

XII.

Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo

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

(Schluss von S. 153.)

Schon bei vielen Eiern, welche die beschriebenen Abnormitäten darbieten, finden sich in der operirten Hälfte zugleich Anzeichen von Vorgängen, welche auf eine nachträgliche Organisation der operirten Eihälfte hindeuten und damit die nachträgliche Bildung der fehlenden Körperhälfte anbahnen; das Gleiche ist in noch höherem Maasse und schon in früherer Zeit der Fall bei Eiern, welche in der operirten Hälfte die beschriebenen Abnormitäten vermissen lassen.

Diese Reorganisationerscheinungen in der operirten Zelle sind formal in dreierlei Weise aufgetreten. Es wird sich aber zeigen, dass zwei davon in ihrem Wesen nicht sehr von einander unterschieden sind; und wir werden auch in der Lage sein, wenn auch nicht die Ursachen der Vorgänge selber, so doch die Ursachen ihrer Verschiedenheiten anzugeben.

Neben allen oben beschriebenen Stufen von Halbbildungen der entwickelten Furchungskugel von der Semimorula bis zum Hemiembryo finden sich nemlich in der operirten Zelle Zellkerne von normaler, den oben unterschiedenen Altersstufen entsprechender, Beschaffenheit vor. Diese verschiedenen Altersstufen sind in der operirten Zelle der Art vertreten, dass neben einer Semimorula nur die entsprechend jungen, nicht scharf contourirten, wenig Chromatin enthaltenden Formen vorkommen. Zugleich sind diese jungen Kerne der operirten Zelle häufig von einem relativ grossen Hof feinkörnigen Dotters umgeben, in welchem dicht um den Kern meist reichlich braune Pigmentkörnchen gelagert sind. Bemerkenswerth ist dabei, dass diese Kerne meist kleiner als die in der entwickelten Hälfte sind.

Bei älteren Keimen, neben Halbbildungen der Blastula- und Gastrulastufe findet man gleichfalls oft diese jugendlichen Kernformen neben schon kleineren, schärfer contourirten und deutlich gefärbten, also älteren Formen vor.

Diese normal beschaffenen Kerne sind in dem Dotter der operirten Zelle vertheilt und der Dotter selbst zeigt in vielen Fällen auch bei genauester Besichtigung keine Scheidung in einzelne Zellen; während auf der entwickelten Seite die einzelnen Zellen scharf geschieden sind.

Von besonderer Wichtigkeit ist nun die Frage nach der Herkunft dieser Kerne. Dieselbe lässt sich durch die genaue Beachtung ihrer Lagerung und die Verwerthung einiger anderer Erscheinungen mit ziemlicher Bestimmtheit lösen und auf zwei Quellen zurückführen.

Erstens sprechen Thatsachen dafür, dass sie von dem Furchungskern der operirten Zelle abstammen können. Ich habe oben schon erwähnt, dass gegen Ende der Laichperiode partielle Entwicklung des Eies auch ohne Operation vorkommt. In mehreren solcher Eier waren blos drei oder vier Zellen von der Beschaffenheit der Zellen im Stadium des Uebergangs von der Morula- zur Blastulastufe vorhanden, während die ganze übrige Eimasse nicht in Zellen gegliedert war, aber an manchen Stellen mit den oben beschriebenen Formen abnormer Kerne wie auch auf grosse Strecken hin mit jugendlichen, normal aussehenden Kernen in grosser Anzahl durchsetzt war. Manchmal war gerade in der Umgebung der wenigen normalen Zellen die Eimasse so stark vacuolisirt, dass an einen Uebertritt von Kernen aus diesen nicht gedacht werden kann. Wir werden also anzunehmen haben, dass der Furchungskern theils abnorme, theils anscheinend normale Derivate gebildet habe, was ja in diesen Fällen mit Sicherheit schon daraus hervorgeht, dass überhaupt alle Kerne von dem einen durch die Vereinigung des Samen- und des Eikernes gebildeten ersten Furchungskern abstammen¹⁾.

¹⁾ An Vielkernigkeit durch Polyspermie ist in den hier geschilderten Fällen, obgleich sie gelegentlich gegen Ende der Laichperiode vorkommt, nicht zu denken; die Erscheinungen bei der Polyspermie sind trotz mancher Aehnlichkeit doch wesentlich andere.

In den Fällen, in welchen ich diese im ungegliederten Dotter befindlichen, normal aussehenden Kerne von dem der betreffenden Eihälfte zugehörigen Furchungskern ableiten zu müssen glaube, sind die Kerne selber im Dotter unregelmässig vertheilt, manchmal liegen mehrere Kerne in einer Reihe und bilden mit ihren nach beiden Seiten lang ausgezogenen Pigmenthöfen deutliche Bogenlinien. Eine Beziehung zur Abgrenzungsebene gegen die entwickelte Eihälfte ist nicht wahrnehmbar.

Andererseits aber kommt es auch vor, dass die noch in geringer Anzahl vorhandenen, normal gestalteten, jugendlichen Kerne der operirten Eihälfte nahe an der entwickelten Hälfte liegen und in deren Nähe dichter gestellt sind, während sie in der distalen Seite noch fehlen. Gelegentlich findet man auch einen Kern gerade in oder unmittelbar neben einer, aber alsdann stets nur ganz dünnen „Demarcationslinie“. Hinter einer dicken Demarcationslinie, oder an Stellen, wo die Zellen der entwickelten Seite durch einen Spalt von der operirten geschieden sind, desgleichen hinter der durch die heisse Nadel hervorgebrachten dicken Scholle von geronnenem Dotter, fehlen die normalen Kerne bei manchen Eiern auf dem Stadium der Morula und Blastula entweder ganz, oder es sind blos wenige Kerne in grossen Abständen vorhanden. Dies alles deutet schon auf einen Uebertritt von Kernen aus der entwickelten Hälfte hin, welcher an den Stellen erfolgte, wo keine hindernde Scheidung beider Eihälften stattgefunden hat. Ich habe nun noch zweierlei Beobachtungen gemacht, welche diese Vermuthung für manche dieser Kerne zur Gewissheit steigern. In der Gegenhälfte einer Semiblastula fand ich die wenigen vorhandenen Kerne in zwei lange Bogenlinien geordnet, welche letztere von dem Dache der Semiblastula ausgingen und durch die in der Richtung der Bogen zu langen Schweifen ausgezogenen schwarzen Höfe der Kerne noch deutlich die Bahnen der von der entwickelten Hälfte entfernteren Kerne erkennen liessen.

In diesem Präparate ist von den Grenzzellen des Daches der Semiblastula gerade keine im Momente der Theilung fixirt, so dass der unmittelbare Kernübertritt nicht gesehen werden kann. Dies letztere ist mir nun aber an einigen anderen Präparaten aufzufinden gelungen. Auf der Morula- und jungen

Blastulastufe findet man, wie erwähnt, manchmal Grenzzellen der entwickelten Hälfte nur nach dieser letzteren Seite hin wohl abgegrenzt, während nach der operirten Hälfte hin die Grenze fehlt, so dass diese Zellen continuirlich in die Substanz der unentwickelten Hälfte übergehen; ein Verhalten wie es bekanntlich auch normal nach der ersten wagrechten Furche des Froscheies und noch weit länger bei den meroblastischen Eiern am Keimrande sich vorfindet. Enthalten diese Zellen in unserem Falle einen ruhenden Kern, so liegt derselbe gegen die, durch eine benachbarte Spalte oder Demarcationslinie leicht zu ziehende, Grenzlinie beider Hälften hin, also nach der unentwickelten Hälfte hin, verschoben: dies manchmal der Art, dass der Kern auf diese Linie selber zu liegen kommt. In zwei Fällen waren aber solche Kerne gerade in Theilung; und man sah so die eine Kernhälfte 20—40 μ weit in die unentwickelte Eihälfte hineinragen. Zugleich sah ich einmal, wie die dieser Kernhälfte zugehörige Hälfte des Pigmenthofes dem Kern selbst weit (20 μ) vorausgeeilt war; während an der anderen, in der Zelle verbleibenden Hälfte der halbe Pigmenthof, entsprechend der früher gemachten Angabe, gleichfalls auf der distalen Seite des Kernes, aber letzterem näher gelegen war.

Diese Erscheinungen des Uebertrittes von Kernsubstanz aus der entwickelten in die operirte Hälfte habe ich sowohl auf der Blastula- wie auf der Gastrulastufe der ersteren Hälfte beobachtet. Somit ist erwiesen, dass eine Versorgung der operirten Eihälfte mit neuen Kernen von der entwickelten aus, also eine Nucleitransmigration vorkommt; und die obigen Mittheilungen machen es wahrscheinlich, dass dieser Vorgang manchmal in ausgedehnter Weise stattfindet. Doch lässt sich natürlich später nicht nachweisen, wie viele der anscheinend normal beschaffenen Kerne der operirten Hälfte diese Abkunft haben, wie viele dagegen von dem ursprünglichen Furchungskernen abstammen. Wahrscheinlich ist es dagegen, dass die Transmigration der Kerne nur im Anschluss an die Kerntheilung innerhalb einer an die unentwickelte Hälfte anstossenden Zelle vor sich geht, weil ohnedies die Zelle selbst ganz kernlos werden würde.

Es ist vielleicht von Bedeutung, dass die normal beschaffenen,

als übergetreten aufgefassten Kerne mit einem feinkörnigen Protoplasmahof umgeben sind, von dem, nach dem direct beobachteten Kernübertritt zu urtheilen, vielleicht ein Theil aus der entwickelten Hälfte mit übergetreten ist.

Häufig beobachtete ich an den normal aussehenden Kernen der unentwickelten Eihälfte schöne Kerntheilungsfiguren. An jugendlichen, noch mit einem Pigmenthof umgebenen Kernen war dabei ein eigenthümliches Verhalten der Pigmentsubstanz wahrzunehmen. Zur Zeit der Aequatorialplatte ist das Pigment manchmal blos an den Seiten des Kernes, also neben der Aequatorialplatte, als gerader Streif oder als Pigmentanhäufung vertreten, während die Umgebung der Pole der Kernspindel vollkommen pigmentfrei ist. Auf späteren Stadien dagegen ist manchmal das Pigment nur an den beiden distalen Seiten der Umgebung der Kernpole angehäuft. Zwischen diesen Extremen kommen alle Uebergangsformen vor. Einmal sah ich auch einen blassen, in Theilung begriffenen und von Pigment umgebenen Kern sehr lang ausgezogen und zugleich in Form einer Halbkreislinie gebogen.

Auf späteren Stadien der Blastula oder Gastrula findet man die übergetretenen Kerne manchmal schon ziemlich gleichmässig in der operirten Eihälfte vertheilt, so dass anzunehmen ist, dass die übergetretenen Kerne allmählich tiefer in die noch nicht mit Kernen versorgte Dottermasse eindringen, bis eine manchmal annähernd gleichmässige Vertheilung hergestellt ist. Und bei dieser Vertheilung der Kerne in einer nicht cellulisirten Masse ist natürlich der oben für die Transmigration geltend gemachte Grund hinfällig, zufolge dessen die Kernwanderung nur im Anschluss an eine Kerntheilung vor sich gehen konnte. Vielmehr lassen die Beispiele der Wanderung des Keimbläschens vor der Bildung des ersten Richtungskörperchens, später die Rückwanderung, ferner die Wanderung des Samenkernes im Ei, besonders während seiner blossen Penetrationsbahn, auf welcher er, wie ich gezeigt habe, noch nicht dem Eikern entgegengeht, sondern einfach in die Eimasse eindringt, daran denken, dass auch hier vielleicht eine von der Kerntheilung unabhängige Ortsveränderung der Kerne stattfinden kann. Jedoch setzen die vacuolisirten Theile des Dotters und noch mehr die durch die heisse Nadel geronnene,

schwach gelblich schimmernde Dotterscholle, sowie die unmittelbare Umgebung der Kernnester, dieser Wanderung der normal gestalteten Kerne einen besonderen Widerstand entgegen.

In anderen Fällen sind auch neben einer Semigastrula in der operirten Eihälfte nur wenige und dann stets noch neben der entwickelten Hälfte gelegene, normale Kerne wahrnehmbar; so dass also zu vermuthen ist, dass der Uebertritt erst in späterer Zeit erfolgen oder nur sehr langsam vor sich gehen konnte. Desgleichen scheint auch die Vertheilung der bereits übergetretenen Kerne in dem Dotter der operirten Zelle manchmal langsam vor sich zu gehen.

Wir werden im Weiteren sehen, dass die als normal beschaffen bezeichneten Kerne weitere Stufen der Entwicklung durchmachen, während die abnorm beschaffenen oder nur abnorm zu Nestern zusammengelagerten Kerngebilde dieser Entwicklung so lange Widerstand entgegensetzen, bis sie von weiter entwickelten Zellen eingeschlossen und allmählich verzehrt worden sind.

Von Interesse ist auch, dass die abnorm gestalteten, sowie die annähernd normal gestalteten, aber zu Nestern zusammenliegenden Kerne schon die rothe bläschenförmige Beschaffenheit darbieten, während die anderen, von mir für normal gehaltenen, im Dotter vertheilten Kerne noch die farblose Jugendform mit Pigmenthof zeigen; und ferner, dass manche dicht neben einer Semigastrula gelegenen Kerne gleichfalls diese Jugendform darbieten und mit einem grossen Pigmenthof umgeben sind, während in der Gastrula selber solche Kerne nicht mehr sich vorfinden; so dass es scheint, als habe die übergetretene Kernhälfte sich in dem Dotter der unentwickelten Hälfte zu einem früheren Stadium verjüngt.

Wir wenden uns nun zu dem Verhalten des Dotters zu diesen in ihm vertheilten, scheinbar normal beschaffenen Kernen.

Während in der entwickelten Hälfte zur Zeit der Morula und Blastula die Gliederung in Zellen meist sehr ausgesprochen ist, indem deutliche Linien feinkörniger, an Dotterkörnern freier Substanz an den Berührungsflächen der Zellen die Zellgrenzen markiren, und während an vielen anderen Stellen die stark gerundeten, durch einen feinkörnigen Saum sich abgrenzenden

Zellen geradezu Lücken zwischen sich lassen, so erscheint auch nach der Vertheilung normal beschaffener Kerne im ganzen Dotter der operirten Hälfte derselbe oft noch als eine einzige zusammenhängende und nirgends durch die beschriebenen Linien in Zellterritorien gesonderte Masse. Doch ist in manchen Präparaten, wohl als Vorläufer einer solchen Sonderung, eine Zunahme der Menge des feinkörnigen Bildungsdotters um die Kerne wahrnehmbar; und ausserdem treten Radiationsfiguren, sogenannte Sonnen, um die Kerne auf (s. Fig. 1). Diese Radiationen bestehen darin, dass auf dem Durchschnittsbilde radiäre Züge von feinkörnigem Dotter die Masse der groben Körner des Nahrungsdotters in radiär geordnete keilförmige Segmente zerlegen, und dass an denjenigen Stellen, wo diese Dotterstrahlen sehr dünn sind, die meist ovalen Dotterkörner mit ihrer Längsaxe in Richtung des Radius gestellt sind. Zwischen den benachbarten Sonnen ist fast immer ein Streifen nicht radiirter Substanz wahrnehmbar.

Diesem Stadium der Bekernung oder Nucleisation des Dotters folgt dann die wirkliche Zerlegung der Dottermasse in den einzelnen Kernen zugehörige Zelleiber. Diese Sonderung bekundet sich durch die Ausbildung der feinkörnigen, an Dotterkörnern freien Trennungslinien und stellenweise auch durch das Vorhandensein von Lücken zwischen den abgerundeten Seiten benachbarter Zellen.

Diese Cellulation des Dotters geht ebenso wie die Nucleisation desselben zu sehr verschiedenen Zeiten vor sich. Sie kann neben einer Semigastrula noch fehlen und neben einer jungen Semimorula oder Semiblastula schon in dem Maasse vorhanden sein, dass die Zellen nur wenig grösser sind als in der normalen Hälfte. Die Ausbreitung dieser Cellulisation im Raume zeigt ein typisches Verhalten, welches von besonderer Wichtigkeit ist: Die nachträgliche Cellulation der operirten Eihälfte beginnt stets unmittelbar neben der entwickelten Hälfte und schreitet von da aus continuirlich fort¹⁾.

¹⁾ Solche Eier bieten alsdann ein ähnliches Verhältniss dar, wie erst am Ende der Laichperiode befruchtete nicht operirte Eier. Die Durchfurchung bleibt nemlich gegen Ende der Laichperiode auf der unteren, weissen Hälfte manchmal lange aus; und noch ausgesprochener ist dies

Nur einmal habe ich eine isolirte Zelle in ringsum noch nicht cellulirter Substanz gesehen.

Die Zellen, in welche die operirte Furchungskugel auf diese Weise nachträglich zerlegt wird, sind von sehr verschiedener Grösse innerhalb desselben Präparates; meist etwas grösser, manchmal aber auch mehreremale grösser als die Dotterzellen der entwickelten Hälfte; vereinzelt kleiner; grosse und kleine Zellen liegen unmittelbar neben einander. Gelegentlich sah ich Theilungserscheinungen an den grösseren Zellen, so dass also die durch secundäre Zerlegung des bekernten Dotters gebildeten Zellen auch der weiteren Zerlegung durch Theilung fähig sind, gleich den Furchungskugeln. Zu derselben Annahme gelangen wir durch die Beobachtung, dass auf dem Stadium des Hemiembryo die operirte Hälfte, wenn oder so weit sie überhaupt cellulirt ist, meist aus kleinen Zellen gebildet sich zeigt.

Worin eigentlich die Reorganisation innerhalb der anscheinend mit Abkömmlingen des der operirten Eihälfte zugehörigen Furchungskernes versorgten Dotterpartien besteht und an welchem von beiden Theilen sie sich vollzieht, wissen wir nicht. Wir sahen blos, dass die mit der Kerntheilung normaler Weise verbundene Dottertheilung ausgeblieben war, vermögen aber nicht zu beurtheilen, ob dies durch Veränderung des Dotters oder der Kerne oder beider bedingt war. Und deshalb entzieht es sich uns zugleich, durch welches Theiles Reorganisation nun die nachträgliche Radiation und Cellulation des Dotters ermöglicht wurde, und auf welchen Wirkungen und Ursachen sie beruht. In denjenigen Theilen, welche mit transmigrirten Kernen versehen worden sind, könnte man vermuthen, dass der Einfluss dieser normalen Kerne eine Reorganisation des Dotters bewirkt habe. Und da die Cellulation stets nur in Berührung mit

auch schon zur normalen Zeit an Rieseneiern vom $2-2\frac{1}{2}$ -fachen des normalen Durchmessers. Dasselbst ist die mittlere Hälfte der Unterseite des Eies oft noch ganz ungefurcht, während die obere, schwarze Seite schon in ganz feine Theile zerlegt ist. Diese Rieseneier beweisen also direct die Haeckel-Balfour'sche Theorie, dass die partielle Furchung durch die Anhäufung grösserer Mengen von Dotter im Ei bedingt ist, während derselbe Effect an Eiern von normaler Grösse gegen Ende der Laichperiode wohl auf eine Abnahme der sondernden Kräfte zurückzuführen ist.

schon cellulirtem Material vor sich ging, so liegt es nahe, in dieser Berührung einen zu höherer vitaler Gestaltung anregenden Einfluss anzunehmen.

Die soeben geschilderte Art der nachträglichen Cellulation des Dotters erstreckt sich, in Gleichem wie oben von der Nucleisation desselben berichtet wurde, nur auf die nicht veränderten, nicht vacuolisirten und nicht mit abnormen Kernen versehenen Theile; während die in dieser Weise abnormen Partien durch einen weiterhin zu schildernden, abweichenden Modus und zwar erst später wieder verwendbar gemacht werden.

Die in dem Dotter der unentwickelten noch nicht cellulirten Eihälfte zerstreuten Kerne erinnern auf dem Stadium grösserer Protoplasmaansammlung um sie mit ihren radiären Protoplasmaausläufern etwas an die plasmodienartigen Zellen, welche Kupffer und Gensch¹⁾ in dem Dotter der Knochenfische beobachtet haben, und desgleichen an die ähnlichen Bildungen, die Rückert²⁾ bei Selachiern neben dem Rande der Keimscheibe gefunden und Merocyten genannt hat. Die Merocyten Rückert's sind durch ungewöhnliche Grösse oder durch grössere Zahl der Kerne ausgezeichnet³⁾, während hier bei uns die übergewanderten Kerne die normale Grösse haben. Gemeinsam aber ist den Bildungen dieser Autoren und den unseren, dass sie sich für die Verwendung der Dottermasse zum Aufbau des Organismus nützlich erweisen, wie wir bezüglich der unseren aus der weiter unten zu schildernden Postgeneration ersehen werden. Dagegen bekunden die von mir beobachteten abnorm beschaffenen, durch ihre Grösse jedoch den grossen Kerngebilden dieser Autoren entsprechenden Kerne in Bezug auf Nützlichkeit, so viel ich bis jetzt sehe, zunächst das entgegengesetzte Verhalten, in dem gerade an denjenigen Stellen, wo sie lagern, die Cellulation am längsten ausbleibt;

¹⁾ H. Gensch, Die Blutbildung auf dem Dottersack bei Knochenfischen. Archiv f. mikr. Anat. 1881. Bd. 19. S. 146.

²⁾ F. Rückert, Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München 1885.

³⁾ Dies legt den Gedanken nahe, dass vielleicht manche meiner „Kernnester“ mehr den Merocyten Rückert's entsprächen, und dass deshalb die Kernnester so lange persistiren, nemlich bis alle hochgradig veränderte Dottersubstanz wieder assimilirt wäre. Doch scheint mir dies infolge des oben angeführten Verhaltens weniger zutreffend.

ja manchmal werden sie ganz an den Rand gedrängt, durch geordneten Zusammenschluss der unterliegenden Zellen abgesondert und so eliminirt, also ganz von der Verwendung zum Aufbau des Organismus ausgeschlossen.

Die erste Art der Reorganisation der operirten Eihälfte bestand in der Versorgung derselben mit einer grösseren Anzahl von Kernen, und in der nachträglichen Abgliederung von Zellterritorien um jeden dieser vielen Kerne. Auf diese Weise werden aber, wie erwähnt, nur die nicht sichtbarlich veränderten Partien des Dotters reorganisirt, und auch diese nicht immer, denn mehrere Male sah die nicht entwickelte Gegenhälfte einer Semiblastula auf den optischen Durchschnittsbildern normal aus und war auch nicht allenthalben durch eine Demarcationslinie von ersterer geschieden, und gleichwohl waren keine Kerne in ihr auffindbar. Die vacuolisirten Partien des Dotters und die Bezirke mit den abnormen Kernen dagegen bleiben bei dieser Art der Wiederverwendung stets unbetheiligt. Wo diese Substanzen unmittelbar neben der lebenden Hälfte liegen, ist der Uebertritt von Kernen lange Zeit ganz gehemmt, und frühestens am Ende der Blastulastufe fand ich Bilder, welche auf eine zweite Art der Reorganisation hindeuten, und zwar auf eine Reorganisation, die sich vorzugsweise auf diese hochgradig abnormen Substanzen erstreckt.

An einer solchen Semiblastula sieht man eine oder wenige vollkommen abgegrenzte, rundliche Zellen jenseits der Medianebene in die noch an Dotterkörnern reichere Partie zwischen den Vacuolen eingelagert und halb oder fast ganz von dieser Substanz umschlossen. Diese Zellen weichen sowohl durch ihre rundliche Gestalt, wie auch durch verschiedene bald etwas erheblichere, bald geringere Grösse und durch grösseren Gehalt an Dotterkörnern von den polyedrischen Zellen der normalen Nachbarschaft in der entwickelten Hälfte ab, aber sie führen immer Kerne von derselben Beschaffenheit als diese normalen Zellen. Nur äusserst selten habe ich noch jenseits dieser rundlichen, im Verhältniss zu den durch Modus I gebildeten Zellen kleinen Zellen noch einen freien Kern in der Dottersubstanz gesehen. Derselbe Modus ist auch neben Semigastrulae und Hemiembryones zu beobachten, und geht auch von den Dotterzellen

dieser Gebilde aus und kann sich tiefer in die unentwickelte Hälfte hineinerstrecken.

Ich glaube diese Erscheinung so auffassen zu müssen, dass die schon weiter entwickelten, kleineren Zellen oder ihre Kerne fähig sind, auch in höhergradig veränderten Dotter einzudringen und ihn wieder zu beleben; bestehe diese Wiederbelebung nun darin, dass die Zelle an der Grenze den anliegenden Dotter als Nahrung aufnehme und bei der Theilung dieser Zellen dann die eine der Tochterzellen in dem ursprünglich fremden Gebiete liegt; oder dass bei einer Theilung, wie beim ersten Modus, der Kern mit sehr wenig Protoplasma übertritt, mit dem Unterschied jedoch, dass er dann aber nicht weiter wandert und sich nicht eher theilt, als bis die Umgebung durch seinen Einfluss wieder so weit belebt ist, dass er sie um sich zu einer abgeschlossenen Zelle gruppirt. Welches von beiden das Richtige ist, ob Verdauung und neue Assimilation auch des Bildungsdotters, oder directe Wiederbelebung desselben, ist vorläufig nicht zu sagen.

Diese zweite Art der Reorganisation ist vielleicht ähnlich der von Rückert bei Selachiern beschriebenen normalen Verwendungsweise von Kernen zum Aufbaue des Embryo, indem daselbst die kleinen, neben der Keimscheibe sich findenden Kerne mit ihrem kleinen Protoplasamantel sich vom Dotter allmählich ablösen und neue Zellen bilden. In beiden Fällen findet Abgliederung des Materiales gleich in kleine Stücke, allmähliches Vorrücken dieses Prozesses im nicht ganz belebten Materiale und Verwendung für den Organismus statt.

Auf diese Weise sah ich grössere Strecken der operirten Hälfte wieder belebt werden; neben einer Semiblastula fand ich bereits die ganze zweite Hälfte des Daches durch solche, noch unregelmässig gestaltete meist rundliche Zellen gebildet, während der übrige Theil der operirten Furchungskugel noch nicht cellulisirt war. Zwischen den neuen wohlabgegrenzten Zellen waren auch Reste noch nicht verwendeten Dotters vorhanden.

Diese Art der Reorganisation vervollkommenet vielfach das Werk, welches die zuerst geschilderte Art nicht zu vollenden vermochte; und es ist daran zu denken, dass in späterer Zeit, wenn die auf erstere Art gebildeten Zellen schon durch Theilung

kleiner geworden sind, derselbe Prozess, statt von den Zellen der entwickelten Hälfte, auch von ihnen ausgehen und die in ihrem Bereiche liegenden abnormen Massen, besonders die Kernnester, aufzehren kann. Darauf deuten Stellen hin, wo einzelne nicht grosse Zellen in eine Gruppe von den oben geschilderten abnormen, grossen, rothen Kernen eingedrungen sind. An manchen Stellen der wiederbelebten Hälfte findet man auch viele dunkelrothe Schollen die Intercellularräume aussgussartig erfüllen. Man könnte dieselben wohl für die Reste abnormer Kerne ansehen mögen; gleich aussehende Bildungen finden sich indess auch gelegentlich in der normal entwickelten Hälfte auf mehreren Schnitten an einander entsprechenden Stellen.

Diesen beiden Arten der Ausdehnung der Wirkungssphäre der Zellen der entwickelten Hälfte auf die operirte und zugleich der Wiederbelebung und Verwendung ihres Materiales für den künftigen Organismus reiht sich noch eine dritte Art der Reorganisation an, welche unter Umwachsung der todten Hälfte von der äusseren Schicht der entwickelten Hälfte aus sich vollzieht. Dieser Modus findet sich in Präparaten, wo der Dotter der operirten Eihälfte in deren Innerem, insbesondere an der Abgrenzungsfläche gegen die entwickelte Hälfte hin, ganz vacuolisirt oder mit vielen abnormen Kernen durchsetzt ist. Ob diese Zersetzung und die abnorme Kernbildung allein durch die Operation hervorgerufen ist, oder ob sie durch die abnorme Retention der Eier im Uterus (da ich ja am Ende der Laichperiode operirte) bedingt ist, ist für unseren gegenwärtigen Zweck ohne Bedeutung. In anderen Fällen weniger ausgedehnter und vielleicht auch qualitativ geringerer Zersetzung findet sich der dritte Modus neben dem zweiten zugleich vor. Die Erscheinungen dabei sind folgende.

Von allen oder manchen Theilen der Peripherie der entwickelten Hälfte ausgehend erstreckt sich eine pigmentirte Zelllage auf die unentwickelte Hälfte mehr oder weniger weit fort; diese Lage ist an ihren der entwickelten Hälfte näheren Partien in ihrer Dicke aus zwei oder drei annähernd denen der Nachbarschaft der entwickelten Hälfte gleichenden Zellen gebildet, während sie gegen den freien, die Grenze des bereits Ueberzogenen darstellenden Saum einige oder mehrere Zellen weit

manchmal bloß aus einer Zelle in der Dicke dargestellt wird. Und während erstere Zellen mehr rundlich oder cubisch sind, zeigen sich letztere platt und sind zum Theil gegen den freien Saum noch zugeschärft, verhalten sich also wie auch sonst Epithelien, selbst hohe Cylinderepithelien, bei der Ueberhäutung eines Defectes. Gelegentlich sind jedoch auch einige der Randzellen dick und springen erheblich über den noch nicht umwachsenen Nachbartheil vor. An manchen Stellen sind die untersten Zellen dieser Umschliessungsschicht oder auch die einschichtig gelagerten Randzellen gegen die umschlossene Masse convex gestaltet und ruhen dann in entsprechenden Grübchen der nicht cellulirten Dottersubstanz. In Verbindung mit der Thatsache, dass die Aussenfläche der überhäuteten Partien nicht nur nicht der Dicke des mehrschichtigen Theiles der Umwachsungsschicht entsprechend, sondern überhaupt fast gar nicht über den regelmässig gekrümmten Bogencontour der unentwickelten Hälfte sich erhebt, ist mit Sicherheit zu folgern, dass die hier gelagerten Umschliessungszellen den Raum früherer Dottersubstanz einnehmen und es liegt daher nahe, anzunehmen, dass sie sich auch auf Kosten der von ihnen umschlossenen Substanz ernähren, vergrössern und vermehren. Die Abstammung dieser Umschliessungszellen aus der entwickelten Hälfte kann nicht zweifelhaft sein, da in manchen Fällen sonst nirgends Zellen oder normale Kerne in der operirten Hälfte sich finden.

Wir haben also drei Modi kennen gelernt, auf welche von der entwickelten Hälfte aus die operirte wieder belebt und damit, wie wir sehen werden, zugleich zu ihrer Verwendung zur Entwicklung vorbereitet wird. Der erstere Modus fand offenbar bloß bei geringer Veränderung des Materiales der operirten Hälfte statt und bewirkte wohl eine directe Wiederbelebung des nur wenig veränderten Dotters, welcher dann eine Abgliederung in gesonderte Zellterritorien nachfolgte; die Wiederbelebung geht dabei zwar auch successiv, aber doch sehr rasch vor sich und es sind oft schon im ganzen Bezirk Kerne vertheilt, ehe die Cellulation um die der entwickelten Hälfte unmittelbar benachbarten Kerne beginnt und von da aus dann rasch auf die übrigen Theile sich fortsetzt.

Die beiden anderen Modi dagegen sind fähig, auch in höhe-

rem Maasse veränderte Substanz wieder zum Aufbau brauchbar zu machen. Sie sind mit früherer Cellulation verbunden, schreiten aber nur langsam im Raume fort. Der eine davon vollzog sich im Inneren der operirten Zelle; und es war ungewiss, ob er die veränderte Substanz direct wieder belebt oder erst auf dem Wege der Aufnahme als Nahrung und der Assimilation in lebende Substanz überführt. Der letztere Modus dagegen ging von der Oberflächenschicht der entwickelten Hälfte aus, umschloss die veränderte Masse von aussen und führte sie wohl zweifellos auf dem Wege der Verdauung und Assimilation wieder in lebende Substanz über.

Alle drei Modi der Reorganisation kommen häufig neben einander vor; der zweite steht dem dritten offenbar sehr nahe und stellt vielleicht zugleich eine Zwischenform zwischen dem ersten und dritten dar, sofern bei dem zweiten Modus der Ueberschritt einzelner Kerne wirklich zum Wesen desselben gehört; andererseits würde er mit dem dritten Modus in seinem Wesen identisch sein und blos eine durch die räumlichen Verhältnisse bedingte kleine Modification desselben darstellen.

An den wiederbelebten Massen der operirten Furchungskugel vollziehen sich weiterhin Vorgänge, welche ich den blossen Reorganisationsvorgängen als Vorgänge der Nacherzeugung der nicht gebildeten Theile des Organismus, als Postgenerationsvorgänge gegenüberstellen möchte, da die Verhältnisse auf einen diese Scheidung begründenden principiellen Unterschied zwischen ihnen hindeuten. Die Postgenerationsvorgänge stellen, wie wir sogleich sehen werden, die fehlende Körperhälfte her. Da diese Hälfte aber überhaupt noch nicht gebildet war, so kann für diese ihre nachträgliche Bildung der Name Regeneration schon aus diesem Grunde keine Verwendung finden. Und da eine derartige hochgradige Regeneration, welche eine ganze halbe Körperhälfte wiederersetzt, für Wirbelthiere überhaupt nicht bekannt ist, so muss es zweifelhaft bleiben, ob die Vorgänge einer solchen Regeneration mit den jetzt zu schildernden der Postgeneration identisch sein würden. Von vorn herein kann eher ein gewisser Unterschied erwartet werden, weil bei der Postgeneration ein Theil des ursprünglichen, der fehlenden Körperhälfte zugehörigen Bildungsmateriales, der Bildungs- und Nahrungs-

dotter und ein Theil des Kernmateriales bei Modus I wieder belebt und direct verwendet wird.

Von dem dritten Reorganisationsmodus, wie er für sich am ganz zersetzten Dotter vorkommt, habe ich zur Zeit nicht genügend vorgeschrittene Objecte, um zu wissen, ob das durch ihn wiederbelebte Material auch zur Postgeneration verwendet werden kann; von dem zweiten Modus kann ich das auch nur vermuthen, so dass also die im Folgenden zu schildernden Erscheinungen zunächst nur als auf die erste Reorganisationsweise folgend aufzufassen sind.

Die Postgeneration beginnt äusserlich mit einem Vorgang, welcher dem des dritten Reorganisationsmodus ähnlich erscheint, nemlich mit der Umschliessung der operirten Hälfte durch eine besondere pigmentirte, mit dem Ectoblast der entwickelten Hälfte in Continuität stehende Zellschicht. Der Unterschied zwischen beiden zeigt sich aber auf den Durchschnitten und besteht einmal darin, dass im letzteren Falle die weiteren, zur Bildung eines typischen Ectoblast führenden Differenzirungen sogleich einsetzen, während ich ersteren Falles Derartiges, wie erwähnt, trotz grosser Ausdehnung der Umschliessungsschicht noch nicht beobachten konnte.

Die Umschliessung der nachträglich cellulirten Eihälfte durch eine schwarze Ectoblastschicht geht hauptsächlich in cephalocaudaler und ventridorsaler Richtung vor sich, so dass bald nur noch ein weisses Loch am caudalen Theil des Embryo neben dem vorhandenen einen Medullarwulst in dem schwarzen oder braunen Ueberzuge sich findet (Taf. III Fig. 7 u. 8). Dieses gerundete Loch sieht ähnlich aus wie die Hälfte eines noch weiten Urmundes oder Urafters. An der Bildung desselben ist aber auch eine Umschliessung in caudicephaler Richtung theilhaft, welche indess nur bis zur Stelle des normalen Urafters sich erstreckt. Diese Umschliessung verläuft also für die äussere Betrachtung ähnlich wie die normale Gastrulation. Ausserdem findet sich manchmal längs neben dem Medullarwulst und mit der Medullarplatte in Continuität ein schmaler schwarzer Saum, welcher der Umschliessung in cephalocaudaler Richtung vorausgeeilt ist und auf ein directes Fortschreiten der Ectoblastbildung von der Medullarplatte der entwickelten Hälfte aus zu

beziehen ist. Oft schon nach erst halber Umschliessung der nachcellulirten Eihälfte, manchmal erst später nach ganzer Umschliessung, folgt dann die Ausbildung des zweiten fehlenden Medullarwulstes nach und geht, soviel ich bis jetzt gesehen habe, bei den seitlichen Halbbildungen stets in cephalocaudaler Richtung vor sich. Dieser letztere Vorgang vollzieht sich innerhalb weniger Stunden und ein halber Tag oder eine Nacht genügt oft vollkommen, um einen Hemiembryo lateralis in einen ganzen Embryo mit zwei schönen Medullarwülsten zu verwandeln.

Das Entsprechende geschieht bei den Hemiembryones anteriores; und eben durch diese rasche Postgeneration der hinteren Körperhälfte sind mir die meisten meiner vorderen halben Embryonen in dem Bestreben möglichst alte Exemplare zu gewinnen, als solche in Verlust gerathen. Die Postgeneration der fehlenden hinteren Körperhälfte geht, wie ich beobachtete, von der entwickelten Hälfte aus und schreitet stetig nach hinten fort, und zwar gewöhnlich an der ganzen Abgrenzungslinie des Defectes nicht ganz gleichmässig, sondern auf der dorsalen Seite rascher.

Fig. 12 b zeigt einen Fall, wo die Postgeneration bloß von den Medullarwülsten und deren Nachbarschaft ausgegangen und schon ziemlich weit fortgeschritten ist. Einer Verwechslung mit einem etwaigen blossen Anachronismus der Entwicklung der vorderen und hinteren Hälfte, also mit einer bloß verspäteten, aber sonst normal sich vollziehenden Bildung der hinteren Hälfte wird, abgesehen von den inneren Vorgängen, schon durch dieses successive Fortschreiten ihrer Bildung von dem bereits entwickelten aus vorgebeugt.

Findet diese Postgeneration bei Hemiembryones laterales statt, so holt sie in der Bildung des zweiten Medullarwulstes die andere Hälfte ein und die Entwicklung schreitet dann in beiden Antimeren weiter, das Medullarrohr wird geschlossen, der Kopf und Schwanz und die Ursegmente des Rumpfes werden beiderseits zu normaler Gestalt ausgebildet. Zum Theil entstehen dabei muntere, zum Theil aber auch bei äusserlich normaler Gestaltung matte, schwächliche, leicht absterbende Kaulquappen.

Manchmal auch ist die Postgeneration unvollkommen oder

sie bleibt ganz aus, wie in Fig. 8 und 9, während sich die entwickelte Hälfte weiter differenzirt. In diesen ältesten meiner Fälle ist die Cellulation der operirten Hälfte im Inneren noch unvollendet; neben dem halben Medullarrohr liegt ein grosser Block feinkörniger, schwach gelblicher, wahrscheinlich geronnener Substanz, der der Zerlegung Widerstand geleistet und wohl auch die äussere Umwachsung gehemmt hat.

Die Besichtigung von Durchschnitten durch solche in Postgeneration begriffene Hemiembryonen lässt nun weiteren Einblick in die Vorgänge der Postgeneration gewinnen.

Zunächst ist zu erwähnen, dass bei der Postgeneration der einen Körperhälfte eine Furchungshöhle und dem entsprechend auch später eine Blastulahöhle nicht gebildet wird. [Hierbei ist natürlich abzusehen von dem oben mitgetheilten nicht seltenen Fall, wo die Furchungshöhle der Semiblastula wohl durch zu grosse Flüssigkeitsausscheidung in die noch gar nicht cellulirte operirte Hälfte sich hineingebildet hatte. Und dergleichen entsteht manchmal eine grosse Höhle von etwa 300 μ Durchmesser an anderer Stelle ¹⁾, welche leicht eine Furchungshöhle vortäuschen kann, sofern sie nahe der Oberfläche liegt und, wie es vorkommt, diese oberflächliche Grenzschicht bereits nach dem zweiten Modus cellulirt worden ist. Die genauere Betrachtung ergibt dann durch die feineren Unterschiede die richtige Deutung.]

Die Durchschnitte zeigen an den Stellen der Umschliessung der operirten Eihälfte mit einer besonderen braunen Zellschicht auf den ersten Blick wiederum ähnliche Bilder, wie bei der Umwachsung der durchaus zersetzten, nicht cellulirten Eihälfte; und ich muss es, wie oben gesagt, in Zweifel lassen, ob letzterer Vorgang nicht eine Vorstufe der Postgeneration sein kann. Die zu schildernden Vorgänge dieser letzteren habe ich indess bis jetzt blos an Eiern beobachtet, wo schon der grösste Theil des Inneren der operirten Furchungskugel cellulirt war und nur

¹⁾ Eine Neigung zur Flüssigkeitsabscheidung nach innen scheint überhaupt vorhanden zu sein, denn die beschriebene Vacuolisation ist wohl auch darauf zurückzuführen; und selbst unbefruchtete Eier bilden am Ende der Laichperiode in einigen Tagen während des Imwasserliegens diese Veränderung aus.

noch wenige abnorm beschaffene, nicht cellulirte Stellen vorhanden waren, während ich die Reorganisation durch Umwachsung nur an fast durchaus abnorm gewordenen Eihälften vorgefunden habe.

Bald aber stellen sich charakteristische Unterschiede in der Umschliessung durch Postgeneration von derjenigen durch Reorganisation nach dem dritten Modus ein. Falls keine besonderen störenden Momente im Wege liegen, sind zunächst die Umschliessungszellen regelmässiger gestaltet und formiren eine in ihrem Bau dem normalen Ectoblast der primär entwickelten Hälfte entsprechende Schicht. Diese steht stets mit letzterem in continuirlichem Zusammenhang.

Der Ectoblast der normal entwickelten Eihälfte wird an den seitlichen und ventralen Theilen des Embryo auf der Stufe der noch nicht vereinigten Medullarwülste durch zwei einander berührende Zellschichten dargestellt, von denen die äussere aus einer einfachen Reihe etwas platter, nur an manchen Stellen schon fast cubischer Zellen gebildet wird. Dieselben bestehen aus feinkörniger, aussen braun pigmentirter Zellsubstanz und aus grossen, tief roth gefärbten Kernen. Diese Zellen formiren in ihrer Gesamtheit mit ihrer schwach convexen Aussenfläche einen der Oberfläche des ganzen Eies entsprechend gebogenen einfachen Contour, während sie nach innen zu in Folge ihrer ungleichen Höhe mehrfache unregelmässige Zacken bilden. Die innere Schicht des Ectoblast ist gleichfalls aus einer in den seitlichen und ventralen Partien des Embryo einfachen Lage aber sehr platter Zellen dargestellt, welche gleichfalls noch aus feinkörniger Substanz, aber doch schon von etwas gröberem Korn, gebildet sind und etwas kleinere, gleichfalls tief roth gefärbte Kerne einschliessen. Diese Zellen schliessen sich nach innen zu zur Bildung eines glatten, nur der Biegung der ganzen Schicht entsprechend gebogenen Contours zusammen; mit ihrer unregelmässigen Aussenfläche dagegen schmiegen sie sich in die Unregelmässigkeiten der Innenfläche der äusseren Schicht ein. Durch diesen glatten Contour scheiden sich also die Zellen des Ectoblast vollkommen scharf von den unter ihnen liegenden, von ihnen bedeckten Theilen.

Die Umschliessungsschicht der operirten Eihälfte ist nun

nach der Seite der entwickelten Hälfte hin in gleicher Weise gebildet, so dass ich nicht anstehe, diese Schicht hier gleichfalls als Ectoblast aufzufassen; zumal da sie auch in der weiteren Entwicklung sich als solches bewährt. Doch sind in je grösserem Abstände von der normalen Hälfte und um so näher dem freien Rande dieses neugebildeten Ectoblastes die Zellen desselben noch um so unregelmässiger gestaltet und um so weniger geordnet. Zum Theil auch sind diese Zellen grösser, und besonders die der inneren Schicht sind durch Reichthum an grossen Dotterkörnern ausgezeichnet. Stellenweise fehlt auch die vollkommene Zusammenschliessung derselben zu einem glatten Abgrenzungscontour gegen die von ihnen umschlossene Masse. Letztere besteht aus den secundär gebildeten grossen Zellen, die ich als „Dotterzellen“ bezeichnen will, weil sie durch ihre Grösse, sowie durch ihre Anfüllung mit grossen Dotterkörnern und ihren grossen bläschenartigen, schwach rothgefärbten Kern den normalen Dotterzellen gleichen. Obgleich die Kerne der tiefen Lage des neuen Ectoblast schon kleiner und dunkelroth gefärbt und die Zellen selber schon deutlich langgestreckt sind, so stellen diese Zellen durch ihre Grösse und noch unregelmässige polyedrische Gestalt und ihre unvollkommene Ordnung Uebergänge zu den noch grösseren, an Dotterkörnern reicheren, und noch weniger typisch geordneten „Dotterzellen“ dar, deren Kerne in den neben dem Ectoblast gelegenen Zellen nicht selten gleichfalls kleiner und tiefroth sich zeigen.

Gegen den freien Saum des neuen Ectoblast hört dann an manchen Präparaten jede Abgrenzungsmöglichkeit des Ectoblast gegen die Dotterzellen auf. Die Zellen bieten blos noch nach aussen hin einen einfachen glatten Abgrenzungscontour dar, was indess bei den oberflächlichen Dotterzellen auch der Fall ist; und dieser erstere äussere Contour läuft meist ohne jede Knickung in den von den Dotterzellen gebildeten über, so dass also die Ectoblastzellen nicht als eine nachträgliche Auflagerung auf die Unterlage sich darstellen, wie es theilweise bei der Umwachsung der todtten Eihälfte der Fall war, sondern dass sie durchaus das unterliegende Dotterzellmaterial substituiren. Das Pigment ist in den äusseren Zellen des Ectoblastrand blos noch in der äussersten dünnen Rinde der Zellen gelagert, gleich wie

auch in den sich anreihenden noch ganz grossen, aber mit schon stärker gefärbten Kernen versehenen Dotterzellen. Weiter hinaus folgen dann nichtpigmentirte Dotterzellen mit den blassen Kernen. Die am Rande gelegenen Ectoblastzellen sind zugleich auch grösser als die anderen und haben keine typische Gestalt, zum Theil sind sie sogar rund und liegen locker, Lücken zwischen einander lassend wie Dotterzellen der Blastula und haben grosse rothe Kerne.

Führen wir uns diese wichtigen Befunde noch einmal zusammenfassend und in ihrer Reihenfolge von den indifferenten Dotterzellen zu dem vollkommen formirten Ectoblast vor, so finden wir zunächst am weitesten die Veränderung der Kerne vorgeschritten, indem in sonst vollkommen unverändert aussehenden Dotterzellen schon tiefrothe Kerne sich finden. An der Oberfläche ist damit zugleich verbunden die Pigmentbildung; diese erstreckt sich noch auf grosse, in ihrer Gestalt ganz unveränderte Dotterzellen, soweit sie schon einen tiefroth gefärbten Kern haben. Dann folgt die Zerkleinerung der grossen Zellen durch Theilung bei noch vollkommen unregelmässiger Anordnung und Gestalt derselben. In der nächsten Zone findet Zusammenschliessung und Formung der Zellen zu einer auch gegen die Unterlage hin schon etwas abgeschlossenen Schicht statt, und danach erst formiren beim weiteren Zusammenschluss die Zellen die beiden typischen, oben geschilderten Schichten. Während so z. B. in der Mitte der Uebergangsschicht die Zellen zwar klein geworden sind und rothe Kerne haben, aber noch nicht die richtige Gestalt und Anordnung besitzen, also noch nicht vollkommene Ectoblastzellen sind, vermögen sie doch schon den Reiz zu der ihnen gleichen Bildung weiter zu geben, und sie selber werden erst dann, wenn schon mehr geordnete und typischer gestaltete Zellen neben ihnen liegen, auch veranlasst, diese specielleren Veränderungen vorzunehmen. Also die vollkommene Einordnung in den Schichtenverband und danach die typische Gestaltung sind die erst zuletzt eintretenden Vorgänge. Die Einordnung ist aber das Frühere vor der typischen Gestaltung, denn ich finde die tiefe Lage des Ectoblast an manchen Stellen schon für sich formirt, aber noch aus abnorm grossen und dicken Zellen gebildet. Da diese Vorgänge,

Kernumwandlung, Pigmentbildung, Zelltheilung, Zellordnung, Zellgestaltung hier gesondert vorkommen, so sind sie als in gewissem Maasse von einander unabhängige, besondere Vorgänge zu betrachten, von denen jeder demnach auch seine besondere Ursache haben muss. Wie weit diese Unabhängigkeit geht, insbesondere, ob die früher angeführten Stufen stets die Vorbedingung der nächstgenannten sind, vermag ich vorläufig nicht zu sagen.

Fragen wir nunmehr sogleich nach der morphologischen Bedeutung dieser Befunde, d. h. suchen wir aus ihnen den Vorgang dieser postgenerativen Ausbildung des Ectoblastes nicht nach seinen Kräften scil. Ursachen, sondern als gestaltlich und qualitativ veränderndes Geschehen abzuleiten.

Zunächst könnte man denken, die Ausbreitung des Ectoblast auf der operirten Seite geschehe durch Flächenwachsthum des Ectoblast auf der normalen Hälfte und durch der Vergrösserung entsprechendes Herüberschieben nach der operirten Eihälfte. Da wir aber den Ectoblast ganz den Raum der Dotterzellen substituiren sahen, so müssten hierbei grosse Verschiebungen der letzteren vor sich gehen, die, wenn sie rein passiv erfolgten, mit hochgradigen Stauungen und entsprechenden Umformungen der Dotterzellen verbunden sein müssten.

Dass bei passiven Verschiebungen von Zellen letztere in ihrer Gestalt entsprechend der mechanischen Deformationstendenz verändert werden können, davon habe ich mich in einigen Fällen direct überzeugen können. Einmal sah ich die Zellen einer noch einschichtigen regenerirten Ectoblastlage neben einer sehr grossen, der Oberfläche genäherten Vacuole zu beiden Seiten derselben genau so gestaltet, wie es geschehen müsste, wenn eine einfache Lage von cubischen weichen Gebilden durch eine andrängende Blase auseinander gedrängt würde, das heisst, die Zellen waren in Richtung des Druckes abgeplattet, in dazu rechtwinkliger Richtung verbreitert; und da bei einer sich ausdehnenden Blase diese Richtung die radiäre ist, so war diese Veränderung entsprechend verschieden gerichtet: in der Mitte der Berührungsfläche war eine Zelle einfach platt, an den beiden Seiten dagegen waren die Zellen entsprechend schief verlagert und deformirt, der Art, dass die so gebildeten, der Kugel angeschmiegtten Zellen der

beiden Seiten mit ihren gepressten Enden entsprechend divergieren. In einem anderen Falle fanden sich in der Gegenhälfte einer Semiblastula die schwarzen oberen Zellen am Aequator neben einem daselbst liegenden Klumpen veränderter, gelblicher, wahrscheinlich geronnener Substanz so abweichend gestaltet, wie auch weiche Gebilde von der Gestalt der daneben liegenden normalen Zellen hätten werden müssen, wenn sie gegen einen nicht nachgebenden Klumpen gepresst worden wären.

Obleich nun in unserem Fall trotz der Substitution des Raumes der Dotterzellen durch Ectoblastzellen keine solchen Deformationen vorhanden sind, so wollen wir doch daraus noch kein Argument gegen die Verdrängung der Dotterzellen durch die Ectoblastzellen entnehmen. Denn da bei der normalen Gastrulation durch den vorwachsenden Saum des Urmundes gleichfalls eine solche räumliche Substitution vorkommt, ohne dass in der Mehrzahl der Fälle zugleich eine solche passive Deformation der ausweichenden grossen Dotterzellen erkennbar ist, so könnte die hierfür zu machende Annahme, dass die Zellen schon bei dem leichtesten stetigen einseitigen Druck zu einer Art activer Umordnung veranlasst werden könnten, auch hier in Anspruch genommen werden. Und wenn wir einmal solches Vermögen annehmen, dann kann auch das in unserem Falle vorhandene Fehlen einer Höhle (der Furchungshöhle), in welche die verdrängten Zellen wie bei der Gastrulation ausweichen könnten, nicht als absolutes Hinderniss aufgefasst werden. Es müsste die Umlagerung dann nur eine viel allgemeinere werden. Sicherer aber spricht gegen die Umschliessung der operirten Eihälfte durch Herüberschieben des Ectoblastes von der entwickelten aus das Fehlen einer scharfen Grenze des Ectoblast an seinem freien Rande gegen die Dotterzellen.

Dagegen zeugen die gerade an dieser Stelle sich findenden Uebergangszellformen zum Mindesten ohne Weiteres für eine Vergrösserung des Ectoblast von seinem freien Rande aus. Dieses Randwachsthum des Ectoblast könnte aber an sich auf sehr verschiedene Weise vor sich gehen. Einmal durch Vermehrung der schon vollkommen differenzirten Ectoblastzellen unter Aufzehrung der daselbst liegenden Dotterzellen. Doch fand ich an dieser Stelle nicht die Bilder, die man sonst bei der Aufzehrung

von grösseren Zellen durch kleinere, z. B. bei der Aufzehrung von quergestreiften Muskelfasern durch weisse Blutzellen nach Aufhebung der Blutcirculation, findet; nemlich dass die aufzehrende Zelle in die aufgezehrte mit einem convexen Rande mehr oder weniger tief eindringt. Im Gegentheil grenzen sich hier die Zellen gewöhnlich ziemlich eben gegen einander ab, was ich für ein wichtiges Zeichen dafür halte, dass jede derselben gegen den Druck des Nachbargebildes gleich kräftig ihre Gestalt zu wahren vermag.

Hier und da sieht es einmal aus, als dränge eine Ectoblastzelle mit ihrer Spitze zwischen die vor ihr liegenden Dotterzellen ein, aber wenn auf diese Weise die Vergrösserung erfolgte, dann brauchte nicht eine vollkommene Reihe von Uebergangsformen zwischen Dotter- und Ectoblastzellen vorhanden zu sein, sondern eine typische Art von Vordringungszellen am freien Rande des neuen Ectoblast würde genügen.

Eine weitere Möglichkeit wäre die, dass zwar die Hauptmasse der Ectoblastzellen, die Zellleiber, nicht wandern, dass aber die fortschreitende Differenzirung durch Kernwanderung, durch Uebertritt von soeben durch Kerntheilung gebildeten Kernen, mit oder ohne einen kleinen Protoplasmahof, aus den Ectoblastzellen in die Dotterzellen vermittelt werde. Wenn ich nun weiter unten auch Dotterzellen, welche gerade im Differenzierungsraum gelegen sind und zwei verschiedene Kerne enthalten als in dieser Zone vorkommend zu beschreiben haben werde, so werden wir doch auch zugleich erkennen, dass der zweite kleinere Kern hier sicher als ein Abkömmling des daneben liegenden grösseren Kernes der Dotterzelle, nicht aber als ein von aussen eingewandertes Gebilde zu betrachten ist. Dagegen habe ich nur ein Mal einen Kern scheinbar auf der Grenze zweier Zellen liegen sehen, und ausserdem häufig constatiren können, dass an der Grenze der Differenzierungszone grosse Dotterzellen bloss einen, aber schon tiefrothen, oder auch erst nur ein wenig tiefer rothen Kern enthielten, als die entfernteren Dotterzellen, denen sie sonst glichen, so dass also auch Uebergangsstufen zwischen den Kernen sich finden.

Weisen wir somit diese Möglichkeiten zurück, so spricht dagegen das Vorhandensein der allmählichen, in typischer Reihen-

folge mit dem grösseren Abstände von dem bereits vollkommen differenzirten Ectoblast auf einander folgenden Uebergangsformen von den typisch gestalteten und geordneten Ectoblastzellen zu den typischen Dotterzellen direct dafür, dass die Vergrösserung des Ectoblast an seinem freien Rande auf der operirten Eihälfte durch Umwandlung der Dotterzellen in Ectoblastzellen sich vollzieht. Ich schliesse also: Der Ectoblast wächst auf der nachcellulirten und sich nachentwickelnden Hälfte des Eies durch Fortschreiten der Differenzirung im ruhenden Materiale und zwar unter directer, mit Theilung verbundener Umwandlung der Dotterzellen in Ectoblastzellen.

Die hier gezogenen Folgerungen werden nun in einigen Punkten bestätigt und erweitert durch Beobachtungen, die ich bei Gelegenheit von Störungen des normalen Verlaufes dieser Postgeneration des Ectoblastes machen konnte. Manchmal befinden sich nemlich auf der reorganisirten Seite unter den Dotterzellen mit den grossen blassrothen bläschenförmigen Kernen noch Zellen mit den oben beschriebenen jugendlicheren, farblosen, noch von einem Pigmenthof umgebenen Kernen, wie sie nur der Morula und jungen Blastula normaler Weise zukommen (Fig. 4 J). Diese Zellen bleiben dann undifferenzirt¹⁾ und setzen der fortschreitenden Differenzirung ein Hemm-

¹⁾ Diese in Schichten höher entwickelter Zellen vereinzelt sich findenden, weniger differenzirten Zellen erinnern an das Bild, was ich mir nach Virchow's und Cohnheim's Hypothese von den „Geschwulstkeimen“ gemacht hatte. Damit soll natürlich nicht angedeutet sein, dass Körperteile, in welchen Geschwülste entstehen, deshalb als postgenerirte aufzufassen seien; obgleich Ausbleiben der primären Entwicklung einiger Furchungskugeln und Postgeneration der fehlenden Theile vielleicht bei Säugern ebensowohl spontan, d. h. ohne Operation, nur in Folge verspäteter Befruchtung des reifen Eies u. s. w. vorkommt, wie bei Fröschen. Aber dieser Anblick regte in mir den Vorsatz an, meine gegenwärtigen und alle zukünftigen Schnittserien von Embryonen auf solche eventuellen Geschwulstkeime durchzusehen und für ältere Stadien nach Färbungsmethoden zur Differenzirung derselben zu suchen. Wenn alle anderen Autoren, welche gleichfalls über derartiges Material verfügen, dasselbe thun wollten — und diese Anmerkung soll eine Anregung dazu geben — so würden wir wohl in absehbarer Zeit wissen, ob solche „Keime“ bei so vielen Individuen und im einzelnen Indivi-

niss der Art entgegen, dass die weitere Bildung der kleineren Zellen mit tiefrothen Kernen entweder in zwei Lagen gespalten an ihnen vorbeigeht; oder, wenn eine solche Zelle selber am äusseren Rande des Eies liegt, die Ectoblastbildung von der Oberfläche etwas in die Tiefe abgelenkt wird. Auch hierbei sind wieder alle die geschilderten Uebergangsformen von den fertigen, typisch geordneten und gestalteten Ectoblastzellen bis zu den unveränderten Dotterzellen wahrnehmbar, und zwar auf Bahnen, welche keineswegs von vornherein zur Ectoblastbildung bestimmt gewesen sein können. Dagegen fehlt es auch hier wieder vollkommen an Stauungserscheinungen und an Erscheinungen des Aufgefressenwerdens der Dotterzellen. Die kleinen, weder schon typisch gestalteten noch geordneten Zellen schliessen sich schon frühzeitig gegen die Unterlage, also in Richtung rechtwinkelig zur Richtung der fortschreitenden Differenzirung, zu einer glatt contourirten Schicht zusammen und sondern sich damit bereits von der Unterlage ab, zu einer Zeit, wo im Innern des Stratum selber noch keine typische Ordnung und Gestaltung der Zellen sich findet.

Dieselbe Störung des regelmässigen Fortschreitens der Ectoblastbildung kann durch das Vorhandensein der oben beschriebenen aus abnormen Kernen und der sie umgebenden feinkörnigen Substanz gebildeten Massen bedingt werden, welche schon der Cellulation widerstanden haben. In einigen solchen Fällen sah ich die Ectoblastzellen in der Tiefe gegen diese nach aussen davon gelegenen Massen zu einem glatten Abgrenzungscontour zusammengeordnet, so dass diese fremd gewordene Substanz durch den epithelialen Zusammenschluss der Zellen direct ausgeschlossen worden war. Manchmal sieht man auch die Ectoblastbildung durch eine noch grosse, an sich normal aussehende

dum in so grosser Anzahl sich vorfinden, dass wir alle oder einen erheblichen Antheil der nach acuter oder chronischer Reizung an der Reizstelle auftretenden „Geschwülste“ auf die zufällige Anwesenheit solcher Keime zurückzuführen vermögen (NB. sofern sie sich dauernd erhalten). In einem sonst normalen Froschembryo mit bereits geschlossenem Medullarrohre habe ich acht solcher nicht differenzirter Zellen von der Beschaffenheit der Zellen des Morulastadiums, d. h. grosse, meist runde Zellen mit nicht färbbarem, aber von schwarzem Pigment umgebenen Kerne, in alle drei Keimblätter zerstreut, aufgefunden.

Dotterzelle mit dem schon schwach rothen Kerne gestört, d. h. etwas nach der Tiefe abgelenkt; es muss also diese Zelle trotz ihrer scheinbar normalen Beschaffenheit zur Differenzirung ungeeignet gewesen sein und dadurch die fortschreitende Differenzirung abgelenkt haben. Hinter ihr kehrt dann aber die Ectoblastbildung sofort wieder zur Oberfläche zurück, und nur die Verdickung des Ectoblast an dieser Stelle nach der Tiefe zu bekundet uns die Ablenkung der Differenzirungsrichtung.

Bei einem der ersteren Fälle von Störung der Ectoblastbildung in der normalen Richtung durch einige junge Zellen mit farblosen Kernen beobachtete ich zugleich in dem äusseren Nebengebiet neben der etwas in die Tiefe abgelenkten Ectoblastbildung innerhalb mehrerer Dotterzellen ausser dem grossen, blasrothen, bläschenartigen Kern noch einen kleineren von etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ des Durchmessers desselben, welcher tiefer roth gefärbt ist, während der grössere etwas blasser aussieht, als in den Nachbarzellen mit bloss einem Kern. Der zweite Kern lag dicht am grösseren und war einmal an seiner freien Seite von einer radiären Anordnung der Dotterkörner umgeben. Einige Male sah ich ihn noch nicht vollkommen von dem grossen Kern gesondert, so dass er wie eine Abschnürung desselben erschien, gegen welche sich die noch im grossen Kern vorhandenen wenigen Chromatinfäden radiär ordneten, während die Hauptmasse des Chromatins in den zweiten Kern übergetreten war. Was diese eigenthümlichen Bildungen bedeuten, vermag ich zunächst nicht zu sagen; ich hoffe, im nächsten Frühjahr, wenn ich die Conservirung nicht mehr wie bisher bloss dem Zwecke der Gewinnung einer ersten Uebersicht über die gröberen formalen Vorgänge nach der Operation am Eie anpasse, sondern bei der Conservirung mehr Rücksicht auf die Erhaltung der Kerne nehme, darüber, wie über manche andere in dieser ersten Abschlagszahlung an das grosse Thema nur flüchtig berührte Frage, Aufschluss zu gewinnen.

Die vorstehende Schilderung bezog sich nur auf die Bildung neuen Ectoblastes von der ventralen Seite der primär entwickelten Hälfte aus; und von dieser Seite aus wird, wie erwähnt, der grösste Theil des Ectoblastes geliefert. Von der dorsalen Seite des Embryo her, also von der Medullarplatte aus, findet dagegen eine Umschliessung zunächst bloss im Be-

reiche desjenigen Theiles derselben statt, an dem bereits Ecto- und Entoblast sich geschieden haben, und die Keimblätter also mit einem freien seitlichen Rande endigen, wie an einem künstlichen Defect, was an der ventralen Seite von vornherein der Fall ist. Da hier ein allgemeineres Verhalten vorliegt, so will ich für den „freien seitlichen Rand“ der Schicht einen besonderen Namen einführen und ihn als „Unterbrechungsfläche“, das heisst, als Fläche welche die Fortsetzung der Schicht unterbricht, bezeichnen. Diese Sonderung vollzieht sich auf der Dorsalseite zuerst am Kopftheil und schreitet dann in cephalocaudaler Richtung fort. Ausserdem aber findet sich diese Bedingung öfter auch ganz hinten am Embryo erfüllt, sofern daselbst eine Entoblastbildung an der Innenseite des Medullarwulstes noch nicht vor sich gegangen ist und also die Urdarmhöhlenanlage noch fehlt. Auch hier erstreckt sich in Folge dessen die Ectoblastbildung herüber auf die andere Eihälfte.

Bei denjenigen Halbbildungen, welche bereits einen wohlentwickelten ganzen Medullarwulst haben, ohne dass auf der anderen Seite wenigstens eine Anlage seines Pendant erkennbar ist, wo also die Reorganisation und damit auch die Postgeneration der Art gehemmt worden ist, dass ältere wirkliche Halbbildungen sich vorfinden, da liegen als Ursache dieser Hemmung neben dem entwickelten Medullarwulst auf der operirten Eihälfte eine oder mehrere Schollen von noch nicht oder noch nicht vollkommen cellulirtem, schwach gelblich schimmerndem Dotter, welche wahrscheinlich das durch die heisse Nadel direct zur Gerinnung gebrachte Dottermaterial darstellen. Für diese letztere Auffassung spricht auch, dass um den Stiel des Extraovates, also um die Anstichstelle, häufig ein Hof ungefurchter ähnlich beschaffener Substanz übrig bleibt.

An Objecten, wo kein solches Hemmniss sich findet, oder wo dasselbe doch so schwach war, dass es schon früher, vermuthlich auf die zweite oder dritte Reorganisationsweise überwunden wurde, konnte ich die Resultate der von der Medullarplatte aus fortschreitenden Postgeneration verfolgen. Diese Lamelle erstreckt sich manchmal etwas verjüngt auf die operirte Eihälfte herüber und ist daselbst aus mehrschichtigem Cylinderepithel gebildet; weiter lateral ist die Formation keine

geschlossene mehr, und wir finden alle die oben beschriebenen Uebergangsstufen zu den Dotterzellen. Bedeckt ist diese Schicht nach aussen von einer einzelligen Lage braun pigmentirter cubischer Zellen, die als Fortsetzung des Ectoderm sich darstellt und an ihrem freien Seitenrande in ganz platte Zellen übergeht.

An einigen Stellen, wo wieder, wie schon an der ventralen Seite beobachtet, durch eingelagerte junge Dotterzellen mit farblosen Kernen die fortschreitende Differenzirung nur an einer kleinen Localität gehemmt wurde, finden sich, an die halbe Medullarplatte sich anschliessend, einige entsprechend hohe, pigmentirte Cylinderzellen auf der operirten Hälfte bis zu dem Hinderniss; über dieses hinaus sind dann wieder blos einige zunächst kleine, dann grössere Dotterzellen mit schon tief rothen Kernen vorhanden. Auch in einigen noch ganz grossen Dotterzellen der anschliessenden Gegend mit grossen Kernen ist die mit Carmin färbbare Substanz stark vermehrt, so dass diese Vermehrung der chromatischen Substanz somit als der erste Vorgang der beginnenden neuen Differenzirung der Dotterzellen aufzufassen ist. Auch durch eventuell vorhandene Lücken zwischen der veränderten, noch nicht cellulirten Substanz dringt dann die Differenzirung mit Vermehrung der chromatischen Kernsubstanz und Zerlegung der grossen Dotterzellen vor und bildet wiederum eine von der Oberfläche ausgeschlossene Fortsetzung der Ectoblastanlage. Manchmal scheinen hierbei solche junge Ectoblastzellen isolirt zu liegen, aber auf dem nächsten Schnitte findet man dann die Continuität mit der Schicht hergestellt. Es ist interessant zu sehen, wie grosse Strecken weit oft die blosse Bildung kleiner Zellen mit tiefrothen Kernen und noch mehr die Chromatinvermehrung der Kerne in den grossen Dotterzellen der eigentlichen Ectoblastbildung, die in der Herstellung einer zusammengeschlossenen Schicht geordneter Zellen besteht, vorausgeht.

Bezüglich der Postgeneration der hinteren Körperhälfte von der vorderen aus kann ich nach den Befunden an nur zwei in Sagittalschnitte zerlegten Embryonen blos erwähnen, dass der noch nicht weiter differenzirte, also der seitliche Theil des Ectoblast sich in der gleichen Weise weiter bildet wie bei der Postgeneration der lateralen Körperhälfte. Dagegen geht die Postgeneration der hinteren Hälfte der Medullarplatte, welche,

wie wir oben sahen, so ausserordentlich rasch erfolgt (Fig. 11 b) nicht durch Umwandlung in der Fortschreitungsrichtung gelegener Dotterzellen vor sich. Der Ecto- und Entoblast gehen am hinteren Rande der Medullarplatte continuirlich in einander über, es stossen daher in diesem Bereiche die Keimblätter nicht mit einem freien Seitenrande an die Dotterzellen, sondern die geschlossenen Schichten sind stets durch einen Spalt von der Dottermasse der hinteren Hälfte geschieden. Da trotzdem Postgeneration stattfindet, so müssen die betreffenden Zellen also in der Schicht selber producirt werden, und das dazu nöthige Material also von den Seiten her genommen werden. Diese Postgeneration vollzieht sich also in einer der Regeneration entsprechenden Weise, wovon unten des Weiteren gehandelt werden wird.

Unter dem Ectoblast findet sich vielfach schon eine weitere, besonders differenzirte Schicht, welche stets mit dem Mesoblast der normalen Hälfte in Zusammenhang steht und den gleichen Namen verdient. Der normale Mesoblast besteht im ventralen und lateralen Theil des Mittelstückes des Embryo, auf dem Stadium des nahen oder eben vollendeten Schlusses des Medullarrohres, abgesehen von allerdings nicht seltenen Variationen, wie der Ectoblast gleichfalls aus zwei einzelligen Lagen, welche aber an manchen Stellen nicht scharf geschieden, sondern durch Ineinandergreifen der Zellen zu einer einzigen Schicht vereinigt erscheinen. Nach aussen und innen aber bietet der Mesoblast glatte Abgrenzungscontouren dar. Die Zellen sind erheblich grösser, dicker und an Dotterkörnern reicher als die des Ectoblast und führen kein Pigment; sie besitzen aber gleichfalls tief roth gefärbte, also chromatinreiche Kerne. Die innere Schicht des Mesoblast besteht vorwiegend aus abgeplatteten Zellen.

Die Mesoblastschicht setzt sich nun von manchen Hemiembryones laterales auf die operirte und nachträglich cellulirte Eihälfte fort. Ihre Zellen sind dabei nach aussen hin meist schon zu einem glatten Abgrenzungscontour zusammengeschlossen, sofern daselbst bereits Ectoblast gebildet ist; wenn jedoch die Bildung dieses, durch Widerstand leistendes Material verzögert, noch nicht so weit vorgedrungen ist, finde ich den Mesoblast nach aussen noch nicht scharf abgegrenzt. Desgleichen ist nach

innen zu vielfach keine scharfe Grenze vorhanden, indem Zellen des Mesoblast noch mit ihren Ecken mehr oder weniger tief zwischen anliegende Dotterzellen eingreifen und umgekehrt. Nicht selten auch besitzt eine solche anliegende Dotterzelle einen eben solchen, intensiv rothen, kleinen Kern als die Mesoblastzelle, und manche dieser innen anliegenden Dotterzellen sind gleichfalls klein. Diese Uebergangsformen und die unvollkommene Abgrenzung der Schichten nach innen vermehren sich gegen den freien Rand des Mesoblast hin und finden sich auch an ihm selber. Je näher diesem Rande, um so weniger sind die Zellen des neuen Mesoblast zu zwei getrennten Lagen gesondert, sondern die äusseren und inneren Zellen greifen tief zwischen einander ein, oder es liegen gar noch dritte Zellen zwischen ihnen.

Die Vorsprünge der Zellen des neugebildeten Mesoblast nach innen bekunden uns wieder, dass die Ausbreitung desselben nicht durch Wachsthum an Stellen, welche vom freien Rande entfernter liegen und unter Vorschieben des distal davon befindlichen Theiles vor sich gehen kann, sondern dass das Wachsthum der Schicht am freien Ende selber stattfinden muss. Erscheinungen von Massenverschiebungen, von Aufzehren der Dotterzellen durch die specifischen Zellen, oder von Kernübertritt aus letzteren in die Dotterzellen sind gleichfalls nicht wahrnehmbar, so dass wir also auf Grund der beschriebenen Uebergangsformen, wie beim Ectoblast, annehmen müssen, die Bildung und das Wachsthum des Mesoblast auf der operirten und reorganisirten Eihälfte erfolgt durch Fortschreitung der Differenzirung im ruhenden Dottermateriale und zwar unter directer mit Theilung verbundener Umwandlung der nachträglich gebildeten Dotterzellen. Diese Umwandlung vollzieht sich auch hier wiederum blos da, wo die Dotterzellen von schon weiter als sie selber differenzirten Mesoblastzellen berührt werden. Obgleich aber diese Berührung auch mit den nach innen zu gelegenen Zellen erfolgt, so schreitet die Mesoblastbildung doch nur in Richtung der Fläche fort. Manchmal aber sieht man, dass nach Innen vom Mesoblast eine Dotterzelle in Kern und Grösse die Beschaffenheit einer Mesoblastzelle erlangt hat, gleichwohl aber vom Mesoblast ausgeschlossen ist. Wenn also beim Vorschreiten der Differen-

zirung mehr als zwei Zellen (quer zur Fläche gezählt) in Grösse und Kern die Beschaffenheit von Mesoblastzellen erlangt haben, so werden doch bloß die beiden äusseren dem Mesoblastverbande eingefügt, die inneren dagegen bleiben ausgeschlossen (s. Fig. 4). Dies gilt indess bloß für die ventrale und laterale Gegend; ist dagegen die Regeneration schon bis zu den mehr dorsal gelegenen Theilen vorgeschritten, so wird wunderbarer Weise entsprechend der grösseren Dicke des Mesoblast an dieser Gegend in der normalen Hälfte auch hier eine dickere, aus mehr als zwei Zellen gebildete Mesoblastschicht hergestellt. Es müssen also noch besondere Gestalt bestimmende Kräfte am rechten Orte vorhanden sein oder zur Wirkung gelangen, um die dieser Gegend des künftigen Embryo zugehörige spezifische Formation herzustellen, Kräfte und Vorgänge für welche uns jede Ahnung eines Verständnisses fehlt.

Die postgenerative Mesoblastbildung geht auch in dorsiventraler Richtung vor sich, und zwar unter wesentlich denselben Erscheinungen, wie sie soeben geschildert worden sind, nur in entsprechend dickerer Lage. Sie findet aber wiederum bloß von solchen Stellen aus statt, wo Ecto- und Entoblast schon von einander getrennt sind und daher die Chorda unmittelbar neben der operirten Hälfte liegt.

Auch bei der Mesoblastpostgeneration ist zu bemerken, dass jüngere Dotterzellen mit noch nicht färbbaren Kernen, sowie auch Reste von noch nicht cellulirter Substanz, die Differenzirung hemmen und so die Mesoblastbildung an ihnen vorbei in die Tiefe ablenken oder die Bildung in zwei Schichten trennen; aber nach der Umgehung eines solchen Hindernisses schlägt die weitere Differenzirung bald wieder die richtige Bahn ein: wiederum ein in seinem Wesen durchaus räthselhafter Vorgang.

Da die Mesoblastbildung bald hinter der Ectoblastbildung zurückgeblieben, bald ihr vorausgeeilt angetroffen wird, je nach den zufälligen Hindernissen durch im Wege liegende nicht differenzirungsfähige Zellen, welche die eine oder andere Schicht zu überwinden bzw. zu umgeben hat, so ergibt sich, dass beide Differenzirungen unabhängig von einander vor sich gehen können. Die Uebergangszellen von den typischen Mesoblastzellen zu den Dotterzellen haben dasselbe Aussehen wie die Uebergangszellen

zwischen den Ectoblastzellen und Dotterzellen; man kann daher, wenn keines von beiden dem anderen vorausgeeilt ist, nur durch Verfolgen des Anschlusses der Reihe der Uebergangszellen an eines dieser Keimblätter erkennen, welchem derselben sie zugehören, da ja, wie wir sahen, auch Ectoblastzellen in die Tiefe eindringen können.

Wir kommen nun zur Postgeneration des Entoblast in der operirten Eihälfte und zur Bildung der von demselben umschlossenen Urdarmhöhle.

Da die äussere Umwachsung der operirten Hälfte mit Ectoblast der Hauptsache nach in den Richtungen der normalen Umschliessung der weissen Unterseite des Eies, also wie bei der Gastrulation, erfolgte, so lag es nahe, zu vermuthen, dass dieser Vorgang der Postgeneration eine Wiederholung der normalen Gastrulation darstelle; dass also bei der Umschliessung der operirten Eihälfte mit Ectoblast an der Innenseite desselben zugleich eine innere Epithellage, der Entoblast, gebildet, und damit zugleich auch ein Spalt zwischen dem Entoblast und der von ihm bedeckten Eioberfläche als Anlage der Urdarmhöhle hergestellt werde.

Die Besichtigung der Schnitte zeigte nun aber gerade das Gegentheil. Es wurde bei der Umschliessung kein Entoblast gebildet, sondern der Ectoblast blieb, wie wir schon gesehen haben, unmittelbar dem unterliegenden Dotter angeschmiegt, so weit nicht zugleich der Mesoblast gebildet wurde. Die fehlende Hälfte der Urdarmhöhle und der sie umschliessende Entoblast wird vielmehr nur von der schon gebildeten Urdarmhöhle des Hemiembryo und deren Entoblast aus postgenerirt.

Als Vorläufer dieser Postgeneration macht sich seitens der Dotterzellen der operirten Eihälfte eine radiäre Anordnung um die mediale dorsocephale Ecke der Urdarmhöhle der entwickelten Hälfte bemerkbar. Diese Anordnung ist zugleich mit entsprechend keilförmiger Gestaltung der Dotterzellen verbunden und durchsetzt manchmal die ganze Dottermasse der operirten Eihälfte, soweit diese noch nicht in die beiden äusseren Blätter differenzirt ist.

Darauf zeigt sich als nächstes Stadium eine Fortsetzung der Urdarmhöhle von der dorsocephalen Ecke aus in Form einer

queren Spalte in die andere Hälfte hinein. Dies bekundet sich dadurch, dass jetzt die Zellen zu beiden Seiten dieses Spaltes dicht zur Bildung eines glatten Abgrenzungscontours zusammengeschlossen sind, wobei die der Medianebene nächsten auch schon rechtwinkelig zu diesem Contour sich ausdehnen, während die mehr seitlichen noch zum Theil die schiefe, radiäre Anordnung erkennen lassen. Um die seitliche Ecke dieses Spaltes sind dann die übrigen Zellen wieder radiär geordnet, wie dies ja auch während der ersten Bildung der normalen Urdarmhöhle am Fundus derselben der Fall ist. Es geht also eine eigenthümliche ordnende und gestaltende Wirkung von der Urdarmhöhle oder deren Wandung aus. Die Zellen, welche den Spalt begrenzen, sind sehr hoch und dick, und diejenigen Zellen, welche die dorsale Wandung der Urdarmhöhle bilden, haben auch, wie auf der normalen Hälfte, tiefrothe Kerne, während in der ventralen Wandung die Kerne in beiden Hälften blass sind. Die Entoblastzellen der postgenerirten Seite grenzen sich, wie die der normalen Seite, mit annähernd geraden Flächen gegen einander ab, so dass also wiederum nichts von einem Aufgefressenwerden durch diejenigen der normalen Hälfte wahrnehmbar ist. Da auch wieder die Erscheinungen von Massenverschiebungen und Stauungen fehlen, so schliesse ich, dass die vorher schon am Ort befindlichen Zellen sich umgeordnet und umgeformt haben; und da diese Differenzirung auch hier wieder nur in Continuität mit dem Entoblast der anderen Hälfte vor sich geht, so nehme ich wiederum an, dass der Differenzirungsreiz von den bereits differenzirten Zellen ausgeht und in dem ruhenden Dotterzellenmaterial sich ausbreitet und die Differenzirung desselben veranlasst.

Diese Postgeneration des Entoblast geht ferner, entsprechend dem Verhalten der anderen Keimblätter, blos von dem Theile des Entoblast aus, der schon vom Ectoblast getrennt ist, der also mit einem freiem Rande mit einer Unterbrechungsfläche, wie bei einem Substanzverlust, endet und mit diesem an das Material der operirten Hälfte anstösst; ausserdem vermisste ich die Postgeneration des Entoblast noch an mehreren jüngeren Präparaten, wo diese Trennung zwar bereits vollzogen ist, die Medullarrohranlage im Kopftheil aber noch wenig spezifische

Differenzirung aufweist. Erst an älteren Objecten, bei welchen diese Differenzirung schon sehr ausgesprochen ist, finden sich auch Erscheinungen der Postgeneration des Entoblast; dieselbe setzt also erst ziemlich spät ein. Allmählich wird dann die auf die geschilderte Weise angelegte spaltförmige Urdarmhöhle vergrößert und ausgeweitet.

Aus den auf diese Weise postgenerirten Keimblättern formen sich dann im weiteren Verlaufe, wie oben erwähnt, normale Organe; den Modus dieser weiteren Nachentwicklung habe ich indess noch nicht des Genaueren verfolgt.

Fassen wir das Ergebniss unserer Schlüsse über die Vorgänge der postgenerativen Bildung der Keimblätter zusammen, so konnten wir folgende Arten des Geschehens als für alle drei Keimblätter gültig feststellen¹⁾.

Erstens: die Postgeneration der Keimblätter geht immer aus von den schon differenzirten Keimblättern der normal entwickelten Eihälfte und zwar stets erst, wenn ein solches Keimblatt mit einer „Unterbrechungsfläche“ an die nachträglich cellulirte Dottermasse stösst. Die an diesen Stellen begonnene Bildung setzt sich stets continuirlich in der Dottermasse fort. Gegen den freien Rand der fortschreitenden Keimblattdifferenzirung finden sich stets allmähliche Uebergangsstufen zwischen den indifferenten Dotterzellen und den Zellen des bereits vollkommen differenzirten Keimblattes. Unter Zurückweisung anderer Möglichkeiten kommen wir daher zu dem Schlusse, dass sich diese Differenzirung in dem schon vorher am Orte befindlichen und während der Differenzirung daselbst verbleibenden Materiale, also im ruhenden Dotterzellenmateriale durch directe Umbildung der Dotterzellen (bei dem Ecto- und Mesoblast zugleich unter Theilung derselben) vollzieht.

Bezüglich der Oertlichkeit der Ursachen dieser Vorgänge lassen sich nun weiterhin einige Schlüsse ableiten:

Da das auf die erwähnte Weise nachträglich zu Keimblättern differenzirte Dotterzellenmaterial in seinem den Leib der Zellen bildenden Material durch die Operation vielfach in Un-

¹⁾ Das in einem Punkte abweichende Verhalten bei der Postgeneration der hinteren Hälfte des Medullarrohres wird im Zusammenhang mit der Regeneration seine Erörterung finden.

ordnung gebracht worden war, und da auch das Kernmaterial der aus ihm nachträglich gebildeten Zellen nicht durch eine typische Vertheilung seinen Platz erhalten hatte, sondern von dem Furchungskern theils der operirten, theils der nicht operirten Eihälfte abstammend zufälligen Momenten seine Lagerung verdankt, so konnte die für die normale Entwicklung denkbare Annahme, dass an typischen Orten immer typisches, zu ganz bestimmter selbständiger Entwicklung befähigtes Material gelagert sei, und dass deshalb eine ordentliche Keimblattbildung vor sich gegangen sei, in diesem Falle nicht zulässig erscheinen. Sondern wir müssen schliessen, dass die Ursache für diese typische Weiterbildung der Keimblätter der entwickelten Hälfte innerhalb der unentwickelten Eihälfte auf Kräften beruht, welche von den Blättern der entwickelten Hälfte ausgehen. Es kann ja auch jemand behaupten, dass trotz dieser Unordnung das Material der operirten Hälfte sich selbständig zu normalen Bildungen entwickelt habe, und dass gleichsam bloß zufällig diese Entwicklung immer in Berührung mit dem bereits entwickelten sich vollziehe und bloß zufällig von da aus stets continuirlich sich ausbreite. Hierbei müsste es aber, von vornherein in jeder Zelle liegen, dass sie ein klein wenig später ihre Umwandlung vollzieht, als die in der Differenzirungsrichtung hinter ihr und etwas früher als die in dieser Richtung vor ihr gelegene Zelle. Es wäre zu verwundern, wenn ohne einen die räumliche Continuität der Differenzirung sichernden Causalnexus nicht Anachronismen (wie ich sie doch sonst häufig bei der Entwicklung beobachtet habe) und daraus resultirende Störungen der Continuität vorkommen sollten. Deshalb und weil es in unserem Falle von abnormen Bildungen durchaus wunderbar wäre, woher die prästabilierte Harmonie der Differenzirungsfolge kommen sollte, glaube ich hier, wo immer die Continuität im Fortschreiten, selbst bei im Wege liegenden Störungen gewahrt war, einen directen Causalnexus annehmen zu müssen. Welcher Art dieser Causalnexus aber im Speciellen ist, vermag ich natürlich nicht zu sagen. Ich habe die Möglichkeit zurückgewiesen, dass in unserem Falle das differenzirte Material selber durch Wachsthum und Vermehrung der differenzirten Zellen, sei es auch bloß am freien Rande, fortschreite, oder in anderen

Worten, dass die Vergrößerung des differenzierten Gebildes durch Assimilation in die Zellen aufgenommener Nahrung vor sich geht. Sondern ich nehme dagegen an, dass die Differenzierung durch directe assimilirende Wirkung differenzirter Zellen auf andere ihnen unmittelbar benachbarte, weniger differenzierte Zellen sich im Raume ausbreitet. Bei diesem letzteren Vorgang sind aber sehr verschiedene Grade der Einwirkung möglich. Es kann z. B. von den differenzierten Zellen eine die Differenzierung bloß auslösende Wirkung ausgehen, während nach diesem Anstoss die ganze Reihe der nöthigen Veränderungen sich von selber vollzieht; oder es kann umgekehrt jede dieser einzelnen Veränderungen von der differenzierten Zelle nicht bloß veranlasst, sondern auch durchaus bewirkt werden; und zwischen diesen Extremen sind zahllose Zwischenstufen denkbar. In Folge der atypischen Anordnung des hier in typischer Weise differenzierten Materiales bin ich aber geneigt, die Einwirkung der differenzierten Zelle auf die nicht differenzierten nicht als eine bloß auslösende oder bloß anregende zu denken.

Da wir ferner festgestellt haben, dass die fünf von mir unterschiedenen Veränderungen des Ectoblast: Chromatinvermehrung in den Kernen, Pigmentbildung, Zelltheilung, Zellordnung und Zellgestaltung von der Stelle der vollkommenen Differenzierung aus verschieden weit sich fortpflanzen, so ist also zu schliessen, dass für jeden dieser Vorgänge eine besondere differenzirende Einwirkung stattfinden muss, und dass auch diese verschiedenen Einwirkungen in gewisser Reihenfolge unabhängig von einander vor sich gehen und sich selber ungleich weit fortpflanzen können.

Dieser im Wesentlichen „assimilirenden“ Wirkung der differenzierten Zellen bei der postgenerativen Ausbreitung der Keimblätter müssen natürlich bei der weiteren Postgeneration, bei der Bildung der einzelnen typischen Organe aus diesen Blättern in anderem Sinne differenzirende Wirkungen folgen; denn es ist wohl ebenfalls nicht annehmbar, dass die verschieden gelagerten Zellen des postgenerierten Keimblattes damit schon die Fähigkeit zu typisch verschiedener selbständiger Entwicklung erlangt haben sollten, eine Eventualität, welche, wie ich hoffe, der directen experimentellen Prüfung zugänglich sein wird. Freilich schliessen

auch diese weiterhin anzunehmenden differenzirenden, an jedem Orte eine typische Bildung hervorbringenden Einwirkungen für uns zur Zeit unlösbare Probleme ein.

Es war nun wichtig, durch Vergleichung mit den normalen Vorgängen der Keimblattbildung festzustellen, ob die Vorgänge der postgenerativen Bildung derselben ganz neue Arten der Bildung darstellen, oder ob nicht vielmehr in ihnen bloß eine kleine Variation oder gar bloß eine Heterotopie und Heterochronie von Vorgängen, welche auch bei der normalen Bildung sich vollziehen, vorliegt. Bei der Ausführung eines solchen Vergleiches hemmt uns aber die Unsicherheit unserer Kenntnisse über die normalen Vorgänge. Ich will daher die eingehende Discussion dieser Frage auf eine spätere Abhandlung verschieben, in welcher ich Erfahrungen und Schlüsse über die wirklichen Vorgänge, nicht bloß über den formalen Schein der Bildung der Keimblätter mittheilen werde. Gegenwärtig sei bloß erwähnt, dass meine derzeitigen Beobachtungen mich auf die Seite derjenigen Autoren, z. B. Scott, Osborn, Bambeke, Calberla u. A. verweisen, welche die Ansicht vertreten, dass die Ausbreitung der einmal angelegten Keimblätter nicht bloß durch Nachkommen der Zellen dieser ersten Anlage sondern auch unter Aufnahme und Differenzirung neuer anliegender Zellen vor sich geht; so dass also darin eine Uebereinstimmung mit der Ausbreitung des postgenerirten Keimblattes sich bekundet. Ein evidentere Unterschied spricht sich jedoch in der Anlage der primären und der postgenerirten Keimblätter darin aus, dass die Ursachen für die Anlage der ersteren in der verticalen Eihälfte, bzw. wie wir sahen, sogar bloß in dem verticalen Eiviertel in dem sie angelegt werden, selber sich befinden, während wir bezüglich der postgenerativen Keimblätteranlage schliessen mussten, dass sie bloß in Abhängigkeit von den Keimblättern der primären Hälfte vor sich geht. Aus diesem ersten Unterschied war ein zweiter abzuleiten, derjenige, dass der Ecto- und Entoblast nicht wie bei der Gastrulation beide im Zusammenhang angelegt und vergrößert worden, sondern dass jedes dieser Blätter ohne jede Verbindung und Beziehung zu dem anderen gebildet wurde.

Vergleichen wir nun die Vorgänge der Postgeneration noch nicht gebildeter Theile mit denen der Regeneration gebildeter

aber in Verlust gerathener Körpertheile, so tritt uns wieder unsere Unkenntniss zum Theil hemmend entgegen; denn Regeneration der eigentlichen „Keimblätter“, das heisst Regeneration an so jungen Embryonen, welche noch aus den eigentlichen, nicht bereits weiter differenzirten Keimblättern gebildet sind, ist mir nicht bekannt. Indess lassen sich vielleicht die an älteren Individuen gewonnenen Ergebnisse in einer Hinsicht auf so jugendlichen Stadien übertragen und so mit der beschriebenen Postgeneration der Keimblätter vergleichen. Nämlich die allgemein festgestellte Thatsache, dass verletzte Gewebe sich nur aus den Nachkommen ihrer eigenen Elemente regeneriren¹⁾. Wenn dies auch für frühzeitige embryonale Regeneration gilt, so ist dadurch ein fundamentaler Unterschied von der Postgeneration ausgesprochen, bei welcher ja, wie wir gesehen haben, das Zellmaterial nicht von den Elementen des sich postgenerirenden Blattes abstammt, sondern zum Theil durch das sehr durcheinander gekommene Kern- und Dottermaterial der operirten Eihälfte, zum Theil durch nur an zufälligen Stellen übergetretenes und dann vertheiltes Kernmaterial der primär entwickelten Hälfte gebildet wird.

Eine wichtige Uebereinstimmung zwischen Postgeneration und Regeneration spricht sich jedoch darin aus, dass beide nur von den schon präexistirenden Gewebsschichten und nur nach Herstellung von Unterbrechungsflächen (s. o. S. 272) vor sich gehen. (NB. Das Bindegewebe — blos das lockere? — macht davon eine Ausnahme, seiner Function als Gewebe zur Verbindung der Theile und damit zugleich als Lückenbüsser entsprechend, indem es schon wuchert, wenn nur seine normale seitliche Abgrenzungsfläche der Abgrenzung durch eine anliegende Schicht anderen Gewebes beraubt wird. Ob aber auch, wenn es dabei zugleich vollkommen vor fremden Einwirkungen geschützt wäre?)

Wir dürfen aber nicht versäumen, daran zu erinnern, dass bei der Postgeneration der hinteren Hälfte des Embryo von der vorderen aus im Bereiche des medullaren Abschnittes der Dorsalplatte die Vorgänge anders, anscheinend gerade umgekehrt

¹⁾ Vergl. P. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien. Berlin 1881. S. 153.

als bei der sonstigen Postgeneration verlaufen, indem hier Ecto- und Entoblast im Zusammenhang bleiben, also keine freien Seitenwände vorhanden sind, und daher auch kein neues Zellmaterial an dem Verwachsungsrande aufgenommen wird, sondern die Aufnahme oder Bildung neuer Zellen muss an anderer Seite vor sich gehen.

Ich bin überzeugt, dass die soeben erwähnten Verschiedenheiten der Postgeneration von der Regeneration und beider von der normalen Entwicklung nicht in dem Sinne aufzufassen sind, dass bei der Post- und Regeneration wesentlich neue, bei der normalen Entwicklung nicht vorkommende Bildungsvorgänge stattfinden. Denn ich halte es für durchaus unwahrscheinlich, dass es bei demselben Individuum zwei oder drei in dem Wesen ihres Mechanismus verschiedene Arten der Erzeugung derselben Körpertheile gebe; sondern man wird vermuthen, dass die Neubildung und die Wiederbildung in der Art ihrer Vorgänge blos unter minimalen, durch den Charakter des Ersatzes fehlender Theile von der Abgrenzungsfläche des Defectes aus bedingten, Abweichungen von der normalen Entwicklung sich vollziehen, während im Uebrigen die Grundvorgänge dieselben seien. Ja es könnte sehr lehrreich sein, umgekehrt aus der Thatsache der Regeneration, Postgeneration in Verbindung mit diesem vermutheten Principe ihrer Vollziehung durch dieselben Grundvorgänge wie die der normalen Ontogenese, abzuleiten, welche Arten von Grundvorgängen allein diese dreierlei Bildungsarten zu liefern vermöchten.

Es regt sich nun weiterhin die Frage, woher das Material, in welchem sich die Postgeneration vollzieht, die Fähigkeit zu dieser, wenn auch nur abhängigen Differenzirung hat. Man kann zunächst daran denken, dass in dem Dottermaterial der operirten Eihälfte, welches ja bei den nachentwickelten Gebilden nach der Nucleisation wieder belebt, cellulirt und zum Aufbau verwendet worden ist, die Ursache der specifischen, wenn auch nur abhängigen Differenzirungsfähigkeit zu typischen Gebilden gelegen sei. So kämen wir zu der allgemeinen Frage, ob die Ursache der Entwicklung mehr im Zellleib oder im Zellkern zu suchen sei. Ich will indess nicht auf diese Frage im Allgemeinen eingehen, da das Für und

Wider in letzter Zeit zur Genüge behandelt worden ist, zuletzt zusammenfassend von C. Weigert¹⁾ in dem Sinne der Majorität der Autoren, dass die idioplastischen Functionen an den Kern geknüpft sind, und jüngst von G. Platner²⁾ mit der Auffassung, dass dem Protoplasma der hervorragendste Antheil an der Gestaltbildung bei der Entwicklung zukommt, während dieser Autor sich „die Rolle des Kernes nur den Diensten analog denkt, welche dem Chemiker die Hitze leistet“. Ich will blos sogleich erwähnen, dass letzterer Autor mir und Born die Ansicht, dass der Kern allein die Differenzirung bewirke, mit Unrecht als ein von uns „als selbstverständlich vorausgesetztes Axiom“ zuschreibt. Eine solche Auffassung hat Keiner von uns irgend wo ausgesprochen.

Neben den von Hertwig, Fol, Strassburger, van Beneden, Nussbaum, Gruber u. A. gelieferten Thatsachen habe ich auch meinen eigenen Versuchen ein Argument für die relativ untergeordnete idioplastische Bedeutung des Protoplasmas entnommen; nemlich die Thatsache, dass trotz mehrfachen Umrührens des Inhaltes einer der beiden ersten Furchungskugeln mit einer eingestochenen Nadel, sowie trotz grosser, bis ein Fünftel des Eiinhaltes betragender, Extraovate und trotz der bei diesem Austritt nothwendig entstehenden Unordnung der verschiedenen Dottersubstanzen vielfach normal gestaltete Embryonen gebildet wurden. Dies scheint mir die grössere gestaltende Bedeutung des Kernes für die Entwicklung zu beweisen. Das Gleiche folgert Born mit Recht aus seinen Versuchen über die Einwirkung der Schwere auf die Froscheier³⁾, indem er zeigte, dass bei der Zwangslage der Eier hochgradige innere Umordnungen des Dottermaterials entstehen, ohne dass dadurch die Entwicklung in abnorme Bahnen gelenkt wird; und ich möchte von diesem allgemeinen Befunde noch besonders hervorheben, dass nach Born's deutlicher Abbildung diese abnorme Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen noch nach der dritten

¹⁾ C. Weigert, Neuere Vererbungstheorien. Schmidt's Jahrbücher Bd. 115. S. 89 u. f.

²⁾ G. Platner, Kern und Protoplasma. Habilitationsschrift. Breslau 1887.

³⁾ G. Born, Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 24. S. 533.

Furchung sehr augenfällig vorhanden ist, so dass also den acht Furchungskugeln eine dem normalen Verhalten nicht entsprechende Mischung der verschiedenen Dottersubstanzen zugekommen ist und dass diese Abnormität nunmehr wohl auch nicht mehr rückgängig gemacht werden kann.

Gegen das Bedingtsein der postgenerativen Gestaltungsfähigkeit der Masse der operirten Eihälfte durch die specifischen Qualitäten des mitverwendeten Dottermaterials der operirten Eihälfte scheint mir direct zu sprechen, dass dieses Dottermaterial vielfach so hochgradig verändert war, dass schon die ganze Masse mit zahlreichen, zwanzig und mehr, Kernen durchsetzt war, ohne dass um einen einzigen derselben eine Abgliederung des Zellleibes erfolgt war, während in anderen Fällen schon um den dritten und vierten Kern eine solche Abgliederung und zwar einer dann entsprechend grösseren Masse stattgefunden hatte; und ich habe entsprechende Unterschiede der nachträglichen Cellulisation auch von aussen an Halbbildungen beobachtet, welche später durch Postgeneration sich vollkommen ergänzten.

Danach hätten wir also die Ursache der Fähigkeit des Materials der operirten Eihälfte zur Nachentwicklung vorzugsweise in dem Kernmaterial derselben zu suchen, soweit sie nicht als abhängige Differenzirung von den differenzirenden Qualitäten der Theile der primär und selbständig entwickelten Eihälfte zu betrachten ist. Wie viel idioplastische Fähigkeiten der abhängige Theil bei dieser Art der Gestaltung mitzubringen hat ist nicht zu sagen; das Wesentliche zur Zeit Erkennbare war nur, dass die operirte Eihälfte trotz des Uebertrittes von Kernen aus der normal sich entwickelnden Hälfte nicht selbständig entwicklungsfähig ist, also kein Vollidioplasma oder keine Differenzirungszellen enthält. Und andererseits ist es von hoher Bedeutung, dass die unversehrte Eihälfte, während sie selber noch in rascher typischer Differenzirungsfolge begriffen ist, Zellkern- und vielleicht auch Zelleibmaterial abgeben kann, ohne dass dadurch in dem Gange ihrer Entwicklung eine erkennbare Störung eintritt.

Diese Abgabe von Kernmaterial ist indess kein besonderer Vorgang, denn er findet am Rande der Keimscheibe der mesoblastischen Eier normaler Weise statt; und auf ihn glaube ich oft auch die Furchung der gestielten Extraovate zurückführen zu müssen,

Nach den mitgetheilten Beobachtungen über die successive Nachbildung der durch die Operation am Ei schon in ihrem Anlagematerial zerstörten bezw. alterirten Theile des Embryo können wir nun auch die Bedeutung meiner in einer früheren Arbeit¹⁾ gemachten Angabe, dass nach diesen Operationen im Ganzen normal gestaltete Embryonen mit nur einem circumscripiten Defecte oder einer circumscripiten Verbildung resultiren, bezüglich der Bedeutung eines Theiles der als Verbildungen bezeichneten Vorkommnisse etwas genauer präcisiren. Zum Theil waren in jenen Fällen wirkliche schrumpfsartige Verbildungen der Oberfläche im betreffenden Bezirk vorhanden, deren Verständniss mir noch fehlt. Zum Theil aber, und dies bezieht sich besonders auf Kopf- und Rückentheile schon weit differenzirter Embryonen, waren es Bildungen, welche früheren Stadien der normalen Entwicklung immerhin ähnlich waren und aus welchen allmählich auch normale, denen der anderen Körperhälfte gleichende Bildungen hervorgingen; so dass also diese Art der damals gesehenen „Verbildungen“ wohl als Formen der nachträglichen Bildung aufzufassen sind.

Mit der im Vorstehenden festgestellten, noch vor wenigen Jahren von mir selber für unmöglich gehaltenen²⁾ Thatsache, dass von der, auf dem Wege der Selbstdifferenzirung, primär gebildeten seitlichen Hälfte des Embryo aus die fehlende Hälfte durch abhängige Differenzirung aus einem nicht selbstdifferenzirungsfähigen Eimateriale nachgebildet werden kann, haben wir vielleicht eine neue Möglichkeit erworben, die Entstehung von Doppelbildungen abzuleiten³⁾. Hierbei ist wichtig, dass

¹⁾ Beitrag I zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Zeitschr. f. Biologie. Bd. XXI. 1885.

²⁾ W. Roux, Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipzig 1883. S. 27.

³⁾ Dagegen kann ich Leo Gerlach's Angabe, dass er durch Ueberfärben der Hühnereier Doppelbildungen hervorgebracht habe, noch jetzt und so lange nicht zustimmen, als er, wie bis jetzt, im Ganzen bloss zwei unzweifelhafte Doppelbildungen (auf 60 in dieser Weise beeinflusste Eier) erhalten hat. Das kann sehr wohl Zufall sein. Ich habe als Student unter 200 bebrüteten Eiern drei ausgesprochene Duplirates anteriores erhalten, während doch die Mittelzahl von Dareste aus 10000 Eiern nur eine Doppelbildung auf 250 Eier ergibt, also

die nachträgliche Bildung von den freien, der eigentlichen Medianebene entsprechenden Rändern der Keimblätter ausgeht, und dass sie successive und so weit fortschreitet, als zur abhängigen Differenzirung fähiges Material vorhanden ist.

Die Möglichkeit solcher Entstehung von Doppelbildungen ist zugleich geknüpft an die Präexistenz einer anderen Missbildung, nemlich an die unvollkommene oder ganz ausgebliebene Vereinigung der beiden Medullarwülste, also an die oben kurz erwähnte *Asyntaxia medullaris totalis* bzw. *partialis*. Hierbei endigen das Hornblatt, die *Semimedulla*, die *Semichorda* und unterhalb der *Chorda* das Mittelblatt frei. Sofern nun, im Bereiche des weiten Auseinanderstehens der Entoblast noch eine Zeit lang fehlt und die genannten Organe sich nicht zu sehr einrollen, so stossen diese Halborgane direct an Dotterzellen, in welchen dann nach obiger Erfahrung die abhängige Differenzirung vor sich gehen könnte. Jede Antimere würde in dem Dotter unter Umwandlung desselben, räumlich successive fortschreitend so weit ein Stück der anderen Hälfte postgeneriren, bis beide Bildungen in der Medianebene des ganzen Eies zusammenstossen. In dieser Berührungsebene müssen dann die nachträglich gebildeten Stücke von seitlichen Körperhälften mit einander entsprechenden Theilen zusammentreffen, sofern die Bildung von beiden Seiten her annähernd gleichmässig erfolgt. Wir erhielten dann also auf eine secundäre Weise unvollkommene Doppelbildungen, welche dem in der Sache schon von Meckel deutlich beschriebenen, von mir benannten Gesetz der doppelten Symmetrie der Organanlagen entsprechen. Namentlich würde auf diese Weise die noch nicht während ihrer Entstehung beobachtete *Duplicitas dorsalis* hervorgehen können, und zwar häufiger die *Duplicitas dorsicaudalis*, seltener *dorsicephalica*. Bei einem Erfolge würde dann auch die Prüfung der Ahlfeldt'schen Hypo-

4mal kleiner ist. Wenn Gerlach bei weiterer, aber leider seit 6 Jahren unterlassener Fortsetzung seiner Versuche mindestens 30 Doppelbildungen (auf etwa 500, von verschiedenen Höfen stammende Eier) erhalten haben wird, dann werde ich an einen causalen Zusammenhang des Resultates mit seiner Versuchsweise glauben; eher aber halte ich die Annahme einer causalen Beziehung zwischen beiden nicht für zulässig.

these der Erzeugung solcher Doppelbildungen durch Spaltung des Embryo längs der Medullarfurche wieder aufzunehmen sein.

Resultate.

Nach Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen vermag die andere sich auf dem normalen Wege zu einem im Wesentlichen normalen halben Embryo zu entwickeln. Auf diese Weise erhielten wir Hemiembryones laterales und anteriores nebst den entsprechenden Vorstufen der Semiblastula und Semi-gastrula. Auch wurden Dreiviertel-Embryonen mit Fehlen einer seitlichen Kopfhälfte durch Anstechen des Eies nach der zweiten Furchung gewonnen. Es konnte daher der Satz aufgestellt werden: Die Entwicklung der Gastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryo ist von der Viertheilung des Eies an eine Mosaikarbeit aus mindestens vier verticalen, im Wesentlichen selbständig sich entwickelnden Stücken.

Ferner sahen wir an der Missbildungsform der Anentoblastia, dass das äussere und das mittlere Keimblatt auch beim Fehlen des Darmentoblast ihre specifischen Einzelbildungen zu differenziren vermögen, wenn auch die Form des ganzen Embryo in Folge obigen Fehlens eine abnorme wird. Desgleichen wird hierbei jederseits die Semichorda dorsalis lateralis gebildet.

Die durch die Operation ihrer Entwicklungsfähigkeit beraubte Furchungszelle kann allmählich wiederbelebt werden.

Diese Reorganisation erfolgt zum Theil unter Uebertritt einer grösseren Anzahl von Zellkernen (nebst Protoplasma?) aus der normal entwickelten Eihälfte, unter Vertheilung der eingewanderten Kerne in der ganzen Dottermasse, soweit diese nicht schon durch Abkömmlinge des ihr zukommenden Furchungskernes mit Kernen versehen ist, sowie unter nachträglicher Vermehrung dieser beiden Arten von Kernen. Dieser Bekernung oder Nucleisation der operirten Furchungskugel folgt später eine Cellulation nach, indem um jeden Kern eine Zellenabgliederung des Dotters vor sich geht. Hochgradig veränderte Theile widerstehen dieser Art der Wiederbelebung, werden jedoch in späterer Zeit auf etwas modificirte Weise gleichfalls wieder verwendbar gemacht.

Der Reorganisation der operirten Eihälfte schliesst sich eine

nachträgliche Entwicklung, eine Postgeneration derselben an, welche zu einer vollkommenen Ergänzung der fehlenden Seitenhälfte oder hinteren Hälfte des Embryo führen kann.

Diese Postgeneration erfolgt nicht auf dieselbe Weise wie die normale Entwicklung der primär gebildeten Hälfte; sie ist daher nicht bloß als verspätete, aber normaler Weise sich vollziehende Entwicklung anzusehen. Dies spricht sich darin aus, dass die Postgeneration der Keimblätter in der nachgebildeten Hälfte nicht wie bei der primären Entwicklung durch selbständige erste Anlage der Keimblätter vor sich geht, sondern dass die Postgeneration nur von den bereits in der entwickelten Hälfte gebildeten Keimblättern aus stattfindet. Dies geschieht jedoch nur von solchen Stellen aus, wo die Keimblätter der primär entwickelten Hälfte des Embryo schon der Art von einander geschieden sind, dass jedes Keimblatt mit einem freien Seitenrande, mit einer „Unterbrechungsfläche“, wie bei einem künstlichen Defect, an die nichtentwickelte Eihälfte anstößt. In Folge dieser Bedingung findet bei der Ergänzung der lateralen Halbbildungen keine eigentliche Gastrulation statt.

Die postgenerative Bildung der Keimblätter geht in dem durch die nachträgliche Cellulation gebildeten Zellmaterial vor sich, indem der Prozess der Differenzirung in dem ruhenden Zellmaterial fortschreitet. Die zur Bildung eines Keimblattes nöthigen verschiedenartigen Differenzirungen pflanzen sich hierbei mit ungleicher Geschwindigkeit in dem noch indifferenten Zellmaterial fort.

Da die verschiedenen Dottermaterialien und die Zellkerne der operirten Eihälfte keine typische Lagerung haben, sondern in ihrer Lagerung durch zufällige Momente bestimmt werden, so konnte nicht angenommen werden, dass die typische Ausbreitung und die typischen Resultate der Postgeneration durch eine typische Ordnung bestimmt qualificirter, der Selbstdifferenzirung fähiger Substanzen bedingt sind. Wir glaubten daher schliessen zu müssen, dass bestimmte differenzirende Einwirkungen von dem bereits differenzirten Material auf das ihm anliegende noch indifferentere Zellmaterial ausgehen.

Während durch unsere Befunde die primäre Entwicklung der ersten Furchungszellen als Selbstdifferenzirung

derselben, bezw. des Complexes ihrer Nachkommen sich erwiesen hat, sind die reorganisirten Eitheile nur einer abhängigen Differenzirung durch Einwirkung schon differenzirter Theile fähig.

An einer neuen Form von Missbildungen, der *Asyntaxia medullaris*, dem Ausbleiben der normalen Verschmelzung der beiden seitlichen Hälften der Medullarrohranlagen, welche gewöhnlich mit entsprechendem Mangel des Darmblattes (*Anentoblastia*) verbunden ist, konnte weiterhin eine selbständige Entwicklungsfähigkeit des äusseren und mittleren Keimblattes beim Fehlen des inneren constatirt werden.

XIII.

Zur Function des Labyrinths.

Von Dr. C. Brückner in Ludwigslust.

Die halbzirkelförmigen Kanäle und die Schnecke sind periphere Endorgane des *N. acusticus*, an dessen Function gewiss Niemand zweifelt, da nach Zerstörung desselben vollständige Taubheit entsteht. Es ist zwar bis jetzt in den beiden Hauptzweigen dieses Nerven kein Unterschied der Energie nachgewiesen worden, aber „die scharfe Trennung der *Pars superior* und der *Pars inferior* des Labyrinths in der Thierreihe weist auf eine physiologisch differente Function beider Theile hin“ (Hasse)¹⁾. Beide Theile bringen also Geräusche und Töne zum Bewusstsein, aber nicht gemeinsam, sondern der eine leitet nur Töne, der andere nur Geräusche zum Sensorium. Dafür spricht nicht nur die grosse Verschiedenheit im Bau beider, sondern, für mich wenigstens, folgende Beobachtung, welche ich mehrere Male zu machen Gelegenheit hatte. Wenn ich gerade während des Schlagens meines Regulators erwachte, hörte ich die ersten Schläge nur als zusammenhängenden, gleichmässigen, musikalischen Ton (*b*) und erst bei den letzten Schlägen auch die einzelnen, getrennten Ge-

¹⁾ Archiv für Ohrenheilkunde. Neue Folge III. 4. S. 260,