiben, so dass auch die vorliegende Abhandlung wieder nur eine Abschlagszahlung an das behandelte Thema der Selbstdifferenzirung darstellt.

<sup>1)</sup> „Vorläufige Mittheilung über causal-autogenetische Experimente“, Vortrag gehalten am 15. Febr. 1884 in der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Durch Versäumniss der Einsendung eines Referates meinerseits ist es bedingt gewesen, dass in dem betreffenden Jahresbericht d. Schles. Ges. etc. überhaupt ein Vermerk über jenen Vortrag sich nicht vorfindet. Derselbe ist erst in Beitrag 1 zur Entwicklungsmechanik, Zeitschr. f. Biol. 1885, veröffentlicht worden.

Die Anordnung der Versuche war folgende:

Bei den ersten Versuchen wurden die Eier vom grünen Frosch, *Rana esculenta*, in Glasschalen einzeln aufgesetzt, dann während der Bildung der ersten Furche in Bezug auf die Schiefstellung der schwarzen Hemisphäre und auf die Richtung der Furche abgezeichnet und danach eine der beiden ersten Furchungskugeln mit einer feinen Nadel ein- oder mehrmals angestochen. Darauf wurde die jetzige Stellung des Eies mit der Zeichnung verglichen, bei Abweichung eine neue entworfen und die Orte der Anstichstellen, sowie die Lage der durch dieselben ausgetretenen Eisubstanzen (Extraovate) in die Zeichnung eingetragen. Leider entwickelten sich die meisten Eier in diesen ersten Versuchen entweder gar nicht oder normal, trotzdem die angestochene Eizelle sich oft stark entleerte und durch Nachfluss von der Nachbarzelle wieder angefüllt wurde, so dass also jedenfalls ausser dem Substanzverlust noch eine sehr starke Unordnung der Eisubstanzen vorhanden sein musste. Ich konnte daher nur an wenigen Eiern die äusserlich sichtbaren Vorgänge nach der Zerstörung bloss einer Furchungskugel beobachten. Da an manchen der Eier, wie auch an den zu jedem Versuche angesetzten nicht operirten Probeeiern bereits vereinzelt Missbildungen auftraten, wie sie gegen Ende der Laichperiode sich einzustellen pflegen und von mir bereits früher kurz beschrieben worden sind, da also mit jedem Tag die normale Entwicklungsfähigkeit der Eier ganz aufhören konnte, so operirte ich jetzt grosse Massen nicht isolirter, sondern im Ballen beisammen liegender Eier nach Bildung der ersten Furche, um dann nach einigen Stunden oder am anderen Tage diejenigen auszulesen und gesondert aufzustellen, bei welchen sich die operirte Furchungskugel nicht gefurcht hatte. Manchmal trat auch während der Operation der ersten Eier schon die zweite Furche auf, und ich stach dann zwei der neben einander liegenden, oder bloss eine der vier Furchungskugeln an.

Da selbst bei mehrfachem Anstechen einer Zelle mit der einfachen feinen Nadel trotz grosser Extraovate sich die Zelle oft noch normal entwickelte, so machte ich vom dritten Tage ab die Nadel heiss, indem ich eine Messingkugel als Wärmeträger an ihr anbringen liess und diese Kugel entsprechend erhitze.

Dabei wurde bloß ein Einstich gemacht, aber die Nadel gewöhnlich so lange im Ei gelassen, bis eine deutliche hellbraune Verfärbung der Eisubstanz in ihrem Umkreise entstand. Diese Substanz haftete dann beim Herausziehen der Nadel etwas an derselben und bildete auch hinterher noch einen breiten, schwach vorspringenden Kegel; ein Zeichen, dass sie fester geworden, also wohl halb geronnen war. In Folge dessen traten nun auch aus der Anstichstelle keine Extraovate mehr aus. Jetzt erhielt ich ein besseres Resultat; und zwar der Art, dass bei etwa 20 pCt. der operirten Eier bloß die unversehrte Zelle den Eingriff überlebte, während die Mehrzahl ganz zu Grunde ging und einige wenige, bei denen wohl die Nadel schon zu kalt gewesen war, sich normal entwickelten. Ich habe so im Ganzen über 100 Eier mit getödteter einen Hälfte zur Entwicklung gebracht und aufbewahrt; und davon wurden 80 ganz mikrotomirt. Von den für letzteren Zweck ausersehenen Eiern wurden von Zeit zu Zeit mehrere herausgenommen und getödtet, von den früheren Stadien: der Morula und Blastula mehr als von den späteren, schon mit speciellen Organanlagen versehenen.

An den nicht operirten Probeeiern jedes Versuches wurde neben anderen Missbildungen gleichfalls, aber seltener, das Ausbleiben der Entwicklung einer der beiden oder einer der vier ersten Furchungskugeln beobachtet. Diese Eier wurden zum Vergleiche mit den operirten gleichfalls ausgelesen und auf verschiedenen Stadien conservirt und mikrotomirt. Dasselbe geschah auch mit Eiern, welche sich trotz der Besamung, d. h. trotz des Einlegens in die Samenflüssigkeit, nicht entwickelt hatten.

Da die Behandlung der Eier behufs der Conservirung und Färbung für die Befunde an den Kernen von Bedeutung ist und auch an sich manche Schwierigkeiten darbietet, so will ich auch darüber, soweit als für ersteren Zweck nöthig ist, und als ich in letzterer Hinsicht von den früheren Autoren etwas abweichende Erfahrung gewonnen habe, kurz berichten. Die Abtödtung geschah, in kleiner Abweichung von O. Hertwig nach Born durch Einlegen der Eier in Wasser von bloß 80° C. während nur einiger Minuten, welche genügen, um nicht bloß das Ei zu tödten und durch Gerinnung ziemlich widerstandsfähig,

sondern auch um die Gallérthülle leicht abschneidbar zu machen. Die Härtung und Aufbewahrung geschah nach Born in 70- bis 80procentigem Alkohol, die Färbung nach O. Schultze in Boraxcarmin mit Ausziehen in schwach salzsaurem Alkohol. Dann zum Zweck der Einbettung Uebertragung auf eine Nacht in Alcohol absol., einige Minuten in Toluol, mehrere Stunden oder nach Belieben auch Tage lang in altes verharztes dickes Terpenthinöl. Aus letzterem auf Fliesspapier gebracht und durch Betupfen mit in Toluol getränktem Pinsel von dem oberflächlichen Terpenthin befreit, wurden die Eier, welche dann vollkommen zum Zeichnen geeignet sind, trocken aufbewahrt. Aber man muss sich hüten, beim Abspülen zuviel Toluol zu verwenden, da sonst nicht genug Terpenthinharz im Object bleibt, um dasselbe geschmeidig zu erhalten; nach der Verflüchtigung des Toluols werden die Eier sonst steinhart und sind dann entsprechend spröde beim Schneiden. Ist dies doch geschehen, wie es mir leider mit der Mehrzahl der in Wiesbaden auf der Naturforscherversammlung demonstrirten Präparate, in dem Bestreben, die Oberfläche recht vollkommen vom Terpenthin zu reinigen, passirt war, so sind sie indess doch noch nicht ganz verloren. Sondern ich erweichte dieselben durch 2—3tägiges Einlegen in eine 30procentige Lösung von kohlsaurem Kali, worauf sie auf's Neue entwässert und mit Terpenthin getränkt wurden. Ein Theil derselben blieb unversehrt und erwies sich nach dem Schneiden bei der mikroskopischen Besichtigung auch innerlich wohl conservirt; aber mehrere waren aussen bereits so stark erweicht, ehe auch das Innere genügend weich geworden war, dass sie bei den folgenden Manipulationen sich äusserlich abnutzten und ich blos noch Reste zum Schneiden zu verwenden hatte, welche indess glücklicherweise gerade noch die wichtigsten Stellen darboten.

Das Einschmelzen geschah in gesottenes Paraffin nach Spee, welches bei 50° flüssig wurde; ich habe das Einschmelzen über Nacht gegenüber kürzer dauerndem, blos halbstündigem Einschmelzen für besser befunden und auch von einer Steigerung der Temperatur auf 60° C. keinen Schaden gesehen. Die Gefahr des Hartwerdens der Eier finde ich nur im Toluol, welches sich total verflüchtigt, wonach dann, wie erwähnt, wenn nicht zugleich

eine andere Flüssigkeit oder weiche Substanz, wie das Terpen-  
thinharz oder Paraffin, eindringt, die Eier steinhart werden.

Die Erhaltung und Färbung der Kerne war in vielen der  
Präparate recht gut, und die mitotischen Gebilde daher gut zu  
sehen; in anderen scheinbar gleich behandelten, aber beim Tödteten  
vielleicht doch zu sehr erwärmten Objecten war das feinere  
Structurdetail der Kerne nicht mehr recht erkennbar.

Die unten gemachten Mittheilungen über abnorme Kern-  
formen sind schon ihrer Natur nach nicht auf etwaige Verände-  
rungen durch die Behandlung der Eier zurückzuführen; und  
ausserdem fanden sie sich auch in solchen Präparaten, welche  
anderen Ortes recht gut conservirte normale Kerne zeigten. In  
manchen Embryonen waren trotz guter Conservirung der Structur  
der ruhenden Kerne so ausserordentlich wenig Kerntheilungs-  
figuren wahrnehmbar, dass ich mit Flemming annehmen muss,  
die Mehrzahl der bei der stetig fortschreitenden Entwicklung  
jedenfalls zahlreich stattfindenden Kerntheilungen wurde während  
des Abtödtens der Eier durch Erwärmen entweder zur Ruheform  
zurückgebildet oder rasch vollendet.

Die Versuche selber bestanden, wie angegeben, darin, dass  
nach dem Auftreten der ersten Furche am befruchteten Ei <sup>1)</sup> die

<sup>1)</sup> Von J. Dewitz ist jüngst (biolog. Centralbl. 1887. S. 93) mitge-  
theilt worden, dass unbefruchtete Froscheier zur „Furchung“  
angeregt werden könnten und zwar durch Einlegen in Sublimat-  
lösung. Die angekündigte ausführliche Mittheilung steht noch aus;  
gleichwohl ist diese Angabe schon unbeanstandet in verschiedenen  
Zeitschriften referirt worden. Ich versuchte dieselbe zu prüfen, indem  
ich unbefruchtete Froscheier in eine Reihe von 24 Schalen mit ver-  
schieden starken Sublimatlösungen (von 0,001—1,4 pCt.) legte. In den  
schwächsten Lösungen entstand, soweit überhaupt, erst nach stunden-  
langem Liegen eine Trübung der Gallerthülle und des Eiwassers.  
Etwas stärkere Lösungen bewirkten in kürzerer Zeit grössere Trübungen  
der Gallerthülle und flockige Gerinnung des Eiwassers. Dagegen be-  
merkte ich bei 0,5 procentiger Lösung, dass die Eier vielfach längs  
halber oder fast ganzer Meridiane aufplatzten, wobei entweder die  
Bruchränder scharf, leicht gezackt und körnig in Folge starker Gerin-  
nung des Dotters waren; oder, wenn die Gerinnung zur Zeit des Auf-  
platzens der zuerst geronnenen und dabei geschrumpften Oberflächen-  
schicht noch nicht tief genug eingedrungen war, so drang flüssiger  
Dotter in feinen Linien aus dem Spalt, um dann gleichfalls zu ge-

eine der gebildeten beiden Zellen durch eine Operation alterirt und so ihrer Entwicklungsfähigkeit beraubt wurde. Indem wir jetzt zur Mittheilung der Ergebnisse der Versuche übergehen, seien zunächst die **Vorgänge**, welche sich nach diesem groben Eingriff **an der nicht operirten Eihälfte** abspielten, dargestellt.

In vielen Fällen war an dieser Zelle keine Entwicklungserscheinung wahrnehmbar; vielmehr traten die früher von mir geschilderten Absterbeerscheinungen<sup>1)</sup>, graue Verfärbung und Fleckenbildung, auf. In anderen Fällen machte diese Furchungskugel einige weitere Furchungen durch, um dann, wie gleichfalls a. a. O. geschildert, unter maximaler, bis zum Schwund der äusseren Furchen führender Abplattung der Zellen an einander, gleichfalls abzusterben. Auf Grund der sogleich zu schildernden dritten Art des Verhaltens sind wir berechtigt anzunehmen, dass in diesen ersteren beiden Fällen die unversehrt zu erhaltende Zelle doch mit von dem operativen Eingriff direct betroffen worden war und deshalb starb, nicht aber in Folge des Fehlens der Mitwirkung der anderen Zelle ihre Entwicklung eingestellt hatte.

Im dritten, bei den letzten Versuchen etwa 20 pCt. der operirten Eier erreichenden Falle lebte die nicht operirte Zelle weiter. Man konnte dabei nun verschiedenerlei Folgen erwarten, z. B. dass abnorme Vorgänge sich abspielen würden, welche zu absonderlichen Formenbildungen führten; oder dass diese eine Eihälfte, da sie doch eine ganze Zelle mit einem nach manchen Autoren (welche, entgegen meiner wiederholt und deutlichst ausgesprochenen Meinung, in dem Mechanismus der indirecten Kerntheilung gleichwohl me auctore nur eine Einrichtung zur qualitativen Halbierung sehen) dem ersten Furchungskern in seiner

rinnen. Gelegentlich standen solche Spalten auch annähernd rechtwinklig zu einander und boten so bei flüchtiger Betrachtung ein den ersten Furchungen ähnliches Bild dar. In anderen Fällen erfolgte das Aufplatzen des Eies nicht in grössten Kreisen desselben oder überhaupt nicht in Kreislinien, sondern in unregelmässig schief zu einander stehenden Linien. Solche Gerinnungserscheinungen darf man jedoch nicht als „Furchungen“ und damit als vitale Vorgänge von ganz bestimmter entwickelungsmechanischer Dignität bezeichnen.

<sup>1)</sup> Beitr. zur Entwicklungsmechanik No. 1. Zeitschr. f. Biologie. 1885.

Qualität vollkommen gleichen Kerne sich zu einem ganzen, nur entsprechend kleineren Individuum entwickeln werde. Statt derartiger Ueberraschungen geschah indess das Allerüberraschendste: Die eine Zelle entwickelte sich in vielen Fällen der Hauptsache nach zu einem normal gebauten halben Embryo, der Art dass blos im Bereiche der unmittelbaren Nachbarschaft der operirten Eihälfte kleine Abweichungen entstanden, welche in dem Abschnitte über das Verhalten dieser letzteren Hälfte mit zu erwähnen sein werden.

Durch fortgesetzte Theilungen der unversehrten Eihälfte wurde zunächst ein Gebilde hergestellt, welches den Namen einer *Semimorula verticalis* verdient, da es im Wesentlichen wie die verticale Hälfte einer *Morula* gebaut war. Das will besagen, es war ein halbkugliges Gebilde, welches oben aus dichtgedrängten pigmentirten kleineren, unten aus nicht pigmentirten grösseren Zellen besteht. Indess, ein Bestandtheil der normalen *Morula* war bei den geschnittenen 11 *Semimorulae verticales* nicht ordentlich ausgebildet: nemlich die Furchungshöhle. Dieselbe hätte einen an der unentwickelten Hälfte anliegenden, annähernd halbkugligen, von dicht an einander geschlossenen Zellen begrenzten Hohlraum darstellen müssen. Statt dessen aber sind die Zellen innen blos locker gelagert und lassen mannichfache Zwischenräume zwischen sich; oder es ist ein grösserer, aber auch nicht scharf umgrenzter Hohlraum vorhanden, welcher durch eine Zellenlage auch von der unentwickelten Hälfte getrennt ist. Manchmal fehlt jede Andeutung von Hohlraumbildung, also selbst die lockere Lagerung der Zellen.

Das zunächst folgende Stadium der Keimblase, der *Blastula*, ist formal durch keine scharfe Grenze von der *Morula* getrennt, da die Gestalt der *Blastula* aus der der *Morula* wesentlich durch weitere Zerkleinerung der Zellen und Vergrösserung der umschlossenen Höhlung hervorgeht unter allmählicher, aber bei den einzelnen Individuen ausserordentlich verschiedener Verdünnung des Daches der Höhle.

Diesem Stadium entsprechend habe ich mehrere *Semiblastulae verticales* vorgefunden und mikrotomirt. Von Interesse ist dabei, dass auf dieser Stufe der Binnenhohlraum sich bei der Mehrzahl durch dichtgelagerte Zellen wohl abgegrenzt

erweist, so dass im Vergleiche mit dem Verhalten der *Semimorulae* also eine nachträgliche Ordnung und dichte Zusammenschliessung der Zellen stattgefunden haben muss. Die so gebildete Blastulahöhle liegt einige Male ganz in der entwickelten Hälfte eingeschlossen, d. h. sie ist von der nicht entwickelten durch eine ein- oder mehrfache Zelllage getrennt (Taf. II Fig. 1); einige Male grenzt sie direct an die annähernd ebene Abgrenzungsfläche der unentwickelten Hälfte; ein Mal aber setzt sie sich auf diese Hälfte fort (Fig. 2) und hat somit annähernd die Form einer vollkommenen Blastulahöhle erlangt, was aber wohl nur durch abnorm grosse Ausscheidung von Flüssigkeit seitens der sich entwickelnden Hälfte bedingt war. In einem Falle fehlt jede Andeutung einer Hohlraumbildung, indem die Zellen aller Orten dicht zusammengeschlossen liegen und so auch direct an die nicht entwickelte Hälfte grenzen.

Von der nächst höheren Entwicklungsstufe, von der *Gastrulation*, hatte ich, wie ich glaubte, eine sehr grosse Anzahl von Halbbildungen conservirt. Nach dem Mikrotomiren zeigte sich aber leider, dass die Mehrzahl noch auf der Blastulastufe sich befand, und dass eine beginnende *Gastrulation* nur durch eine leichte Einschlagung des freien Randes der *Semiblastula* gegen die operirte Eihälfte hin bei der äusseren Besichtigung vorgetäuscht worden war. Ein anderer Theil dagegen bot in dem freien Randwulste bereits einer höheren Stufe zukommende Bildungen dar, so dass ich unter den mikrotomirten Eiern nur über drei wirklich der *Gastrulastufe* entsprechende Halbbildungen verfüge.

Die normale *Gastrula* lässt bereits deutlich die Medianebene erkennen als diejenige durch den Mittelpunkt des ganzen kugeligen Gebildes gelegte Ebene, welche zugleich den hufeisenförmigen Urmund und im Innern die sich an ihn anschliessende Urdarmhöhle symmetrisch theilt. Die Urdarmhöhle ist nach aussen bedeckt von einer dünnen zweischichtigen äusserlich dunkel gefärbten Platte, deren hufeisenförmiger Saum mit der anliegenden weissen Eimasse eben den Urmund formirt. Diese Platte lässt die dorsale Hälfte des Embryo hervorgehen, und ich habe sie daher als „Dorsalplatte“ bezeichnet. Die Mitte des hufeisenförmigen Saumes entspricht der Kopfseite, die offene



Stelle des Bogens der Schwanzseite des Embryo. Später legen sich die beiden Hälften des hufeisenförmigen Saums der Dorsalplatte, in cephalocaudaler Richtung fortschreitend, aneinander um mit einander zu verschmelzen. Die Medianebene des Embryo theilt den hufeisenförmigen Saum normaler Weise symmetrisch.

An den Halbbildungen ist es indess, wie erwähnt, wegen der Einschlagung des freien Randes der Hälfte ausserordentlich schwer, die bezüglichen Gestaltverhältnisse bei der äusseren Betrachtung genau genug wieder zu erkennen, um beurtheilen zu können, ob man eine seitliche, vordere oder hintere Semigastrula vor sich hat.

Fig. 3 stellt ein ziemlich altes Stadium dar, dessen Durchschnitt man geneigt sein könnte, auf einen Medianschnitt durch eine Semigastrula anterior zu beziehen. Da indess die Schnitterichtung nicht rechtwinklig zur Abgrenzungsebene der entwickelten und der unentwickelten Hälfte, sondern ihr fast parallel geführt war, und da die Dorsalplatte fast in ganzer Länge vorhanden ist, so erweist sich das Bild doch als Durchschnitt durch eine Semigastrula lateralis; eine Diagnose, die in der geistigen Integration aller Durchschnittsbilder ihre leichte und sichere Bestätigung findet. Das Urdarmlumen ist trotz seiner grossen Länge noch durchaus blos spaltförmig; das äussere Keimblatt, der Ectoblast ist wohl abgesetzt gegen das innere Keimblatt, den Entoblast; die Blastulaflüssigkeit und damit die Blastulahöhle F ist noch erhalten, was normaler Weise um diese Zeit nicht mehr der Fall ist. Ihre an den mehr seitlichen Schnitten erkennbare Lagerung auf der der Dorsalplatte entgegengesetzten, also ventralen Seite des Eies (sowohl in der entwickelten wie unentwickelten Hälfte) bekundet deutlich die Unrichtigkeit der Auffassung der bisherigen Autoren, nach welcher die Seite der Blastulahöhle des Eies zur dorsalen Seite des Embryo werden soll.

Die nächste Entwicklungsstufe bietet normaler Weise äusserlich die erste specielle Organanlage dar, die Anlage des Centralnervensystems in Gestalt der Medullarplatte mit ihren zu den Medullarwülsten erhobenen beiden seitlichen Rändern. Die Medullarwülste stehen im Bereiche des Kopftheiles anfangs in grossem Abstand einander gegenüber und nähern sich dann allmählich bis fast zur Berührung (Taf. III. Fig. 5 u. 6). In diesem

Stadium führt der Keim bereits den Namen Embryo. Wir haben nun zu fragen, was die nicht operirten Eihälften diesem Stadium Entsprechendes gebildet haben.

Die Figuren 7 bis 9 stellen drei der am normalsten ausgefallenen Bildungen von verschiedenen Graden der Ausbildung dar. Diese sowie noch vier andere entsprechende Bildungen, welche ich besitze, zeigen als Gemeinsames das Vorhandensein bloß eines Medullarwulstes, der aber in ganzer Länge gebildet und von nebensächlichen Abweichungen abgesehen normal gestaltet ist.

Dabei muss ich erwähnen, dass schon normaler Weise die Formen dieses Wulstes auch auf den verschiedenen Altersstufen keineswegs ganz stereotyp sich in der Weise wiederholen, wie sie von Ecker-Ziegler so schön modellirt und von späteren Autoren mehrfach abgebildet worden sind. Sondern es kommen hiervon ziemlich hochgradige, zum Theil bereits von O. Hertwig<sup>1)</sup> und mir beschriebene<sup>2)</sup> Variationen vor, von denen manche Rückschlüsse auf Vorgänge darzustellen scheinen, wie sie von Fischen her bekannt sind und welche wohl hauptsächlich nur auf Anachronismen in der Differenzirung und dem Wachsthum der verschiedenen Theile beruhen. Solche Anachronismen zeigen sich auch in der relativen Verzögerung oder Beschleunigung der Entwicklung der einzelnen Keimblätter, so dass z. B. bei noch ziemlich indifferenten Medullarwülsten manche sonst normale Embryonen im Mittelblatt, im Entoblast und in Chorda dorsalis schon Formenbildungen aufweisen, wie sie normal erst gegen den Schluss des Medullarrohrs vorkommen. Es ist in diesen Fällen also eine deutliche Verzögerung im Bereiche des Ectoblast im Verhältniss zur Entwicklung der beiden andern Keimblätter vorhanden. Solche Variationen können leicht zu Streitigkeiten unter den Beobachtern Veranlassung geben, sofern einer derselben aus einem zu geringen Materiale allgemeinere Folgerungen ableitet. Auch in der Geschwindigkeit der Entwicklung der beiden seitlichen Körperhälften kommen Ungleich-

<sup>1)</sup> O. Hertwig, Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jena 1883. Taf. V. Fig. 5.

<sup>2)</sup> Beitrag 1 zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Zeitschr. f. Biol. 1885. Bd. XXI.

heiten geringeren Grades vor und bieten dann den Vortheil dar, dass man zweierlei Entwicklungsstufen an demselben Object zu beobachten Gelegenheit hat.

Gegen Ende der Laichperiode, sowie bei ungenügendem Luftzutritt, treten solche auf Hemmungen bzw. Verzögerungen mancher Vorgänge beruhenden formalen Abweichungen häufig auf, werden aber oft im weiteren Verlaufe der Entwicklung wieder ausgeglichen werden.

Von den in Folge der obigen Operation erhaltenen Hemiembryones laterales habe ich sechs mikrotomirt. Die Besichtigung der Querschnitte erweist die Medullarplatte als bloß halb vorhanden, was auf den älteren Stadien, wo schon der Medullarwulst gebildet ist und eine typische Structur besitzt, besonders deutlich zu erkennen ist (Fig. 4). Die typische Anordnung der Zellen des schon älteren Medullarrohres ist an manchen Präparaten schön ausgebildet, an anderen Stellen aber weniger ausgesprochen. Die älteren Embryonen zeigen im Kopftheil die Medullarsubstanz entsprechend verdickt und ausgestaltet. Der ursprünglich seitliche Theil des Ectoblast (das Hornblatt), welcher früher mit dem Seitenrande der Medullarplatte verbunden gewesen ist und bei der Bildung des Medullarwulstes mit ihm erhoben und der Medianlinie genähert worden ist, hat sich bei dem ältesten Embryon bereits von dem Medullartheil gesondert, obgleich hier keine Gelegenheit zur Verschmelzung mit einer gleichen Lage der anderen Hälfte gegeben ist, und ragt zunächst frei gegen diese andere unentwickelte Hälfte. Dieser freie Rand wie auch der dorsale Rand der Semimedulla lateralis sind ventral eingebogen, was auch an normalen Embryonen vorkommt.

Die Urdarmhöhle findet sich bloß auf der entwickelten Hälfte ausgebildet und erstreckt sich gleichfalls nur bis zur Chorda. In ihrem Lumen ist sie öfter zu eng, noch spaltförmig; anderenfalls ist sie zwar etwas ausgeweitet, aber im Bereiche des Kopftheiles noch durch zu grosse Anhäufung von Dotter verengt. Der Entoblast zeigt sich normal beschaffen.

Als neu kommt dieser Phase normaler Weise die Ausbildung des Mesoblast und der Chorda dorsalis zu. Auch unsere halben Embryonen haben diese Theile gebildet. Vom Meso-

blast habe ich kein Object der sehr kurzen Phase, in welcher über die Abkunft dieses Blattes Klarheit gewonnen werden kann. Er ist auf allen Präparaten schon vollkommen gesondert und zeigt in einigen Fällen ganz die normalen Querschnittformen und normale Anordnung der Zellen. An den älteren Embryonen ist die Scheidung in Seitenplatten und Ursegmentplatten im Gange oder schon vollzogen; am ältesten Embryo sind die letzteren bereits in die Ursegmente zerlegt. Es ist also die seitliche Hälfte des Mesoblast normal entwickelt worden (vgl. Fig. 4 Ms).

Die Chorda dorsalis ist als medianes Organ von besonderem Interesse in Rücksicht darauf, ob sie bloß halb oder ganz gebildet worden ist. Um dies zu beurtheilen ist eine genauere Besprechung des normalen Verhaltens nöthig. Ihre vollkommene Absonderung von den drei anderen Blättern erfolgt in dem hinteren Theile später als vorn und zwar zuerst vom Ectoblast, dann vom Mesoblast, zuletzt vom Entoblast<sup>1)</sup>. Gelegentlich ist in der Mitte noch eine Strecke nicht ganz vom Entoblast gesondert, während sie weiter hinten schon vollkommen isolirt ist, um noch weiter hinten wieder ein jüngeres Stadium der Bildung darzubieten<sup>2)</sup>. Sie ist an den Stellen ihrer vollkommenen Sonderung von rundem, oder ovalem, oder oblongem Querschnitt und zeigt an verschiedenen Stellen ihrer Länge sehr verschiedene Dicke, im Allgemeinen von hinten nach vorn ab-

<sup>1)</sup> Ich sah sehr schön die Metamerie bei der Abgliederung der Chorda dorsalis vom Mittelblatt ausgesprochen, indem auf jedem 3. oder 4. Schnitt die Scheidung noch kaum erkennbar ist, während an den zwischenliegenden Schnitten die Sonderung durch die Umordnung der Zellen sich bereits als eine vollkommene zeigt; dies ist der Fall zur Zeit, wo die Chorda noch mit dem Entoblast in Zusammenhang steht, aber doch schon als ein erhobener Strang zwischen den beiderseitigen Mittelblatthälften gelegen ist, der nur an ganz wenigen Stellen auch noch mit dem Ectoblast in Verbindung steht, d. h. noch nicht durch Umordnung seiner Zellen von ihm gesondert ist.

<sup>2)</sup> Zugleich sieht man in diesem Bereiche der eben erst vollendeten Absonderung vom Entoblast, wie letzteres den so entstandenen Defect seiner Continuität wieder schliesst. Dies geschieht nemlich zunächst genau so wie beim Beginn der Wundheilung durch Abplattung der Epithelzellen des Randes und so vermittelte Herüberschiebung über den Defect. Erst nachträglich findet dann Vermehrung und Erhöhung der Epithelzellen statt.

nehmend; wovon aber auch wieder evidente Ausnahmen vorkommen: Manchmal bemerkt man schon eine regelmässig wiederkehrende An- und Abschwellung. Ausserdem ist diese Dicke auch bei verschiedenen Individuen gleicher Entwicklungsstufe sehr verschieden, fast um das Doppelte in der Zahl der Zellen an annähernd entsprechenden Stellen schwankend.

Unsere Halbbildungen nun zeigten an einigen Stellen die Chordazellenschicht noch mit dem Darmentoblast in Zusammenhang, und dorsal abgebogen, wie bei der normalen Bildung, aber in der Ausdehnung bloss entsprechend einer seitlichen Hälfte der Anlage. Zumeist aber ist die Chorda bereits ganz gesondert und ist von rundem oder schwach ovalem Querschnitt. Es ist also nicht bloss ein Halboval gebildet worden. Die Durchmesser erschienen mir nach Grösse und Zahl der Zellen etwas kleiner als bei den vollkommenen Embryonen, doch war in Folge der erwähnten Ungleichheiten der normalen Dicke eine Sicherheit nicht zu gewinnen. Ich will daher bloss erwähnen, dass die Peripherie ihres Querschnittes an den dünnsten Stellen aus fünf Zellen gebildet wurde, während in scheinbar entsprechenden Stadien und Stellen normaler Embryonen die volle Chorda gewöhnlich acht bis zehn, einige Male aber auch nur sechs Zellen zählte.

Ich will aber an dieser Stelle gleich einschalten, dass ich doch mehrere sicher erkennbare halbe Chordae, *Semichordae*, an weiter unten zu schildernden Präparaten vorgefunden habe: Danach muss der gegenwärtige Befund fast vollkommener Chordae wohl nicht auf primäre totale Bildung, sondern eher auf sehr frühzeitige Nachbildung der fehlenden Seitenhälfte bezogen werden.

Die Medianebene des ganzen Embryo, welche bei unseren Halbbildungen bloss durch die Abgrenzungsflächen der entwickelten und der unentwickelten Hälfte des Eies gegeben ist, stellte in manchen Fällen auf dem Querschnitt eine gerade Linie dar; das heisst die dorsale und ventrale Kante der *Semimedulla*, der Mittelpunkt der Chorda, der dorsale und ventrale Rand der Urdarmhöhle bzw. des Entoblast und der ventrale Rand des Ectoblast lagen annähernd in einer geraden Linie; in cephalocaudaler Richtung aber war, wie schon gesagt, die *Semimedulla lateralis* nach der fehlenden Hälfte hin concav gebogen.

Wohl gleichfalls in das Gebiet der durch das Fehlen einer Hälfte gestörten mechanischen Massencorrelationen gehörig ist eine einige Male beobachtete seitliche Verlagerung der Chorda dorsalis und ein entsprechendes Zurückbleiben des dorsalen Theiles des Entoblast gegen die durch die Semimedulla und die ventralen Theile bezeichnete Medianlinie. Es ist immerhin interessant, dass die axialen Theile in so erheblicher Verschiebung gegen einander angelegt und ausgebildet werden können.

Anders begründet erscheint ein gleichfalls wiederholt beobachtetes Fehlen des Entoblast und der Urdarmhöhle bei gleichzeitigem Vorhandensein sowohl eines annähernd wohlgebildeten Medullarwulstes, wie der Chorda und des halben Mittelblattes. Da ich diese Missbildung, die ich *Anentoblastia* nennen will, und aus der auf älterer Stufe wohl *Anenteria* hervorgehen wird, nicht blos an lateralen Hemiembryonen sondern auch an bilateral entwickelten, operirten und nicht operirten Embryonen mehrfach beobachtet habe, so ist dieselbe also nicht in so directe Beziehung zu unseren gegenwärtigen Experimenten zu setzen. Ich werde sie daher anderwärts ausführlicher beschreiben und will hier nur noch einige, weiter unten zu verwerthende, Mittheilungen beifügen. Zunächst ist zu erwähnen, dass in den bilateralen Fällen die beiden Medullarwülste weit auseinander gelegen sind, indem sie die Seitenränder des eine längliche, fast ebene Platte darstellenden Embryo einnehmen, und dass unter jedem Medullarwulst eine schöne, aber gleichfalls runde, durch die Zusammensetzung aus blos 3 bis 4 Zellen auf dem Querschnitt wohl charakterisirte *Semichorda lateralis* vorhanden ist. Aehnliches, aber geringeres Auseinanderstehen der Medullarwülste fand sich auch mehrfach blos partiell, besonders im Bereiche der hinteren Hälfte des Rückenmarkes. Hierbei war auf Schnitten das Vorhandensein vom Entoblast nachweisbar; andererseits aber war mit Leichtigkeit durch wiederholte Beobachtung am lebenden Ei festzustellen, dass der grosse Spalt zwischen beiden Medullarwülsten den Urmund bzw. den Rest desselben darstellt. Da nun auch nach anderen Beobachtungen von mir die jederseitige halbe Medullarplatte in der seitlichen Lippe des Urmundes angelegt, und die normale einheitliche Form durch Näherung und Verschmelzung dieser Lippen

hergestellt wird, so kann, wenn man genau sein will, das hier constatirte Ausbleiben dieser Vereinigung nicht gut mit dem für das bereits wiederholt an höheren Thieren beobachtete Resultat üblichen Ausdruck Rhachischisis bezeichnet werden, sondern wir müssen dafür *Asyntaxia medullaris* (von *ἀσυρταξία*, Nichtvereinigung) gebrauchen oder rein das Resultat bezeichnend *Diastasis medullaris* anwenden. Ich gebe ersterer Bezeichnung den Vorzug, da sie das Wesen andeutet.

In Fällen der *Asyntaxia medullaris* blos im mittleren und caudalen Theile des Embryo sah ich dann mit der Zeit öfter eine weitere Näherung der Medullarwülste und zwar mehr auf der caudalen Seite stattfinden, so dass schliesslich nur noch ein Loch in der Mitte der Länge des Medullarrohres blieb, welches aber weiterhin auch noch geschlossen wurde. Es lag also hier nur eine Verzögerung des Herabwachsens der jederseitigen halben Dorsalplatte vom Aequator des Eies her vor, während die qualitative Differenzirung, dadurch nicht gehemmt, die Medullarwülste vor der Verschmelzung der Dorsalplattenhälften herstellte. Durch diese Form der *Diastasis medullaris* und die Ableitung des Spaltraumes vom Urmund wird auf's Deutlichste eine Analogie der Bildung der Embryonalanlage bei Amphibien mit derjenigen der Fische illustriert und damit auch die *Asyntaxia medullaris* an die von Rauber<sup>1)</sup> für die Knochenfische beschriebene „Verzögerung des Anschlusses der Keimringhälften zur Bildung der mittleren und hinteren Embryonalanlage“ angeschlossen. Rauber verwendet dabei den Namen *Dehiscenz* der Embryonalanlage, der mir aus dem angeführten Grunde weniger gut erscheint, als die von mir gebrauchten Ausdrücke. Desgleichen halte ich auch den von ihm für das Resultat dieser Verzögerung gewählten Ausdruck „*Hemididymus*“ blos so lange für geeignet, als noch die frühere Zusammenwerfung dieser Bildungen mit wirklichen Doppelbildungen zu bekämpfen war; was indess gegenwärtig nach von Recklinghausen's<sup>2)</sup> gründlicher Erörterung der Frage wohl nicht mehr nöthig ist. Zugleich gewinnt mit

<sup>1)</sup> Rauber, A., Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Leipzig 1880. S. 35 und 123.

<sup>2)</sup> v. Recklinghausen, Untersuchungen über die *Spina bifida*. Berlin 1886. u. dieses Archiv Bd. 105.

unserer Deutung der an Fröschen beobachteten Diastasis medullaris die von von Recklinghausen ausgesprochene Auffassung der Rückenmarkspaltbildungen eine weitere Stütze.

Ausser den lateralen Halbbildungen habe ich nun noch einige andere unvollkommenere Bildungen zu schildern, welche zum Theil gleichfalls bei Operation nach der ersten Furche erhalten worden sind und sich an eine nicht seltene Variation in der Zeitfolge der, wie wir sahen, eine bestimmte Dignität für den künftigen Embryo habenden Furchen anschliessen. Manchmal entsteht, wie ich früher entgegen Rauber und Pflüger dargethan habe, die eigentlich zweite, kopf- und schwanzwärts scheidende, Furche als erste<sup>1)</sup>; und von solchen Eiern war zu hoffen, dass durch das Operiren nach dieser ersten Furchung, wenn die nicht operirte Zelle der Entwicklung fähig war, anders situirte Halbbildungen hervorgehen würden. Das Gleiche suchte ich nach der zweiten Furchung durch Anstechen der beiden vorderen oder hinteren Zellen zu erreichen. Es ist mir nun in der That gelungen, auf diese Weise vordere und hintere halbe Bildungen hervorzubringen. So habe ich eines Tages eine erhebliche Anzahl von *Semigastrulae anteriores* hervorgebracht und sie zur weiteren Entwicklung stehen lassen. Es entwickelten sich daraus schöne vordere halbe Embryonen, *Hemiembriones anteriores*, von denen mir indess bei der weiteren Entwicklung die grosse Mehrzahl durch ein im zweiten Theil zu schilderndes Vorkommniss in Verlust gerieth, so dass ich gegenwärtig

<sup>1)</sup> Meine Auffassung dieses Vorkommnisses der abweichenden Stellung der Medianebene des Embryo von der Ebene der ersten Furchung als bloß eines Anachronismus wird durch weitere Beobachtungen von Anachronismen gestützt. So habe ich sogar statt der ersten wagrechten Furchung, welche als dritte Furchung aufzutreten pflegt, noch eine dritte senkrechte Furchung am ganzen Ei oder bloß in einer Hälfte desselben beobachtet und danach normale Embryonen hervorgehen sehen. Die dritte und vierte senkrechte Furchung sind, wie sich bei *Rana esculenta* nach dem von mir angegebenen Furchungsschema leicht feststellen lässt, sehr häufig vertauscht; und dies geschieht auch wieder oft bloß an Theilen eines Eies. In diesem Jahre (1887) habe ich auch durch künstliche Deformation des Eies und ohne Nachtheil für die Entwicklung bewirkt, dass die die Medianebene darstellende Furche erst als dritte, und zwar nach der Horizontalfurchung, gebildet wurde.



blos über vier conservirte vordere halbe Embryonen verfüge. Die Figuren 10 und 11 stellen zwei dieser Hemiembryones anteriores äusserlich dar; und man sieht, dass Fig. 10 blos die vordere Hälfte der beiden Medullarwülste besitzt. Zum Vergleiche können die zwei in Fig. 5 und 6 dargestellten normalen Embryonen dienen, wenn sie auch andere Entwicklungsstufen darstellen. Die beim Embryo von Fig. 10 in frontaler, bei dem von Fig. 11 in nicht ganz quergestellter Richtung geführten Durchschnitte bekunden den normalen inneren Bau der Medullarplatte mit ihren Medullarwülsten, sowie der Chorda, des Mittelblattes und des Entoblast, welches letztere aber eine nur spaltförmige, also für den Kopftheil dieser Entwicklungsstufe zu enge, Urdarmhöhle umschliesst; jedenfalls weil die normaler Weise in caudiventraler Richtung erfolgende Verschiebung des Dotters hier durch den Widerstand der unentwickelten hinteren Eihälfte unmöglich war. Die hintere Körperhälfte fehlt wie abgeschnitten; bei Fig. 11 b ist schon ein Theil nachgebildet (siehe unten).

Ich will noch erwähnen, dass die hiesige Anatomie jüngst einen weit entwickelten, schon dem Ausgetragensein nahen Kalbsfötus erhielt, der in seinen äusserlich sichtbaren Theilen ein typisches Hemitherium anterius darstellt, indem die ganze hintere Rumpfhälfte wie quer abgeschnitten fehlt. Die Eingeweide sind zur Zeit noch durch eine durchscheinende, vom Defectrande entspringende Haut bedeckt und gestatten daher keine genauere Beurtheilung; doch wird diese hochinteressante, sich so augenfällig an meine vorstehend mitgetheilten Experimente anschliessende Missbildung seitens eines Doctoranden einer genaueren Beschreibung unterzogen werden.

Von den entsprechenden hinteren Halbbildungen habe ich keine sicheren Exemplare. Eine der vier aufgehobenen Semigastrulae ist vielleicht wegen der Dicke und Kürze der Urmundslippe als eine Posterior anzusprechen.

Bei einigen Eiern, welche ich nach der zweiten Furchung anstach, suchte ich theils blos eine der vier vorhandenen Furchungskugeln zu tödten, theils blos eine nicht zu tödten. Von letzteren Experimenten rühren einige verticale Viertelmorulae und Viertelblastulae her; von ersteren einige Dreiviertelblastulae und zwei Dreiviertelembryonen. Letztere besitzen

die hintere Körperhälfte und eine Seitenhälfte der vorderen Hälfte. Diese Embryonen hatte ich vor der Naturforscherversammlung in Wiesbaden nur noch mit Terpenthin benetzt gesehen und dabei über die zum ersten Male erblickte hintere Halbbildung die beim einen zudem nur wenig erhobene Fortsetzung des einen Medullarwulstes nach vorn übersehen, welche sich hinterher nach dem vollkommenen Abtrocknen und des Weiteren auf den Durchschnitten als eine ächte vordere Hälfte eines Medullarwulstes erwies. Deshalb wurde dieser beiden Embryonen auf jener Versammlung einfach als hinterer Halbbildungen Erwähnung gethan.

Der eine dieser Dreiviertelembryonen (Fig. 12) ist gut entwickelt, und ebenso lehrreich für uns, als ein reiner Hemiembryo posterior. Denn, nachdem wir gesehen haben, dass die rechte und linke Körperhälfte sich jede für sich entwickeln kann, so ist anzunehmen, dass die linkerseits allein vorhandene hintere Hälfte sich gleichfalls für sich aus der betreffenden Furchungszelle entwickelt habe. Die Figur lässt deutlich die Medullarwülste erkennen, die vordere Hälfte des rechten ist äusserlich etwas abnorm gestaltet und weiterhin zeigt sich eine ausgesprochene *Asyntaxia medullaris*. Letztere erklärt sich hier wohl einfach aus dem Fehlen einer vorderen Seitenhälfte. Da die Seitenlippen des Urmundes sich normaler Weise zuerst vorn vereinigen, und die Vereinigung successive in der Richtung von vorn nach hinten, d. h. in cephalocaudaler Richtung, fortschreitet, so ist es leicht erklärlich, dass beim Fehlen einer vorderen Seitenhälfte eine *Asyntaxia medullaris* statt hat. Die Querschnitte durch diesen Embryo zeigen die Medullarwülste im Innern wohl gebaut; ferner findet sich unter dem rechten Medullarwulst eine unzweifelhafte *Semichorda dorsalis*. Die Diagnose ist hier dadurch unzweifelhaft, dass das Gebilde eine grosse Strecke weit blos von drei, manchmal vier, Zellen auf dem Querschnitt zusammengesetzt ist. Die *Semichorda* ist aber gleich den obigen, nicht ganz sicheren *Semichordae*, von rundem Querschnitt; also die halbe Zahl der Zellen hat sich vollkommen zusammengeschlossen und damit gegen die von einem anderen Keimblatt gebildete Umgebung epithelartig abgeschlossen. Links ist die Chorda nicht deutlich erkennbar. In der hinteren Hälfte

ist die Urdarmhöhle vorhanden und wohlgestaltet. Vorn ist nur rechterseits eine halbe Urdarmhöhle als schmaler Spaltraum angelegt.

Von besonderem Interesse ist bei diesem Embryo die Persistenz der Blastulahöhle unter dem normalen Dach derselben. Die Blastulahöhle liegt in der Mitte der Länge des Embryo; und man sieht daher deutlich, dass die Medullarwülste auf der dem Dach der Blastulahöhle entgegengesetzten Seite des Eies sich befinden, dass also das Dach der Blastulahöhle, welches der ursprünglich allein schwarzen, oberen Hälfte des Eies entspricht, entgegen den Angaben der älteren Autoren, zur ventralen Seite des Embryo wird. Es liegt wohl nahe, zwischen der Asyntaxia der Medullarwülste und der ausgebliebenen Obliteration der Blastulahöhle einen Causalnexus anzunehmen.

In meinem letzten Experiment versuchte ich bei einigen Eiern bloß die oberhalb bzw. unterhalb der ersten wagrechten Furche gelegenen Zellen zu zerstören. Daher rühren einige deutliche *Semiblastulae superiores*, welche bloß das Dach der Furchungshöhle aus Zellen gebildet darbieten, während der Boden der wohlgestalteten Furchungshöhle aus nicht cellulirter Substanz besteht. Die Fortsetzung dieser Versuche wird uns hoffentlich Genaueres über die weitere Entwicklung dieser letzteren Bildungen und damit über den genaueren Antheil der oberhalb und unterhalb der ersten wagrechten Furche gelegenen Furchungskugeln an der Bildung des Embryo lehren.

#### Folgerungen aus diesen Befunden.

Bezüglich des Allgemeinen ersehen wir aus diesen Befunden, dass jede der beiden ersten Furchungskugeln sich unabhängig von der anderen zu entwickeln vermag und daher wohl auch unter normalen Verhältnissen sich unabhängig entwickelt; und zwar geschieht dies in einer Weise, welche nur in überraschend wenigen, grob mechanisch erklärbaren, Verhältnissen von den normalen Bildungen abweicht. Diese Art der Entwicklung wurde aufwärts verfolgt bis zur Ausbildung der Medullarwülste, zur Anlage der Gehirnblasen, zur Anlage der Chorda dorsalis und zur Bildung des Mesoblast sowie zur Abgliederung desselben in Ursegmentplatten und Seitenplatten, und zur Zer-

legung der Ursegmentplatten in die Ursegmente. Ob mit diesem Grade der Entwicklung die obere Grenze der selbständigen Entwicklungsfähigkeit erreicht ist, vermag ich zur Zeit nicht zu sagen; es liegt aber auch zur Zeit nichts vor, was zu einer solchen Annahme nöthigt, so lange die Ernährung noch ohne Blut vor sich geht; denn der bei seiner künstlichen Abtödtung am weitesten entwickelte Hemiembryo der Fig. 9 zeigte keinerlei Absterbeerscheinungen, weder die von mir als Zeichen des beginnenden Absterbens beschriebene *Framboisia embryonalis minor* noch die *major*. Ueber das Verhalten nach der Bildung der Blutgefäße und des Herzens kann nur die directe Beobachtung entscheiden. Eine Selbständigkeit der Entwicklung kommt auch den beiden vorderen und den beiden hinteren Furchungskugeln in der Gesamtheit ihrer Derivate zu.

Damit haben wir also eine neue Bestätigung unserer bereits früher gewonnenen Einsicht erhalten, dass die Entwicklungsvorgänge nicht als eine Folge der Zusammenwirkung aller Theile oder auch nur aller Kerntheile des Eies betrachtet werden dürfen; sondern an die Stelle solcher differenzirenden Wechselwirkungen aufeinander tritt die Selbstdifferenzirung der ersten Furchungszellen und des Complexes ihrer Derivate zu einem bestimmten Stück des Embryo; dies gilt sowohl, wenn die zuerst auftretende Furche, wie normal, die rechte und linke, als auch wenn sie anachronistisch die cephal und caudale Hälfte von einander scheidet. Jede dieser Furchungskugeln enthält also nicht nur das Bildungsmaterial zu dem entsprechenden Stück des Embryo, sondern auch die differenzirenden und gestaltenden Kräfte. Damit wird meine früher bezüglich der Bedeutung der Furchung gemachte Annahme<sup>1)</sup> für die ersten Furchungen zur Gewissheit erhoben; wir können sagen: Die Furchung scheidet den die directe Entwicklung des Individuums vollziehenden Theil des Keimmateriales insbesondere des Kernmateriales qualitativ und bestimmt mit der dabei stattfindenden Anordnung dieser verschiedenen gesonderten Materialien daher zugleich

<sup>1)</sup> Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig 1883. S. 15 und Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. No. 3. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1885. No. 6 u. ff. Separ.-Abdr. S. 45.

die Lage der späteren differenzirten Organe des Embryo (einschliesslich nachträglicher typischer Materialumlagerungen). Ueber die Vertheilung desjenigen Idioplasmas dagegen, welches erst bei der Regeneration und der weiter unten kennen zu lernenden Postgeneration in Thätigkeit tritt und vielleicht in jeder Zelle, bezw. in jedem Kern, sich mehr oder weniger vollkommen vorfindet, ist damit, wie ich ausdrücklich bemerke, nichts präjudicirt<sup>1)</sup>. Und ebenso wenig soll mit dieser Angabe der durch unsere Experimente bereits sicher erkannten Bedeutung der ersten Furchungen gesagt sein, dass im Furchungsstadium nicht noch andere Vorgänge wie z. B. etwa die Ausbildung vieler verschiedenen Qualitäten im Keimmaterial, die Vermehrung des specifisch differenzirten Keimmateriales stattfinden.

Wenn danach die erste Furchung das Material der rechten und linken Körperhälfte von einander sondert, also das Keimmaterial „qualitativ halbt“, um mich dieses von mir eingeführten Ausdruckes zu bedienen, so ist dabei doch nicht ausser Acht zu lassen, dass dieses qualitativ, d. h. seiner chemischen und procentischen Zusammensetzung nach beiderseits gleiche Material nicht auch morphologisch gleich ist; denn seine Anordnung ist auf der einen Seite der Art, dass eine rechte, auf der andern Seite der Art, dass eine linke Körperhälfte daraus hervorgeht. In welchem Anordnungsverhältniss diese fundamentale Ungleichheit, die die Grundlage der bilateralen Symmetrie darstellt, zur Zeit der ersten Furche begründet ist, ob etwa blos in der halbkugeligen Gestalt des Dottermateriales und in deren einstellender Wirkung auf die eventuell verschiedenen Kernbestandtheile oder in deren selbständiger Anordnung sind Fragen,

<sup>1)</sup> Wenn somit die ersten beiden Furchungskugeln das Material für die rechte und linke Körperhälfte enthalten, so ist es einleuchtend, dass bei der geringsten Unvollkommenheit der „qualitativen Halbierung“ die eine Körperhälfte früher oder später entsprechend anders werden muss, und dass die Aenderung, wenn sie mediale Theile betraf, bis an die Medianebene des Individuums sich erstrecken muss. So erklärt sich vielleicht die Halbseitigkeit mancher Bildungs- oder Erhaltungsabweichungen bis zu dieser Ebene, z. B. frühzeitiges Ergrauen der Haare einer Seite (bei sonst normalem Verhalten der Theile, insbesondere der Nerven); die Hemiatrophia facialis, Riesenwuchs einer Kopfhälfte u. s. w.

welche für sich zu beantworten sein werden, und welche ich hier bloß erwähne, um zu verhindern, dass man mir wieder, in Folge zu grosser Kürze meiner Ausführung, durchaus fremde Ansichten unterstellt.

Es liegt nahe, den obigen Schluss bezüglich der qualitativen Materialscheidung auch auf die folgenden Furchungen auszudehnen. Wie weit diese Ausdehnung berechtigt ist, hoffe ich durch weitere Versuche darthun zu können; in Gleichem, wie auch zu entscheiden, ob bzw. wie weit die Nachkommen der späteren Furchungskugeln für sich selbst differenzierungsfähig sind; oder ob die zur Bildung des Embryo fortschreitende Differenzierung doch an die Coexistenz einer ganzen Gruppe, etwa aller Nachkommen einer der vier ersten Furchungskugeln, gebunden ist, so dass wir in jeder der vier ersten Furchungszellen bereits die kleinsten selbstdifferenzierungsfähigen Eitheile erreicht hätten, was ich indess trotz des scheinbar dafür sprechenden, sogleich zu erörternden Mechanismus der Gastrulation nicht vermuthete.

Gehen wir nun zu den speciellen entwickelungsmechanischen Folgerungen aus den mitgetheilten That-sachen über. Zunächst ist aus dem normalen Verlaufe der Entwicklung der unversehrten Furchungszelle zu folgern, dass die soeben erörterte qualitative Scheidung des Zelleib und des Kern-materiales, welche bei der Furchung stattfinden muss, ohne die Einwirkung der Nachbarzellen richtig vor sich gehen kann, also wohl auch normaler Weise ohne diese vor sich geht; zweitens dass der Kern seine für die richtige Anordnung der geschiedenen Materialien wichtige, richtige Stellung in der Furchungszelle ohne eine an die Lebensthätigkeit der Nachbarzellen geknüpfte Einwirkung derselben erlangt; und dass das Gleiche bei den späteren Theilungen innerhalb des Nachbarbezirktes der operirten Zelle der Fall ist; weshalb sich diese Unabhängigkeit vielleicht auch ohne einen Irrthum verallgemeinern lassen wird. Weiterhin folgere ich aus diesem Nichtnöthigsein der einen verticalen Eihälfte, dass die Blastulagestaltung ohne weitgehende Spannungen im Materiale, also auch ohne weitaus sich erstreckende mechanische Wechselwirkungen der Theile vor sich geht; so dass ich demnach geneigt bin, die typische Blastulagestaltung auf active Umordnung der Zellen zurückzuführen; wobei

vielleicht nach His eine Neigung mancher Zellen, der Oberfläche als der Zufuhrstelle des Sauerstoffs näher zu kommen, betheiligt ist. Ferner bekundet die schöne prismatische Gestalt der Epithelien im Dache der Semiblastulahöhle bis nahe an den in manchen Fällen freistehenden, abgerundeten Rand derselben, die schon bei der dritten, ja sogar zweiten Zelle, vom freien Rande aus gerechnet, sich vorfindet, dass auch diese Gestaltung nicht passiv durch Zusammendrängung vieler Zellen in einer geschlossenen Fläche, sondern durch ein Bestreben der benachbarten Zellen, sich dicht zusammenzuschliessen, und vielleicht noch, sich zugleich rechtwinklig zur Oberfläche zu verlängern, bedingt sein muss; sofern die Streckung nicht auch nur eine Folge der hohen Intensität des ersteren Bestrebens ist.

Die oben beschriebenen Abweichungen mehrerer Semiblastulae von dem normalen Bau beweisen, ebenso wie auch die Abweichungen auf den anderen höheren Entwicklungsstufen neben den unter den gleichen Bedingungen beobachteten normal gestalteten Halbbildungen weiter nichts, als dass Abnormitäten bei den Halbbildungen leichter vorkommen können als unter normalen Verhältnissen; die speciellen Ursachen dieser Abweichungen und der durch die Unvollständigkeit des Keimes gegebenen Prädisposition dazu zu ermitteln, wird eine spätere, vielleicht sehr lehrreiche Aufgabe sein.

Die nächsten Bildungsvorgänge bewirken die Gastrulation. Meine früheren sowie die vorstehend gemachten und die weiter unten noch folgenden Angaben enthalten über diesen Vorgang für den aufmerksamen Leser schon genügendes Material, um die bisherige, jüngst auf's Neue von O. Schultze allerdings ohne Angabe eines wirklichen Grundes vertretene Auffassung, dass die Urdarmhöhle durch Einstülpung nach oben entstände, und dass daher die ursprünglich schon schwarze obere Seite des Eies der Dorsalseite des Embryo entspreche, als irrig zu erkennen. Ich werde indess diesem Vorgang der Gastrulation, welcher sich mehr des Interesses der Fachgenossen erfreut, als meine entwicklungsmechanischen Bestrebungen, eine besondere Darstellung meiner Auffassung und der Widerlegung der gegnerischen Auffassung widmen, um die Fachgenossen nicht zu nöthigen, für die Befriedigung ihrer Wissbegier in dieser einen Frage wider

Willen meine ganzen entwicklungsmechanischen Arbeiten lesen zu müssen. Wir ziehen hier daher nur folgende Schlüsse: Die Gastrulation vollzieht sich in jeder Antimere selbständig, und das Gleiche ist auch in der caudalen und cephalen Hälfte der Fall. Demnach gilt es auch für die betreffenden Viertel, und wir können mit Berücksichtigung der beobachteten Weiterentwicklung dieser Viertel schliessen:

Die Entwicklung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryo ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit und zwar aus mindestens vier verticalen, sich selbständig entwickelnden Stücken.

Wie weit nun diese Mosaikbildung aus mindestens vier Stücken bei der weiteren Entwicklung durch einseitig gerichtete Materialumlagerungen und durch differenzirende Correlationen umgearbeitet und in der Selbständigkeit ihrer Theile beschränkt wird, ist erst noch zu ermitteln. Die bekannten Verlagerungen der Dotterzellen während der Gastrulation sind, sofern letztere nur Reservematerial darstellen, hierbei nur von untergeordneter Bedeutung.

Die Hemiembryones laterales sowie die Asyntaxia medullaris belehren uns des Weiteren, dass in dem medialen Saum des Urmundes der Semigastrula lateralis sich auch die seitliche Hälfte der Chorda dorsalis anlegt, während an der angrenzenden Aussenfläche desselben die Medullarplatte mit dem Medullarwulste gebildet wird. Ausserdem geht auch die Anlage des Mesoblast in der „Dorsalplatte“ vor sich. Von Interesse ist, dass die Chorda und der Mesoblast auch gebildet werden an den Stellen, wo der Darmentoblast fehlt, und sogar wenn der Darmentoblast ganz fehlt, wie die in einigen Fällen von Asyntaxia medullaris vorhandene Anentoblastie zeigt. Ferner ist es lehrreich, dass sich der seitliche Theil des Ectoblast und die Medullarplatte an dem Umschlagsrande auch bei unseren Halbbildungen von einander trennen, obgleich keiner dieser beiden Theile des ursprünglichen Ectoblast dann Gelegenheit hat, sich mit seines Gleichen zu vereinigen, sondern zunächst mit einem freien Rande gegen die operirte Hälfte anstösst.

Die abweichende Gestalt der Semichorda von einer



lateralen Halbbildung, die sich darin äussert, dass die Semichorda statt eines halbkreisförmigen einen runden Querschnitt zeigt, erklärt sich leicht bei Berücksichtigung der wirklichen Bildungsvorgänge. Die Bildung der Chorda des Froschembryo erfolgt nicht, wie gewöhnlich gesagt wird, durch „Abschnürung“ der betreffenden Zellengruppe vom Entoblast, da gar keine äusseren Theile an der betreffenden Stelle sich finden, welche eine Abschnürung hervorbringen könnten, sondern wir müssen bei dem Fehlen jeder Vorrichtung zu einer solchen passiven Umformung schliessen, dass die Absonderung der Chordazellen von ihrer Nachbarschaft durch eine active Umordnung und Umgestaltung derselben sich vollzieht. Diese Nachbarschaft ist bei den lateral Halbbildungen nach aussen der Ectoblast, speciell die Medullarplatte, nach innen der Entoblast, denn das Chordaeepithel stellt hier die Uebergangsstelle zwischen diesen beiden Schichten dar und lateral der Mesoblast. Nach der activen Selbstloslösung dieser Nachbartheile von einander ordnen sich die freien Rundzellen des Chordatheiles von beiden Seiten her zusammen, dass sie sich mit ihren Seitenflächen berühren und so einen in sich geschlossenen Strang formiren. Die so bekundete Tendenz der Chordazellen zu möglichst inniger Aneinanderlagerung derselben und somit zu vollkommenem epithelialem Abschluss gegen die Umgebung ist nun, nach unserem Befunde zu schliessen, nicht der Art verheilt, dass die Zellen jeder Hälfte sich für sich zu einem Halbrund ordnen, sondern dass sich die vorhandenen Zellen gleicher Art möglichst eng vereinigen und so nach aussen möglichst sich abschliessen. Darauf scheint sehr rasch die oben beschriebene Verdickung der Semichorda<sup>1)</sup> vor sich zu gehen.

<sup>1)</sup> Zugleich wirft diese Bildung der Semichorda auch ein Licht auf die grossen Verschiedenheiten der Abstammung der Chordazellen vom Ecto-, Ento- oder Mesoblast, bei nahe stehenden Klassen, ja sogar Ordnungen und Familien, wie sie wohl aus der Verschiedenheit der Angaben zahlreicher gewissenhafter Forscher als thatsächlich bestehend gefolgert werden muss. Da die Chorda dorsalis aus dem Epithel des seitlichen freien Randes der seitlichen Urmundlippen gebildet wird und sich diese Lippen normaler Weise schon während der Gastrulation mit einander vereinigen der Art, dass gewöhnlich zuerst das Ectoblast mit dem Ectoblast der anderen Hälfte verschmilzt und sich dabei

Beim Medullarrohr dagegen haben wir in vollkommenerer Weise die Zellen jeder Hälfte in den Hauptsachen annähernd die typische Form des Querschnittes herstellen sehen, woraus zu folgern ist, dass diesen Zellen eine besondere gestaltende, im Einzelnen ordnende Potenz eigen ist; die indess doch nicht ganz sufficient zur Herstellung der normalen Querschnittform ist, da wir die Semimedulla stark in dorsoventraler Richtung zusammengesunken fanden, wohl wegen des Fehlens der zugleich als Stütze dienenden anderen Hälfte. Eine neue Bestätigung finden wir damit für meine schon in der Einleitung dargelegte Ansicht, dass die Erhebung des Medullarwulstes an dem Material der Medullarplatte nicht passiv durch andrängende Seitentheile erfolgt, da bei einem solchen Vorgang zugleich die hier allein vorhandene eine seitliche Hälfte der Medullarplatte nach der nicht entwickelten Seite hätte herübergeschoben werden müssen, wovon

meist zugleich vollkommen von dem Chordaepithel sondert, so erscheint dann die Chorda mit dem Entoblast in Zusammenhang und formirt eine Rinne, welche sich in die Urdarmhöhle öffnet. Da das Mittelblatt in dieser selben Uebergangsgegend der Blätter angelegt wird, so steht es anfangs mit dem Chordaepithel in Zusammenhang, welcher sich alsdann, wie ich oben mittheilte, in metamerer Weise löst. Erst wenn dies geschehen ist, sondert sich das Chordaepithel vom Entoblast durch Umordnung seiner Zelle und letzteres vereinigt sich von beiden Seiten her in der oben beschriebenen Weise. Nun kommen aber kleine Anachronismen in diesen dreierlei Trennungen beim Frosche vor, und dann „stammt“, nach der Auffassung der blos beschreibenden Embryologie, welche das Wesen der Vorgänge unberücksichtigt lässt, die Chorda bald vom Entoblast, bald vom Ectoblast, bald vom Mesoblast ab. Und auch bei Thierklassen, wo der Mechanismus der Gastrulation nicht mehr ein derartiger ist, sondern wo, wie ich gesagt habe, schon während der Furchung ein Theil der Arbeit der Gastrulation in der Materiallagerung geleistet wird, werden in Folge dieser ursprünglich so geringen Unterschiede auch schon relativ geringe, später typisch gewordene Variationen in der Sonderung genügen, um das Material der Chorda ganz oder theils zum Ecto-, Ento- oder Mesoblast zu schlagen. Ich bin mir wohl bewusst, mit diesen entwicklungsmechanischen Gedanken in hohem Maasse von der Auffassung der beschreibenden Entwicklungsgeschichte, insbesondere von dem in ihr herrschenden Dogma der vollkommenen entwicklungsgeschichtlichen Homologie der Keimblätter der Wirbelthiere abzuweichen. Ich denke jedoch, dass meine Auffassung allmählich Anklang finden wird.

nichts wahrnehmbar war. Die oben erwähnte Vorlagerung der medianen Theile war wenigstens nicht der Art, dass sie auf diese Ursache zurückführbar wäre.

Nachdem wir somit das Verhalten der unversehrten Furchungskugel kennen gelernt und in seiner entwickelungsmechanischen Bedeutung erörtert haben, wenden wir uns nunmehr zur anderen Eihälfte, zu dem **Verhalten der operirten Zelle**.

Das Verhalten dieser Eihälfte zeigte grosse Mannichfaltigkeit schon für die äussere Betrachtung und noch mehr beim Studium des Innern an successiven Durchschnitten. Die dabei wahrgenommene Mannichfaltigkeit von Bildungen lässt auf eine ganze Reihe von Vorgängen schliessen, welche ich in drei Gruppen scheiden will. Erstens Vorgänge in der Substanz der operirten Eihälfte, welche diese Substanz mehr oder weniger unbrauchbar machen und welche daher als Zersetzungsvorgänge bezeichnet werden können, wenn man sich nicht daran stösst, dass darunter auch progressive Vorgänge, nemlich Kernvermehrungen, mit einbegriffen werden, deren Producte aber ihrem weiteren Verhalten nach gleichfalls als abnorm aufgefasst werden müssen. Zweitens Vorgänge, welche das veränderte Material der operirten Eihälfte wieder brauchbar machen und zugleich für eine nachträgliche Entwicklung des Weiteren vorbereiten. Diese sollen als Reorganisationsvorgänge zusammengefasst werden. Ihnen folgen dann drittens Vorgänge, welche durch nachträgliche Entwicklung die fehlenden Körpertheile in ganz oder fast normaler Vollkommenheit herstellen. Diese Vorgänge werde ich aus weiter unten zu erörternden Gründen als Vorgänge der Postgeneration bezeichnen und so von vornherein in einen Gegensatz zu der Regeneration in Verlust gerathener Körpertheile setzen.

Zu dem Speciellen übergehend, so ist zunächst voranzuschicken, dass viele der mit nicht erhitzter Nadel angestochenen Eizellen, trotz dieses groben Eingriffes und trotz grosser Extraovate, sich normal entwickelten<sup>1)</sup>; während in anderen

<sup>1)</sup> Hinsichtlich der topographischen Beziehungen der Theile des Eies zu denen des Embryo ist es von Interesse, dass, wenn der Stiel des Extraovates mit dem Ei bezw. Embryo in Verbindung blieb und der Anstich an der schwarzen, oberen Hemisphäre erfolgt war, dann dieser Stiel später auf der ventralen Seite des Embryo sass.

Fällen mit nur sehr geringem Substanzaustritt gleichwohl die Entwicklung ausblieb. Dies führt zu der Annahme, dass Substanzen verschiedener entwicklungsmechanischer Dignität in der Furchungszelle enthalten sind; und zwar einmal Substanzen, welche für die Entwicklung nicht unerlässlich nöthig sind, und zweitens solche, deren Störung der Anordnung oder deren Austritt in sehr geringer Menge aus der Furchungszelle die Entwicklungsfähigkeit der letzteren aufhebt. Bei dem gegenwärtigen Standpunkte unserer Kenntnisse werden wir die letzteren Substanzen vorzugsweise als Kernbestandtheile betrachten. Ich bemühte mich deshalb bei der Operation mit der kalten Nadel, den Kern durch mannichfache intraovale Bewegungen in der Anordnung seiner Theile zu stören, was mir aber, wie oben schon erwähnt, nur so selten gelang, dass ich es vorzog, fernerhin die Wärme noch als zerstörendes Agens zu Hülfe zu nehmen; wonach dann auch die gewünschte Wirkung eintrat. Die operirte und durch das Extraovat zum Theil entleerte Zelle füllte sich oft rasch wieder theilweise von der unversehrten Nachbarzelle aus, was besonders deutlich bei Anstich bloß einer der vier ersten Zellen nach der zweiten Furchung zu erkennen war. Die operirte Zelle erschien gewöhnlich bald weisslich oder wenigstens, statt an der Oberfläche gleichmässig braun zu sein, bloß noch dunkel gesprenkelt; und wir werden als Erklärung dieser Erscheinung das Pigment im Inneren um besondere Gebilde angehäuft finden.

Auch bei Anwendung der heissen Nadel verhielten sich die operirten Zellen noch sehr verschieden; und wir wollen zunächst diejenigen Fälle schildern, in denen die operirte Furchungskugel auch späterhin gar keine Entwicklungserscheinungen darbot, weil in diesen Fällen die oben erwähnte erste Gruppe von Vorgängen, die Zersetzungs Vorgänge am reinsten zur Ansicht gelangen. Es ist dabei aber nicht zu übersehen, dass ich, wie mitgetheilt, am Ende der Laichperiode arbeitete, wo die Entwicklung schon an sich leicht in abnormer Weise vor sich geht und störende Einwirkungen weniger leicht ertragen werden.

Die Substanz der Furchungskugel blieb auch in diesen extremen Fällen keineswegs unverändert, sondern sowohl der Zell-

leib wie der Kern gingen Veränderungen ein, welche um so weiter ausgebreitet sich zeigten, je später ich das Ei nach der Operation aufgehoben hatte, also zugleich auch, je weiter die nicht operirte Hälfte bereits entwickelt war; ohne dass ich indess mit dieser letzteren Angabe einen Causalnexus zwischen dem Fortschreiten der beiderseitigen Veränderungen andeuten möchte.

In dem Zelleib, also dem Dotter der operirten Zelle, finden sich rundliche oder ovale, von einem einfachen aber scharfen Contour umgrenzte Hohlräume in der Grösse von 10—150  $\mu$  und in der Zahl von wenigen bis zu Hunderten schwankend. Der Inhalt dieser „Vacuolen“ ist im Boraxcarmin nicht gefärbt und überhaupt nicht wahrnehmbar; wobei jedoch zu erwähnen ist, dass die Schnitte auf einem feingranulirten Eiweissunterguss liegen, so dass ähnliche Beschaffenheit des ungefärbten Vacuoleninhalts an dünnen Schnitten oft nicht unterscheidbar sein würde; doch habe ich auch an dicken in Canadabalsam liegenden Schnitten den Inhalt nicht wahrnehmen können. Da diese Gebilde dem Begriff der Vacuolen entsprechen, so will ich auch den Vorgang als Vacuolisation des Dotters bezeichnen. Diese Vacuolisation findet sich sowohl im Bereich des mehr protoplasmatischen Bildungsdotters, wie in dem an Dotterkörnern reichen Nahrungsdotter, welche beide noch weniger scharf geschieden sind als gewöhnlich. Die Vacuolisation ist oft so dicht, dass die einzelnen Vacuolen auf dem Querschnittsbilde stellenweise nur durch einen feinen protoplasmatischen Faden von einander getrennt sind; und manchmal sind von diesen Gebilden, die körperlich betrachtet Trennungshäute darstellen, nur noch Reste vorhanden, so dass eine Communication oder Verschmelzung der Vacuolen sichtbar ausspricht. Sind nur wenige Vacuolen vorhanden, so liegen sie entweder zerstreut oder in Gruppen beisammen; und letzteren Falles sieht dann der übrige Dotter auf grosse Strecken hin normal aus.

Ausser dieser Vacuolisation finden sich im Dotter Stellen, wo das Protoplasma ein grob-, vorzugsweise aber feinmaschiges Netzwerk bildet, welches der Dotterkörner entbehrt und zuweilen durch Einlagerung zahlreicher braunschwarzer oder im durchfallenden Licht leicht in's Grünliche spielender Körnchen ausgezeichnet ist.

In dem Zelleib der operirten Zelle finden sich nun des Weiteren Gebilde eingelagert, welche ich als Kerngebilde auffasse. Um diese Behauptung zu begründen, muss ich zunächst die Beschaffenheit der normalen Kerne des Froschkeimes schildern, wie sie sich nach der oben mitgetheilten Behandlung: Erwärmung auf 80° C., Alkohol, Boraxcarmin etc., darstellt. Die Kerne bieten auch hier in den verschiedenen Entwicklungsstufen des Keimes, sowie in den verschiedenen hochgradig differenzirten Zellen derselben Stufe sehr verschiedene Beschaffenheit dar (entsprechend Goette, Ch. van Bambeke u. A.)

In den Furchungskugeln der noch jungen Morulaform des Keimes zeigen sich die Kerne als feinkörnige, fast farblose also helle, rundliche oder ovale Masse von 10—30  $\mu$  Durchmesser, welche ohne scharfe Grenze in das umgebende Protoplasma übergeht, so dass also der eigentliche Kern von einem eventuellen, ihn einschliessenden Hof feinkörniger, ungefärbter Masse nicht geschieden werden kann. In Folge seiner Grösse erstreckt sich der Kern durch mehrere Schnitte hindurch, und man übersieht daher leicht einige feine dunkelrothe Körnchen, die seinen äusserst spärlichen Chromatingehalt darstellen. Gelegentlich fand ich auch eine in der regelmässigen Anordnung ihrer gefärbten Theile wohl erhaltene, aber nur aus wenigen, kurzen, deutlich gekörnten Fädchen bestehende Aequatorialplatte. Die Figuren der anderen Kerntheilungsstadien scheinen, wie oben erwähnt, während der Erwärmung gewöhnlich entweder rückgebildet oder rasch der Endstufe zugeführt zu werden, da sie nur sehr selten zur Beobachtung kommen. (Es ist zu erwähnen, dass den Chromatinkörnchen des Kerns gleichgefärbte Körnchen sich nicht selten zwischen je zwei Furchungskugeln in grösserer oder geringerer Anzahl angehäuft vorfinden.) Manchmal ist die Umgebung des nicht scharf abgrenzbaren hellen Kerngebildes mit braunen Körnchen durchsetzt, so dass das helle Gebilde ringsherum einen dunklen Hof erhält. Ist der Kern in Theilung begriffen, so findet sich die braune Körnchenmasse gegen das Ende der Theilung hin manchmal blos an den beiden Polen, also auf den distalen Seiten im Protoplasma angehäuft.

Sehr selten findet sich in einer Zelle, welche von Zellen mit den geschilderten Kernen umgeben ist, ein Kern von 20 bis

30  $\mu$  Durchmesser, der aus einer feinkörnigen aber gleichmässig rosenroth gefärbten Substanz besteht und mit einem einfachen aber sehr scharfen Contour sich gegen die Umgebung absetzt.

In dem Blastulastadium zeigen sich die Kerne deutlich durch eine rothe, doppelt contourirte Wandung umgrenzt und stellen runde oder ovale Bläschen von 10—20  $\mu$  dar, in deren Innern rothe Körnchen zerstreut oder zu einem weitmaschigen spärlichen Fadennetz aufgereiht liegen; während der übrige Inhalt fast farblos und äusserst fein granulirt ist, so dass das ganze Gebilde nur blass rosa aussieht.

Auf der Gastrulastufe finden sich in den Dotterzellen noch wesentlich dieselben Kernbildungen wie in der Blastula, auch noch ebenso blass, aber schon etwas kleiner, nur 8—12  $\mu$  im Durchmesser haltend. In den epithelialen Zellen der Keimblätter dagegen fallen die hier noch kleineren Kerne von bloß 6—8  $\mu$  Durchmesser durch intensivere Rothfärbung, also durch Chromatinreichthum auf. In ihrem Bau dagegen sind sie nicht wesentlich verändert; aber gelegentlich ist statt des doppelten nur ein einfacher Abgrenzungscontour vorhanden und die zahlreichen rothen Körnchen des Inneren lassen häufig die netzförmige Anordnung vermissen.

Nach der Bildung der Medullarwülste, also im „Embryo“, finden wir die Kerne von der Beschaffenheit derjenigen der Epithelien der Gastrulastufe. Die Kerne der Dotterzellen sind aber immer noch blasser und grösser als die der Epithelzellen.

In der operirten nicht entwickelten Furchungskugel finden sich nun folgende Gebilde, die ich als Kerngebilde ansprechen möchte:

1. Rundliche oder ovale Gebilde von 20—30  $\mu$ , manchmal bis 60  $\mu$  Durchmesser, aus gleichmässig, nur blass oder auch intensiver roth gefärbter, äusserst feinkörniger Substanz, welche sich durch einen einfachen aber scharfen Contour von der Umgebung absetzt. Manchmal sind diese Gebilde ausserdem durch einen farblosen, halbmond- oder ringförmigen scharf umgrenzten Hof von der protoplasmatischen Umgebung geschieden; und andererseits bilden in letzterer angehäuften, braunschwarze Körnchen nicht selten einen Pigmenthof um den Kern.

Diese Kerngebilde liegen meist solitär und schliessen sich ihrer Beschaffenheit nach an die oben als sehr selten in einer Semimorula beobachteten, aus gleichmässig blassroth gefärbter, einfach contourirter Substanz gebildeten Kerne an.

Zweitens finden sich Gebilde, welche an die bläschenförmigen Kerne der nächst älteren Entwicklungsstufe, der Blastula, sich anreihen und blos durch ihre meist, aber nicht immer vorhandene ungewöhnliche Grösse von 40—60  $\mu$  sich von ihnen unterscheiden. Sie besitzen eine doppelt contourirte Wandung aus gefärbter Substanz und zeigen im Inneren ein grobmaschiges, aus aneinander gereihten rothen Körnchen gebildetes Fadengerüst; während die Hauptmasse des Inhaltes wiederum äusserst feinkörnig und nur sehr blass roth oder ungefärbt ist. Neben diesen grossen Gebilden finden sich häufig eben solche von mittlerer Grösse (16—30  $\mu$ ) und sogar solche, welche mit blos 8  $\mu$  Durchmesser bis zur Grösse der Gastrula- und der Embryokerne herabgehen, und nur durch ihre Chromatinarmuth und durch dichte, haufenweise Zusammenlagerung sich von den kleinen normalen Kernen dieser Stadien unterscheiden. Solche Kernnester vereinigen oft Kerne der verschiedensten Grösse und können aus 6—30 Kernen bestehen. Einige dieser Kerngebilde haben auch wieder einen braunschwarzen Pigmenthof, welcher öfter auch das ganze Kernnest umgiebt.

Diese beiden Formen schliessen sich also an normale Kernformen an, und sind blos durch ungewöhnliche Grösse, und die erstere Form noch durch tiefere Färbung von auch im normalen Keime vorkommenden Formen unterschieden.

Eine dritte Gruppe dagegen umfasst vom Normalen in höherem Maasse abweichende Bildungen: nemlich rundliche oder ovale Gebilde von 8—30  $\mu$  aus tief dunkelroth gefärbter, nur äusserst schwach gekörnter, fast homogen erscheinender Substanz, welche mehr oder weniger zahlreiche, anscheinend leere, vacuolenartig abgerundete Hohlräume einschliesst. Sie sind von einem einfachen, aber scharfen Contour umgrenzt. Diese scharfe, gerundete Umgrenzung und das grosse Vermögen Farbstoff aufzunehmen sind in diesem Falle die alleinigen Charaktere, welche mich veranlassen, diese Gebilde nicht dem Zellleib, sondern den Kerngebilden zuzuzählen. Ist die Körnelung der rothen



Substanz deutlicher und die Vacuolisierung derselben so hochgradig, dass die rothe Substanz im Inneren nur noch dünne Septa darstellt, so erhalten diese Gebilde (Fig. 2 K') ein der soeben beschriebenen zweiten Form etwas ähnliches Aussehen. Auch die dieser dritten Gruppe zugehörigen Bildungen liegen oft zu mehreren, 3—6 und mehr, dicht bei einander, und bilden so gleich der vorigen Nester, welche gelegentlich von mehr oder weniger reich angesammeltem, braunpigmentirtem oder unpigmentirtem Protoplasma umgeben sind (Fig. 2 KN). Auch kommen in manchen Nestern die Gebilde beider Gruppen vermennt vor.

Einige Male fand ich grosse Kerne von  $30-40\mu$  mit doppelt contourirter, rother Wandung, welche letzterer im Inneren zunächst einzelne rothe Körnchen anlagen; während weiter einwärts zahlreiche, verwirrt liegende, durch einfach aufgereichte Körnchen gebildete Stäbchen eine zweite Schicht bildeten, die nach innen noch einen grösseren farblosen Raum freiliess.

Diese soeben geschilderten Kerngebilde der operirten Zelle finden sich in dem Dotter, ohne eine Prädispositionsstelle erkennen zu lassen. Insbesondere finden sie sich nicht in grösserer Anzahl in der Nähe der entwickelten Hälfte des Keimes und sind dieser Hälfte auch nirgend der Art genähert, dass anzunehmen wäre, sie seien aus derselben herübergetreten.

Demnach verbleibt nur die Möglichkeit, sie von dem Furchungskern der operirten Furchungskugel herzuleiten. Für diese Annahme spricht auch, dass dieser Kern ja bekanntlich eine grosse Neigung zur Vermehrung zeigt. Ueber die Ursache der Besonderheiten der in unseren Fällen gebildeten Kerne vermag ich nichts auszusagen.

Dagegen ist es von hohem Interesse und zeugt gleichfalls für die Richtigkeit unserer Auffassung über die Abstammung dieser abnormen Kerne, dass sich ganz dieselben drei Arten von Kerngebilden (wie auch die oben beschriebene Vacuolisierung des Dotters) bald nach der Befruchtung von Eiern findet, welche, ohne operirt zu sein, blos in Folge lange Zeit verhaltener Laidung nach der Befruchtung sich nicht entwickelten. Wenn man sie hier von dem Eikern oder Spermakern ableiten wollte, von denen eine Tendenz zur Vermehrung bis jetzt nicht bekannt

ist, so würde man damit für dieselbe Bildung eine andere Abstammung annehmen müssen als in den operirten Furchungskugeln, wo kein Ei- und Spermakern mehr vorhanden war. Und da in den, im Ganzen entwickelten Eiern keine Gelegenheit zum Uebertritt aus einer entwickelten Hälfte gegeben ist, so ist das Gemeinsame beider Fälle, welches als die gleiche Quelle der gleichen Bildungen angesehen werden kann, nur der Furchungskern.

Von Interesse und Wichtigkeit ist ferner das Verhalten beider Eihälften gegen einander.

Häufig bildet sich eine schon äusserlich sichtbare Abgrenzung dadurch aus, dass die entwickelte Hälfte etwas grösser wird als die operirte und ihren Rand gegen die letztere etwas einzieht, so dass schon auf dem Blastulastadium eine dem Urmundsaume ähnliche Furche entsteht.

Auf dem Durchschnitte sieht man schon in frühen Stadien häufig eine deutliche Demarcationslinie als den Ausdruck einer besonderen Demarcationsschicht. Diese stellt eine 4—8  $\mu$  dicke Lage feinkörniger, also an Dotterkörnern freier, theils farbloser, theils schwach roth gefärbter und in der Nähe des oberen Randes zum Theil schwarzbraun pigmentirter Substanz dar, welche man für Protoplasma halten kann, das von einer der beiden Furchungskugeln abgeschieden worden ist. Ich vermute, dass sie von der operirten Zelle her stammt, da sie mit ihr in Continuität steht, und die Zellen der lebenden Hälfte sich an manchen Stellen durch einen eckigen Spaltraum gegen sie absetzen.

Diese Demarcationsschicht geht gewöhnlich von der Oberfläche des Eies aus und dringt ungleich tief, manchmal bis zu einem Drittel des Eidurchmessers, ein. An den Stellen, wo diese Demarcationsschicht fehlt, kommt es vor, sofern nicht die Zellen der entwickelten Hälfte sich in einem Spalt von der operirten absetzen, dass beide unmittelbar sich berühren, und eine scharfe Grenze an diesen Stellen nicht erkennbar ist; weil die Zellen der lebenden Hälfte auf der Seite nach der operirten Hälfte hin selber keine scharfe Umgrenzung darbieten, während dies an dem anderen Theil ihrer Peripherie doch ausgesprochen der Fall ist.

Dies führt uns zu einem anderen Verhalten der operirten Zelle. Nur etwa bei einem Drittheil aller mikrotomirten Halbbildungen sind die oben beschriebenen Veränderungen des Dotters und die abnormen oder wenigstens abnorm zusammengelagerten Vermehrungsproducte des Furchungskernes vorhanden (abgesehen davon, dass in manchen Fällen diese Derivate des Furchungskernes fehlten, sich aber im Extraovot vorfanden).

(Schluss folgt.)

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel II — III.

Sämmtliche Figuren stellen Froschembryonen (von *Rana fusca* und *esculenta*) dar. F Furchungshöhle. Ec Ectoblast (äusseres Keimblatt). En Entoblast (inneres Keimblatt). Ms Mesoblast (mittleres Keimblatt). Ch Chorda dorsalis. Md Medullarwulst. U Urdarmhöhle, in Fig. 12 Urmund. D Dotterzellen. V Vacuolen.

- Fig. 1. *Semiblastula verticalis*, senkrechter Meridianschnitt. Die Zellen schematisirt gezeichnet. a Eine blos nach der entwickelten Seite des Eies hin abgegrenzte Zelle.
- Fig. 2. *Semiblastula verticalis*, Schnitt desgl. Ausdehnung der Furchungshöhle in die unentwickelte Hälfte des Eies. KN Kernnest. K' Sehr grosser Kern mit Netzstructur.
- Fig. 3. *Semigastrula lateralis*, schräger Längsschnitt.
- Fig. 4. *Hemiembryo sinister*, Querschnitt. S—S Die Medianebene. Die rechte Hälfte des Eies ist bereits vollkommen nachcellulirt; die Postgeneration der Keimblätter hat begonnen. Chorda dorsalis bereits zur normalen Grösse des Querschnittes nachentwickelt. J Zwei jugendlich gebliebene Dotterzellen.
- Fig. 5. Rückenfläche eines normalen Froschembryo mit noch auseinander stehenden Medullarwülsten.
- Fig. 6. Desgl. mit schon vereinigten Medullarwülsten.
- Fig. 7. *Hemiembryo dexter*, mit schon fast vollendeter Postgeneration des äusseren Keimblattes.
- Fig. 8. Desgl., älter, aber mit geringerer Postgeneration.
- Fig. 9. *Hemiembryo sinister*, noch älter, fast ohne Postgeneration.
- Fig. 10. *Hemiembryo anterior*, bereits in Postgeneration begriffen.
- Fig. 11. *Hemiembryo anterior*, älter. a Ventrale Seite. h Haftnapf. b Dorsale Seite. Die Postgeneration der Medullarwülste schon weit fortgeschritten.
- Fig. 12. Dreiviertel-Embryo mit *Asyntaxia medullaris* (Roux). Die linke Kopfhälfte ist nicht entwickelt, der Ectoblast jedoch im Bereiche derselben bereits postgenerirt. U Offen gebliebener Theil des Urmundes.