

**Bemerkungen zu O. Schultze's Arbeit über die Nothwendigkeit der »freien Entwicklung« des Embryo sowie der »normalen Gravitationswirkung« zur Entwicklung<sup>1)</sup>.**

Von

**W. Roux.**

Der Autor glaubt bewiesen zu haben, »dass bei allen Eiern die Fähigkeit des Eies, im Laufe der Entwicklung innerhalb seiner Hüllen frei beweglich zu sein, ein unbedingtes Erfordernis für normale Entwicklung bildet«. Er behauptet, »dass diese Fähigkeit des Eies, ebenso wie eine gewisse Temperatur, Sauerstoffaufnahme, normale Gravitationswirkung u. A., unbedingt ein nothwendiger Faktor für die Entwicklung ist«.

Die Nothwendigkeit der normalen Gravitationswirkung glaubt der Autor durch seine jetzt mitgetheilten Versuche auch aufs Neue bewiesen zu haben.

Im Speciellen glaubt er nachgewiesen zu haben, »dass durch die vollkommene Aufhebung der Drehungsfähigkeit, d. h. der Fähigkeit des Eies, den normalen Verlauf der durch seinen ‚Gestaltungstrieb‘ bedingten inneren Substanzumlagerungen durch entsprechende Totalrotationen nach dem Gesetz der Schwere zu ermöglichen — das Ei früher oder später unter typischen Erscheinungen abstirbt«. Ferner:

»Da die Aufhebung der stabilen Gleichgewichtslage das Ei tödtet, so ist die stabile Gleichgewichtslage für die Entwicklung des Froscheies unbedingt nöthig«, und er nennt dies den ersten Hauptsatz der Entwicklungsmechanik.

(Das Beiwort »stabil« bliebe besser weg, denn es ist überflüssig, da das Wort »Gleichgewichtslage des Eies oder Embryo« vollkommen

<sup>1)</sup> Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 55. 1899. pag. 202—230.

bezeichnend ist; und außerdem ist es unzutreffend, da die Gleichgewichtslage der Eier und Embryonen oft sehr »labil« ist.)

Wie sich SCHULTZE die nach ihm nöthige Wirkung der Schwerkraft auf die Eier und Embryonen denkt, sagt er nicht; ob sie die specifisch ungleich schweren Substanzen typisch ordnen muss, weil sie sich nicht selber ordnen können (was sie nach meiner Erfahrung aber thun), oder ob sie, wie es PFLÜGER früher einmal dachte, Gestaltung, Differenzirung auslösen oder gar direkt bewirken soll. Bloß dass sie »unbedingt nöthig« ist, erfahren wir vorläufig.

SCHULTZE überträgt zugleich den Geotropismus von den Pflanzen auf den thierischen Embryo und glaubt damit ein universelles biologisches Gesetz erkannt zu haben, ähnlich wie früher PFLÜGER. Er sagt: »Sowohl die Pflanze als das Thier sind während der Entwicklung und im ausgebildeten Zustand — wenn auch nicht fortwährend — an einen typisch gerichteten ‚normalen‘ Einfluss der Schwerkraft gebunden, und bei eine gewisse Dauer überschreitender **Aufhebung dieser normalen Gravitationswirkung geht der Organismus zu Grunde.**« (Die vorstehend gesperrt resp. fett gedruckten Stellen sind zumeist von mir hervorgehoben.)

Wie vielleicht den Lesern bekannt ist, habe ich zum Beginn meiner causalen embryologischen Bestrebungen in den Jahren 1883 und 1884 zunächst Orientierungsversuche über die allgemeine Natur der vorliegenden Probleme gemacht und dabei auch geprüft, ob alle die typische Gestaltung bewirkenden Kräfte oder Ursachen innerhalb des befruchteten Eies resp. Embryo liegen (Selbstdifferenzirung des Eies), oder ob von außen her auch noch gestaltende Einwirkungen zum Ablauf der Entwicklung nöthig sind (abhängige Differenzirung des Eies). Die Entscheidung fiel zu Gunsten des ersteren Principis aus<sup>1)</sup>.

Auch wurde zugleich ein wenig nach den danach zwar nicht die typische Gestaltung bewirkenden, aber doch zur Thätigkeit der Gestaltungsmechanismen nöthigen äußeren Agentien als Bedingungen der Entwicklung geforscht.

Dass ein gewisses Maß von Wärme nöthig ist, war bekannt; und Prof. BORN und ich haben mehrfach Eier in den Eierschrank gethan, um die Entwicklung aufzuhalten, was die Späteren neu entdeckt zu haben glauben. Ebenso habe ich an in engen Glasröhren befindlichen Eiern erkannt, dass zur Furchung sehr wenig, zur

<sup>1)</sup> Ges. Abhandl. II. pag. 256 u. f.

Gastrulation und der weiteren Entwicklung viel mehr Luft nöthig ist; dass aber die Stelle des Luftzutritts zum Ei keinen Einfluss auf die Lage der Organe im Ei hat<sup>1)</sup>, was O. SCHULTZE, welcher vor Kurzem eine Publikation darüber gemacht hat, unbekannt ist.

Um zu prüfen, ob die richtende Wirkung der Schwerkraft »nöthig« sei zum Ablauf der Entwicklungsvorgänge, ließ ich Eier langsam in einer Vertikalebene rotiren<sup>2)</sup>. Sie entwickelten sich normal; es war daher zu schließen, dass die richtende und ordnende Wirkung der Schwerkraft und damit auch (entgegen O. SCHULTZE) die Normalstellung oder die Gleichgewichtslage der Eier sowie die normale Gravitationswirkung auf dieselben zur Entwicklung nicht nöthig sind.

Seine früheren vergeblichen Bemängelungen dieser Versuche hat SCHULTZE jetzt darauf eingeschränkt, dass meine Eier, weil sie (NB. aber nicht alle!) sich innerhalb der Gallerthülle mehr oder weniger langsam drehen konnten, und weil andererseits zu verschiedenen Phasen der Entwicklung die Drehungsfähigkeit der Eier eine etwas verschiedene sei, nur zeitweise, während der einen oder anderen Entwicklungsphase, der Rotation des Rades gefolgt und so auch nur zeitweise der richtenden Wirkung der Schwerkraft entzogen worden seien. Dass solches unschädlich sein könne, giebt er jetzt zu und schränkt damit sein eigenes Princip überaus ein, denn wenn die Schwerkraft wirklich ein wichtiges ordnend oder gestaltend an den Entwicklungsvorgängen betheiligtes, also nöthiges Princip darstellte, könnte es nicht in jedem Stadium also zeitweilig 10—15 Stunden entbehrt werden, ohne dass die Entwicklung mindestens stehen bliebe.

Aber auch in dieser Einschränkung ist O. SCHULTZE's Einwendung gegen meinen Versuch immer noch unberechtigt. Denn wenn auch in einigen meiner Kästchen die Eier so feucht waren, dass sich die Eier in der Hülle drehen konnten, so hätten sie bei der Richtigkeit seiner Annahme alle mit den braunen Polen nach derselben Seite (nach oben und rechts bei Rechtsdrehung des Rades) stehen müssen; das war aber, wie ich berichtet habe, nicht der Fall.

Zweitens befanden sich, wie gleichfalls mitgetheilt wurde, die Eier einiger Kästchen während der ersten zwei Tage in guter

<sup>1)</sup> Ges. Abhandl. II. pag. 322. Jahr 1885.

<sup>2)</sup> Ges. Abhandl. II. pag. 256—276. Jahr 1884. Ferner dies Archiv. Bd. V. pag. 388.

Zwangslage in ihren Hüllen. Da die Hüllen außen an der Watte und letztere an der Wand der Kästchen fixirt war, so mussten diese Eier also die Umdrehungen des Rades durchaus mitmachen und entwickelten sich trotzdem gut.

Aber selbst wenn diese Versuche nicht gemacht worden wären, so wäre die Nichtnothwendigkeit der richtenden Wirkung der Schwerkraft durch meine »Überschlags-eier« bewiesen, durch Eier, welche mit etwas Wasser lose in einem weiten Probirröhrchen sich befanden, das in radiärer Richtung gleichfalls an das rotirende Rad befestigt war. Daher überstürzten sich die Eier bei jeder Umdrehung des Rades und rutschten fortwährend durch einander. Wie bei diesen ganz atypischen Richtungsänderungen der Eier die konstant gerichtete Schwerkraft hätte ordnend wirken können, scheint O. SCHULTZE auch nicht klar zu sein, denn er schweigt, wie über die fixirten Eier auch, konstant über diesen Versuch, obschon ich ihm denselben bei jeder Behandlung der Sache durch ihn in Erinnerung gebracht habe.

Der Autor hat das Wesen meiner damaligen Versuchsanordnung noch nicht erfasst, das darin bestand, dass ich zugleich auf demselben Rade Eier mit stark, weniger und sehr wenig gequollenen Gallerthüllen hatte, auch noch verschieden lange Befestigungsradien anwandte und dazu noch die Überschlags-eier fügte. Dadurch war allen Eventualitäten zugleich Rechnung getragen; und wenn man vermuthen möchte, der Versuch wäre bezüglich der einen Gruppe von Eiern wegen zu geringer Fixation oder zu geringer Geschwindigkeit etc. insufficient, so war er für die anderen Eier zureichend. Und in allen Abtheilungen entwickelten sich fast alle Eier; es blieben nicht mehr aus als bei den nicht rotirten Probeiern.

Da die Eier nun fortwährend ihre Richtung zur Schwerkraft änderten, so konnte diese Kraft unmöglich typisch ordnend oder typische Gestaltung auslösend an oder in den Eiern und Embryonen wirken. Wir durften also mit Sicherheit schließen — was manche Kollegen zudem durch die Entwicklung von Eiern in bewegten Stellen der Bäche, Flüsse und des Meeres schon ohne Experiment für genügend bewiesen erachten —, dass eine richtende oder ordnende Wirkung der Schwerkraft zur Entwicklung der Froscheier nicht nöthig ist.

Ebenso folgt aus diesen Versuchen, dass auch die normaler Weise durch die Schwerkraft bewirkte »Normaleinstellung« oder

»Gleichgewichtslage« der Eier resp. Embryonen zu ihrer Entwicklung nicht nöthig ist, denn auch diese fehlte meinen Eiern.

Damit ist wohl diese Frage für den logisch Denkenden erledigt, und O. SCHULTZE's »erster Hauptsatz der Entwicklungsmechanik«, dass »die stabile Gleichgewichtslage für die Entwicklung des Froscheies unbedingt nöthig ist«, eliminirt. Es wäre auch kein Hauptsatz, wenn es richtig wäre.

Es ist ferner O. SCHULTZE nicht bekannt, dass auch für Pflanzen durch die Untersuchung von BERNHARD SCHMIDT<sup>1)</sup> nachgewiesen worden ist, dass »die Entwicklung und Gestaltung des phanerogamen Embryo von der Schwerkraft unabhängig ist«.

O. SCHULTZE hat gleichwohl geglaubt, direkt die Nothwendigkeit der Schwerkraftwirkung auf die Eier durch eine Beobachtung erwiesen zu haben; nämlich durch die Wahrnehmung, dass Eier, die er sehr langsam, in 1—2 Stunden einmal, sich umdrehen ließ, sich grau verfärbten und abstarben. Ich hielt ihm nach seinem bezüglichen Vortrag (in Straßburg 1894) indess sogleich entgegen, dass daraus nur wieder zu folgern sei, dass die Schwerkraft unter geeigneten Umständen natürlich auch störend auf die Anordnung der (wie ich experimentell direkt erwiesen hatte<sup>2)</sup>) specifisch ungleich schweren Eibestandtheile wirken könne. Dies war bereits, wie ich ausführte<sup>3)</sup>, aus den früheren Beobachtungen von PFLÜGER und BORN zu folgern, welche fanden, dass frisch befruchtete Froscheier absterben ohne sich zu furchen, wenn sie genau umgekehrt, also mit senkrechter Eiachse, den weißen Pol nach oben, aufgesetzt werden. BORN zeigte an Schnitten, dass bei dieser Aufstellung der Nahrungsdotter auf allen Seiten absinkt und dabei sich mit dem Bildungsdotter vermischt; während dagegen bei schiefer Stellung der Eiachse des umgekehrten Eies der Nahrungsdotter auf der einen Seite absinkt und der Bildungsdotter auf der entgegengesetzten Seite aufsteigt, wodurch allmählich in der Hauptsache die normale Anordnung wieder hergestellt wird, so dass das Ei sich unter einigen Regulationen normal entwickelt.

Ferner habe ich gelegentlich der Redaktion meiner Gesammelten Abhandlungen (1895) in ihnen (Bd. II. pag. 936) mitgetheilt, dass ich

<sup>1)</sup> S. dies Archiv. Bd. I. pag. 160.

<sup>2)</sup> Ges. Abhandl. II. pag. 262.

<sup>3)</sup> Verhandl. d. anatom. Ges. 1894. pag. 146 u. f. Roux's Ges. Abhandl. II. pag. 274.

im Jahre 1894 an nach O. SCHULTZE zwischen wagrechte Platten gepressten Eiern, welche nach der ersten Furche umgedreht worden waren, viele Eier ganz oder in einer Hälfte absterben sah (und NB. statt der Doppelbildungen SCHULTZE's nur Halb- und Drei- viertelbildungen erhielt!).

Diese beiderlei Beobachtungen scheint SCHULTZE nicht zu kennen, da er ihrer nicht erwähnt. Dagegen glaubt er nunmehr entdeckt zu haben, dass die Schwerkraft bei abnormer Wirkung sehr schädlich wirken kann.

Daraus, dass die Schwerkraft, also die normale Anordnung, unter Umständen »stören« kann, darf man aber nicht folgern, dass sie zur Herstellung oder Erhaltung der normalen Anordnung »nöthig« ist.

Die fünf Jahre, die seit dieser meiner Erwiderung in Straßburg vergangen sind, haben nicht genügt, den Autor das Unrichtige seiner Argumentationen erkennen zu lassen. Er vermeint vielmehr in seiner neuesten Arbeit, zu dem früheren noch einen direkten Beweis von der Nothwendigkeit der Wirkung der Schwerkraft erbracht zu haben.

SCHULTZE hatte die Absicht, einen Versuch von mir ganz genau nachzumachen, um die Richtigkeit meiner Angabe zu prüfen.

Ich hatte<sup>1)</sup> Eier von *Rana* mit für den Anfang normaler Stellung der Eiachse aufgesetzt und dann in dieser Stellung durch etwas Eintrocknenlassen der Gallerthülle erhalten, um die während und nach der Gastrulation auftretenden Drehungen zu verhindern. Dabei sah man denn, wie die schwarze dorsale Urmundslippe über die weiße Unterseite des Eies um etwa 170° in caudaler Richtung verschoben wurde, während gleichzeitig auch von den seitlichen Äquatorgegenden her im Anschluss an die dorsale Urmundslippe eine schwarze Überwachsung der weißen Unterseite stattfand, so dass der in einem mittleren Stadium dieser Überwachsung gebildete weite Ring des Urmundes dann in den gleichen Richtungen verengt wurde und schließlich nur noch auf der caudalen Seite des Eies als kleiner Rest offen war. Der caudale schwarzweiße Grenzrand des Eies blieb, deutlich erkennbar, fest stehen, so lange bis die Bildung der kleinen caudalen Urmundslippe an ihm erfolgte und ihn veränderte. Die so auf der Unterseite des Eies gebildete schwarze Lage erhob sich dann in zwei Falten, den Medullarfalten. Der

<sup>1)</sup> Ges. Abhandl. II. pag. 347.

Embryo wurde also in dieser Lage gebildet und gerieth nicht etwa erst durch eine nachträgliche Abwärtsdrehung des ganzen Eies in diese horizontale und mit dem Rücken abwärts gekehrte Lage.

O. SCHULTZE hat nun statt dieses Versuchs, ohne es zu bemerken, einen wesentlich anderen Versuch angestellt und daher auch ein wesentlich anderes Resultat erhalten; seine Eier blieben auf der Gastrulastufe stehen, und erst wenn sie später in Wasser gethan wurden, ging die Entwicklung weiter und es entstanden neben normalen Quappen verschiedenartige Missbildungen.

SCHULTZE hat nämlich die richtig aufgesetzten Eier in der 19. Stunde umgedreht und sie bis zur 29. Stunde, vom Ende der Morulation bis zum Beginne der Urmundbildung in der umgekehrten Lage erhalten (das Zimmer war also ziemlich warm, da schon in 10 Stunden dieses Stadium durchlaufen wurde); dann erst wurden die Eier wieder in die normale Lage versetzt.

Außerdem wäre noch daran zu denken, dass seine Eier auch durch zu starke Trockenhaltung und dadurch vielleicht zugleich bedingten Luftmangel, sowie durch zu starke Pressung in der Entwicklung zurückgehalten worden seien; denn auch in meinen Versuchen sind, zumal gegen Ende der Laichperiode, wo Schädigungen weniger gut ertragen werden, die trockensten Eier auf der Gastrulationsstufe stehen geblieben. Da SCHULTZE aber gegen die Trockenheit besondere Vorkehrungen getroffen hatte und andererseits, wie wir sehen werden, durch die Umkehrung der Eier zur Zeit des Blastulastadiums auch bei weniger trocken gehaltenen Eiern schon schwere Alterationen der Entwicklung bewirkt worden sind, so kann dieser Eingriff der 10 Stunden währenden Umkehr auch hier als Ursache der Abweichung herangezogen werden.

SCHULTZE beobachtete an diesen Eiern noch eine wichtige Abweichung von meinen Befunden: Bei seinen am besten fixirten Eiern fand die auf der vorigen Seite geschilderte, von mir etwa 60- oder 100fach beobachtete Wanderung der dorsalen Urmundslippe über die weiße Unterseite etc. nicht statt. Daraus schließt er, dass sie bei meinen entsprechenden Eiern auch nicht stattgefunden habe. »Sie existirt einfach nicht bei wirklichen Zwangslageeiern.«

Weiterhin folgert SCHULTZE aus diesem Versuche, dass seine Eier desshalb auf der Gastrulastufe stehen geblieben seien, weil sie in der nur für den Anfang (Morulation und Blastulation) normalen Stellung auch späterhin fixirt gehalten, also ihrer Drehungsfähig-

keit beraubt worden sind und so gehindert waren, zur Zeit der Gastrulation die neue Gleichgewichtslage einzunehmen.

Da Letzteres aber bei meinen Versuchen auch verhindert war, ohne jedoch diese Folge zu haben, so folgere ich, dass seine Eier in der Entwicklung gehemmt worden sind, weil er sie anders behandelt hat, weil er sie nach der Morulation zehn Stunden lang umgekehrt aufgesetzt gehalten hat.

Ein Autor, der so sicher von der »Nothwendigkeit der normalen Gravitationswirkung« überzeugt ist, hätte vielleicht daran denken können, dass eine Umkehr der Eier von zehn Stunden Dauer nicht ohne besondere Folgen bleiben wird. Und wir fragen uns: Was mag ein Autor, dem ein derartiger schwerer Eingriff nicht bei der Deutung des Resultats berücksichtigenswerth erscheint, sonst noch für Fehler bei seinen Versuchen machen, an die hinterher Niemand denken kann und die seine Ergebnisse beeinflusst haben? Das möchte bei der Würdigung seiner früheren wie seiner zukünftigen Versuche zu berücksichtigen sein.

Aber selbst wenn die Eier bei meiner Versuchsanordnung in Folge der Verhinderung der Drehung wirklich an der Weiterentwicklung gehindert worden wären, so hätte dies nicht die »Nothwendigkeit« der »normalen Wirkung« der Schwerkraft zur Entwicklung bewiesen, sondern es wäre nur daraus zu folgern, dass schon sehr geringe »abnorme« Wirkungen der Schwerkraft sehr nachtheilige Folgen für die Entwicklung haben können. Das ist aber ganz etwas Anderes. Dass die normale Wirkung der Schwerkraft bei der Entwicklung ohne Nachtheil entbehrt werden kann, also zur Entwicklung nicht nöthig ist, war bereits durch meine Rotationsversuche bewiesen.

Da O. SCHULTZE diesen Unterschied in der Reihe von Jahren, während der er sich mit dem Problem der Schwerkraftwirkung auf die Eier beschäftigt, nicht erfasst hat, so ist kaum zu erwarten, dass es noch Jemand gelingen wird, ihn davon zu überzeugen.

SCHULTZE hatte ferner zwei Jahre früher schon Eier auch in normaler Richtung bei starker Zwangslage aufgesetzt und gesehen, dass bereits die Furchung unter Aufplatzen der Zellen in den Furchen gestört wurde und die Eier früher oder später während der Morulation und Blastulation abstarben, letzteren Falles sogar unter nachträglichem gänzlichem Schwund früher wohl vorhanden gewesener Zellgrenzen an den Zellen der Oberflächenschicht der Blastula.



Diesen Befund leitet er gleichfalls wieder von der »Aufhebung der tief in der ganzen Entwicklung begründeten ‚Drehfähigkeit‘« ab. Ich leite ihn von der zu starken »Pressung an sich« und besonders davon ab, dass S. am Ende der Laichperiode (24. März) experimentirte, wo die Eier gegen Schädigungen sehr empfindlich sind. Desshalb jedenfalls hat er im vorigen Jahre, in welchem er 10 Tage früher experimentirte, diesen Befund nicht wieder erhalten, worüber er sich keine Gedanken gemacht hat.

Dass man Lebewesen todt drücken kann, ist nicht ganz neu; und dass dabei die oberflächlich gelegenen Zellen am stärksten geschädigt werden, selbst bei ruhendem Druck, ist auch klar, da die inneren Zellen durch den in allen Richtungen gleichmäßig erhöhten Druck in der halbflüssigen Masse nicht in ihrer Gestalt passiv geändert werden, was aber bei den äußeren Zellen geschieht. Es ist auch daran zu denken, dass vielleicht noch andere, von O. SCHULTZE übersehene oder nicht angegebene schädliche Einwirkungen stattgefunden haben; so z. B. vielleicht auch hier wieder längere Umkehr der Eier nach der Morulation, die in seiner Abhandlung vorn einmal erwähnt aber später bei den speciellen Berichten über die einzelnen Eier nicht angegeben ist.

Für diese Vermuthung könnte auch sprechen, dass der Autor behauptet: »Dieser Zerfall der Zellstruktur wird, wie die experimentelle Prüfung lehrt (von welcher er leider nichts berichtet), einzig und allein durch die künstlich erzeugte hochgradige Reibung bez. Fixirung der Rindenpartikel des Eies an der Innenfläche der Hüllen verursacht.« Sonst hätte diese Behauptung des Autors für die Blastula gar keinen Sinn, denn diese hat bei normaler Aufsetzung des Eies kein Drehungsbestreben.

Sicheres wissen wir darüber nicht; wie denn überhaupt die Darstellung des Autors im Nebensächlichen belästigend ausführlich, im Wesentlichen aber unvollständig und zum Theil unklar ist.

O. SCHULTZE hat nun mit dem vorletzt erwähnten gleichzeitig einen etwas anderen Versuch gemacht und ebenfalls gegen frühere Angaben von mir verwerthet.

Er hat hierbei die Eier im Allgemeinen ebenso behandelt, wie die vorletzt erwähnten, sie aber etwas weniger fixirt, derart, dass sie bei der umgekehrten Aufstellung nach der Morulation während 10—14 Stunden sich innerhalb ihrer Hüllen mit dem durch die Umkehr nach oben gebrachten weißen Pol wieder nach unten drehen.

Diese Eier waren nach seiner Meinung, wie er wiederholt ausdrücklich sagt, »nicht in Zwangslage«. Nach meiner Meinung waren sie in recht starker, wenn auch nicht absoluter Zwangslage. Wenn ihn, SCHULTZE, Jemand auf den Kopf stellen und erst im Laufe von 10 bis 14 Stunden allmählich sich wieder aufrichten lassen würde, statt in etwa 20 Sekunden wie die Froscheier und ein Mensch, würde er sich wohl über einen sehr erheblichen, ihm angehanen Zwang beklagen.

An diesen, also wiederum eine ganze Reihe von Stunden während der Blastulation umgekehrt gehaltenen Eiern — deren schwarze Pole dabei doch wohl fast die halbe Zeitdauer der Umkehrung noch stark nach unten und später noch lange seitwärts statt nach oben gewendet waren — hat er nun etwas gesehen, was er (NB. irrtümlich) als meinen oben (pag. 484) geschilderten Befund von der Wanderung des Urmundes über die Unterseite des Eies ansieht. Und da ich angebe, dass ich ihn bei guter Zwangslage erhalten habe, bezeichnet SCHULTZE die eben charakterisirte starke Zwangslage seiner Eier als keine Zwangslage.

Sein Befund ist aus seinen defekten Angaben allerdings etwas schwer zu entnehmen.

Er fand viele Embryonen mit den Medullarwülsten unten liegen, ganz so wie ich es für gute Zwangslage angegeben habe. Da er dabei aber triumphirend ausruft: »Das war also die angeblich auf der hellen Hemisphäre gebildete Medullarplatte und zwar bei Eiern, bei denen das Fehlen der Zwangslage sicher war«, so müssen wir schließen, dass er, von der Differenz in der Auffassung der Zwangslage abgesehen, auch einen anderen Befund als ich gemacht habe (den er aber leider nicht schildert). Anderen Falls hätte er sich lebhaft zustimmend dazu äußern müssen, dass er nun endlich die von ihm so lange nicht geglaubten, auf dem Rücken liegenden Froschembryonen gesehen hat.

Ich vermute daher, dass er trotz dieser Übereinstimmung des Endergebnisses einen wesentlich anderen Befund gemacht hat, nämlich dass seine Eier sich erst, und zwar im Ganzen, abwärts gedreht haben, nachdem der Urmund schon sehr eng geworden war. In diesem Sinne deute ich den ganzen Zusammenhang und seine ebenfalls nicht genügend klare Zusammenfassung.

Wenn diese Deutung richtig ist, und sie ist es wohl, denn er nimmt als sicher an, dass seine Eier sich gedreht haben, da die »Zwangslage fehlte« dann hat er zum zweiten Male, ohne zu

wissen: wie? und warum?, einen neuen Befund gemacht; denn in meinen Fällen drehte sich nicht das Ei im Ganzen, der hintere Pigmentrand blieb stehen, und es wanderte die dorsale Urmundlippe nebst ihren seitlichen Rändern etc., wie auf pag. 484 geschildert, in cephalocaudaler Richtung über die weiße Unterseite des Eies um etwa 170°.

Bei SCHULTZE's Eiern dagegen hätte eine Drehung des ganzen Eies um eine wagrechte Achse und zwar mit der Urmundanlageseite statt wie normal nach aufwärts, nach abwärts stattgefunden. Der Autor nimmt dabei wieder als selbstverständlich an, dass meine Angaben, so weit sie mit den seinen nicht übereinstimmen, falsch sind.

O. SCHULTZE hat also einen neuen Befund gemacht, ohne sich der besonderen Bedingungen, die er angewandt hat, bewusst zu sein.

Ebenso war es früher bei seinen zufällig durch Umkehrung von Eiern nach der ersten Furche erhaltenen Doppelbildungen. Er glaubte, dass die Umkehrung nach der ersten Furche die genügende Ursache der Doppelbildung sei. Solchen Versuch hatte ich aber bereits 10 Jahre vor ihm<sup>1)</sup> gemacht ohne ein entsprechendes Ergebnis. Sein Resultat dagegen war, wie ich zeigte, durch die von ihm angewandte Kombination von Deformation (durch wagrechte Plattenpressung) mit der Umkehrung der Eier nach der ersten Furche bedingt. Die Ursache der Entstehung von Doppelbildungen dabei war auch nicht, wie SCHULTZE in Straßburg äußerte: eine »Theilung des Schwerpunktes«, sondern die Zwischenlagerung von sehr viel Nahrungsdotter zwischen die von Bildungsdotter umgebenen Kerne beider Zellen sowie die damit in jeder Zelle einem ganzen Ei ähnliche Anordnung der Dottertheile<sup>2)</sup>.

Er selber ahnt nicht, dass er auch diesmal einen wesentlich anderen Versuch gemacht hat als ich, indem er, um die Zwangslage zu prüfen, die in sehr starker Zwangslage befindlichen Eier nach der Morulation umgekehrt aufstellte, bis sie sich in 10 bis 14 Stunden innerhalb der Hüllen ganz herumgedreht hatten. Ob er die Eier dann nochmals herumgedreht hat, um der Platte die frühere Stellung zu geben oder ob sonst noch etwas geschehen ist, wird nicht berichtet<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> Ges. Abhandl. II. pag. 330.

<sup>2)</sup> Ges. Abhandl. II. pag. 932, 935 u. f.

<sup>3)</sup> Um die Zwangslage zu prüfen, braucht man natürlich nicht, wie SCHULTZE es that, nach der Umkehrung zu warten, bis die Eier sich ganz

Wenn O. SCHULTZE sich aus seinen früheren ähnlichen Erfahrungen eine Lehre gezogen hätte und daher nicht mehr die bei der heutigen morphologisch experimentirenden Jugend noch so verbreitete Eigenschaft besäße, als selbstverständlich anzunehmen, dass jeder von dem eigenen abweichende Befund auf einem Fehler des Anderen beruhe, so würde es ihm nicht wohl haben entgehen können, dass sein Befund von dem meinen wesentlich verschieden ist. Er würde daher nach der Ursache dieser Verschiedenheit gesucht und sie dann doch vielleicht in der Abweichung seiner Versuchsanordnung von der meinigen erkannt haben<sup>1)</sup>.

mit der braunen Seite nach oben gedreht haben; sondern, sofern man sie abzeichnet, kann bei ungenügend fixirten Eiern bald schon eine Stellungsänderung konstatiert werden. Danach wird die ganze Schale mit den Eiern wieder in die normale Stellung gebracht und noch einige Zeit offen stehen gelassen, um den Hüllen etwas Wasser zu entziehen. Übrigens werden die Eier später auch ohne dies immer trockener, auch wenn man die Schale gut mit einer Glasscheibe zudeckt und auch noch feuchtes Fließpapier hineinlegt. Noch besser ist es, wie ich gleichfalls angegeben habe (Ges. Abhandl. II. pag. 247), nur in gleicher Weise behandelte Probeschalen mit Eiern umzudrehen.

Wer indess schon durch Erfahrung weiß, wie dick die Hülle in guter Zwangslage befindlicher Eier aussieht, kann auch dieser Probe entbehren; er wird annähernd das Richtige treffen und gleich mir sehen, dass nur die »Embryonen« mit den am wenigsten gequollenen Hüllen ganz wagrecht auf dem Rücken liegen. Zu sehr eingetrocknete Eier, die daher absterben, oder zu wenig feste, welche sich aufwärts drehen, scheiden für diesen Versuch von selber aus; es bleiben bei einiger Erfahrung immer noch viele Eier übrig, die unserem Bedarfe entsprechen. Die Fixation prüft man während der ersten Hälfte der Gastrulation an dem Stehenbleiben des hinteren (also dem Anfang des Urmundes gegenüberliegenden) Pigmentrandes. Wenn man die Beobachtung zur kritischen Zeit nicht unterbricht (wie es O. SCHULTZE gleich O. HERTWIG gethan zu haben scheint, da er gerade davon nichts berichtet), muss man an den wirklich nach meiner Weise behandelten Eiern die schwarze Überwachsung der unteren Eihälfte sehr wohl von einer eventuellen Drehung des ganzen Eies mit der schwarzen Seite nach abwärts à la SCHULTZE unterscheiden können.

<sup>1)</sup> Falls ich ebenso wie diese Autoren hätte vorgehen wollen, so hätte ich O. SCHULTZE's oben (pag. 489) erwähnte, durch Umkehr der Eier in Kombination mit Plattenpressung erhaltene Doppelbildungen als nicht existirend erklären müssen; denn ich habe bei der von diesem Autor angewandten Versuchsanordnung keine einzige Doppelbildung, sondern nur Theilbildungen: seitliche und vordere Halbbildungen und Dreiviertelbildungen erhalten (Ges. Abhandl. II. pag. 936). SCHULTZE hat zwar seine Doppelbildungen einem Kongress von Fachgenossen demonstrirt; doch ich habe meine Halbbildungen drei solchen Kongressen demonstrirt, und O. HERTWIG, der auf keinem derselben war, hatte gleichwohl das genügende Selbstvertrauen, diese Halbbildungen als nicht existirend zu bezeichnen so lange, bis er sie

Da ihm ferner nach seinem Bericht die gleiche Behandlung der Eier auch bei Fixation durch Plattenpressung dasselbe Resultat geliefert hat, so kann ich O. SCHULTZE unter dem obigen, auf seiner ungenauen Schilderung des Wesentlichen beruhenden Vorbehalt mittheilen, dass er ohne es zu wissen die neue Beobachtung gemacht hat: dass Eier, welche mit starkem, aber nicht vollkommenen Zwang in für den Anfang normaler Lage aufgesetzt, dann nach der Morulation eine große Anzahl Stunden umgekehrt aufgestellt werden, bis sie im Laufe von 10—14 Stunden sich in der Hülle mit der braunen Seite wieder nach oben gedreht haben (und dann vielleicht nochmals umgedreht werden?) Embryonen liefern, die (wie ich sagen will) eine »paradoxe Drehung« ausführen, indem sie sich mit der Medullarseite statt aufwärts nach abwärts »drehen«.

Ich denke mir, dass durch die lang dauernde abnorme Stellung derartige passive, vielleicht sogar auch aktive Umlagerungen des ungleich specifisch schweren Zellmaterials veranlasst worden sind, dass bei der Bildung der Medullarplatte dann die »paradoxe Drehung« des Embryo die Folge ist.

Zum Schluss der Arbeit macht der Autor noch eine weitere Verwirrung, indem er wieder wesentliche Verschiedenheiten nicht erkennend die *Asyntaxia medullaris* mit einer ähnlich aussehenden Missbildung nicht passend zusammenstellt und einen entsprechend unzutreffenden Schluss zieht.

---

nach meiner ihm besonders gegebenen detaillirten Anweisung (*Anatom. Anzeiger*. 1894. pag. 248—282 oder *Ges. Abhandl.* II. pag. 940—986) auch in unverkennbarer Weise erhalten hatte.

Statt es SCHULTZE und HERTWIG gleichzuthun, habe ich gefolgert, dass das Ende der Laichperiode, in dem ich arbeitete, die Ursache des entgegengesetzten Resultats bei gleicher Versuchsanordnung war; denn es ist mir seit lange bekannt, dass zu dieser Zeit die regulatorischen Fähigkeiten sehr herabgesetzt sind und Störungen nicht gut ausgeglichen werden.

Daher erhält man auch am Ende der Laichperiode keine Postgeneration mit Verwendung der operirten, sich jetzt zersetzenden Eihälfte; während am Anfange der Laichperiode diese Art der Postgeneration so bald erfolgt, dass man die geringe Verspätung der Entwicklung der anderen Eihälfte sehr leicht übersieht. Am besten macht man daher solche Versuche die ganze Laichperiode hindurch, um alle Arten des Verhaltens kennen zu lernen. Die schönste, d. h. späte Postgeneration, erst nach Ausbildung des einen Medullarwulstes erhält man kurz vor dem Ende der Laichperiode.

### Zusammenfassung.

O. SCHULTZE hat auch in der vorliegenden Arbeit dieselben Fehler im Schließen gemacht, die wir ihm seit sechs Jahren vergeblich vorgehalten haben. Er hat sodann angeblich einige Versuche von mir genau nachgemacht und ganz andere Resultate erhalten als ich. Dabei hat er nicht bemerkt, dass seine Versuche wesentlich andere dadurch wurden, dass er die in hochgradiger oder vollkommener Zwangslage befindlichen Eier nach der Morulation 10 bis 14 Stunden lang umgekehrt aufstellte, was bei meinen Eiern nicht geschehen war, wodurch aber hochgradige abnorme Wirkungen der Schwerkraft eintraten, die als die Ursache seiner abweichenden Resultate anzusehen sind.

Schließlich wollen wir den Sätzen O. SCHULTZE's noch die bezüglichlichen unseren gegenüberstellen:

1. Die normale Schwerkraftswirkung ist zur Entwicklung der Eier und Embryonen nicht nöthig. Die Entwicklung kann auch bei Aufhebung dieser Wirkung stattfinden (normale, typische Entwicklung)<sup>1)</sup>.

2. Abnorme Schwerkraftswirkung kann durch abnorme Umordnung der ungleich specifisch schweren Bestandtheile des Eies schädlich event. tödlich werden.

Doch werden geringe Grade solcher störenden Wirkungen durch Regulationsvorgänge, zumal am Anfange der Laichperiode, wieder ausgeglichen (atypische, regulatorische Entwicklung).

3. Die »normale« Beweglichkeit (Drehfähigkeit) des Eies und Embryo in den Eihüllen ist an sich zur Entwicklung nicht nöthig. Die Entwicklung vermag auch bei erheblicher Beschränkung dieser Beweglichkeit vor sich zu gehen.

Doch kann die Beschränkung der normalen Beweglichkeit unter Umständen zu störenden abnormen Schwerkraftswirkungen Veranlassung geben und dadurch schädlich wirken. Dessgleichen kann auch die Ursache der Beweglichkeitsbeschränkung direkt, z. B. durch

<sup>1)</sup> Im Jahre 1884 habe ich bereits den viel weitergehenden Nachweis erbracht: »Die ‚formale‘ Entwicklung des Froscheies bedarf keiner richtenden und gestaltenden Einwirkung von außen; das befruchtete Ei trägt und producirt alle zur normalen Entwicklung nöthigen ‚gestaltenden‘ Kräfte in sich selber: Die ‚formale‘ Entwicklung des befruchteten Eies ist ein Process vollkommener Selbstdifferenzirung« (Ges. Abhandl. II. pag. 276, siehe auch pag. 422).

zu starke Pressung, zu starke Deformation, Luftmangel, schädlich wirken.

Indess findet auch bei hochgradiger abnormer erzwungener Form noch die Entwicklung statt, und zwar in ihren äußeren und inneren Resultaten der Hauptsache nach so wenig von der Norm abweichend, als wenn bei genügend elastischer Beschaffenheit erst die bereits entwickelten Embryonen nachträglich zu dieser Gestalt deformirt worden wären (Ges. Abhandl. II. pag. 926).

Diese Entwicklung geschieht aber wohl gleichfalls wie bei jeder Störung unter Aktivirung von Selbstregulationsmechanismen (Ges. Abhandl. II. pag. 915, 911, 847)<sup>1)</sup>.

4. Die Einrichtungen, welche die Beweglichkeit der Eier und Embryonen in ihren Hüllen ermöglichen, sind nicht vorhanden, weil die normalen Schwerkraftswirkungen an sich zur Entwicklung nöthig wären, sondern: erstens hauptsächlich, weil dadurch abnormen Wirkungen der ewig vorhandenen und daher auch wirkenden Schwerkraft möglichst vorgebeugt wird. Dies geschieht, indem sie die Herstellung der (der normalen Anordnung der ungleich specifisch schweren Substanzen im Ei am meisten entsprechenden) Gleichgewichtslage des ganzen Eies durch die Schwerkraft selber gegenüber den in der freien Natur vorkommenden, äußeren drehenden Einwirkungen in genügendem Maße ermöglichen. Zweitens sorgen sie zugleich für relativ ruhige Lagerung des Eies und Embryo bei mannigfachen äußeren Einwirkungen und wirken so wie die doppelte Ringaufhängung des Kompasses (der auch die Schwerkraft zu seiner Funktion nicht nöthig hat).

Schließlich wirken sie entsprechend § 3 (Schluss) begünstigend für den typischen Verlauf der Entwicklung, indem sie annähernd den für die normalen Gestaltänderungen angemessenen freien Raum gewähren.

<sup>1)</sup> Vielleicht nimmt nunmehr O. SCHULTZE, um von seinen Sätzen noch etwas zu retten, meine bisher von ihm ignorirte Unterscheidung typischer und atypischer Entwicklung an.

Bisher verstand er, wie meine anderen Gegner, unter »normaler Entwicklung«, von der er in seinen Sätzen spricht, diejenige Entwicklung, welche normal gestaltete Produkte liefert, einerlei ob die Vorgänge dabei die typischen oder atypische, unter Aktivirung von Regulationsmechanismen sich vollziehende sind. Wenn er erklärt, er meine fernerhin nur, dass bei Pressung und abnormer Schwerkraftswirkung die Entwicklung oft nicht ganz typisch verlaufe und ev. ganz gestört werde, so stimmt er zwar den von mir seit lange vertretenen Auffassungen zu, annullirt aber seine jetzige, temperamentvolle Opposition.