

(Aus dem Anatomischen Laboratorium der Johns Hopkins Universität.)

Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seiten- linie bei den Amphibien.¹⁾

Von

Ross Granville Harrison.

Johns Hopkins Universität, Baltimore, Ver. Staaten.

Hierzu Taf. III, IV u. V und 35 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

- I. Einleitung.
- II. Die normale Entwicklung der Seitenorgane und die Histogenese des r. lateralis vagi.
 1. Beschreibung der einzelnen Stadien bei Rana.
 2. Beschreibung der Befunde bei Amblystoma.
 3. Zusammenfassung und Erörterung der früheren Angaben.
- III. Experimenteller Teil.
 - A. Methodik.
 - B. Die spezifische Pigmentierung der Haut und der Seitenorgane bei den Embryonen bezw. Larven der verschiedenen Froscharten.
 - C. Versuche zur Darstellung der normalen Entwicklung der Seitenlinie.
 - D. Versuche zur Analyse der Entwicklungsvorgänge.
 1. Einfluss des Nervensystems auf Auswachsen und Differenzierung der Seitenlinie.
 - a. Beschreibung der Fälle.
 - b. Erörterung der Resultate.
 2. Der Effekt von Änderungen in der Richtung der normalen Wachstumsbahn.
 - a. Auswachsen der Anlage bei einfacher Krümmung der Schwanzachse.
 - b. Verhalten der Seitenorgane bei Embryonen die mit einem überzähligen im Rücken implantierten Schwanz versehen sind.
 - c. Auswachsen der Seitenlinie aus einem Embryo in die normale Wachstumsbahn eines anderen.
 - d. Besprechung der Resultate.
 3. Polaritätsversuche.
 - a. Dorso-ventrale Umkehrung der Teilstücke.
 - α. Auswachsen der Anlage der Seitenlinie auf einen invertierten Schwanz bei gerader Körperachse.
 - β. Verhalten der Anlage zu einer invertierten Umgebung bei gekrümmter Wachstumsbahn.
 - γ. Besprechung der Resultate.

¹⁾ Ein Vortrag über die vorliegenden Experimente wurde am 31. Dezember 1901 auf der Versammlung der „American Morphological Society“ in Chicago gehalten.

- b. Kranio-kaudale Umkehrung der Teilstücke.
 - α. Wachsen der Anlage durch ein umgekehrtes Mittelstück.
 - β. Auswachsen der Anlage aus einem im Schwanz implantierten Hinterkopf.
 - γ. Auswachsen der Anlage von einem Embryo auf die Schwanzwurzel eines anderen und von dort aus nach dem Kopf des letzteren zu.
 - δ. Auswachsen der Anlage in eine umgekehrte Wachstumsbahn ohne Zusammenhang mit dem Vagusganglion.
 - ε. Besprechung der Resultate.
 - 4. Wachstum und Differenzierung der Seitenlinie in atypischer Lage.
 - 5. Über das zeitliche Bestehen der Wachstumsbahn während des Entwicklungsverlaufes.
 - 6. Über die eigene Wachstumsenergie der Anlage der Seitenlinie.
- E. Allgemeine Besprechung der Versuche.
- 1. Die Wachstumsbahn.
 - 2. Die Bewegungserscheinung.
 - 3. Die Differenzierungserscheinungen.
 - 4. Schluss.

I. Einleitung.

Seitdem Leydig (1850) zuerst die Seitenlinie der Fische in ihrer wahren Natur als ein System von Sinnesorganen aufgefasst hat, sind unsere Kenntnisse darüber von vielen Seiten bereichert worden. Die bisher erschienenen Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte dieser Organe sind aber rein morphologisch; die Erforschung der Physiologie ihrer Entwicklung ist bis jetzt nicht versucht worden. Die vorliegende Untersuchung geht demgemäss von einem neuen Standpunkt aus, indem sie ein Bestreben darstellt, die verschiedenen inneren Einflüsse experimentell zu analysieren, die bei der Entwicklung der Seitenorgane eine Rolle spielen.

Mein Interesse wurde zuerst auf diese Frage durch gewisse Beobachtungen gelenkt, die ich an den nach dem Born'schen Verfahren zusammengesetzten Froschembryonen machte. Wenn nämlich der Kopfteil des fast schwarzen Embryo von *Rana sylvatica* mit dem Schwanzteil des hellbraunen Embryo von *R. palustris* zu einem Exemplare normaler Form vereinigt wird (Fig. 1), so erscheint nach einiger Zeit ein feiner dunkler Strich im hellen Felde des Palustris-Hinterkörpers (Fig. 2). Dieser Strich, der sich als die stark pigmentierte Anlage der Seitenlinie herausstellt, dehnt sich allmählich nach der Schwanzspitze aus (Fig. 3) und sondert sich in eine Reihe pigmentierte Punkte, die einzelnen Seitensinnesorgane (Fig. 4), die den Sinnesorganen von normalen *Sylvatica*-

Embryonen vollständig gleichen. Wir haben hierin einen schlagenden Beweis für die Ansicht, dass sich die Seitenorgane des Körpers und Schwanzes aus einer Anlage entwickeln, die vom Kopf her stammt, und die die abgelegenen Körpergegenden durch Wanderung erreicht. Diese Beobachtung hat zu weiteren Versuchen angeregt, da hier ausnahmsweise viele Umstände dazu beitragen, die Ermittlung morphogenetischer Ursachen zu ermöglichen. Als günstige Faktoren sind zu nennen: erstens, die ausgedehnte Wanderung der Anlage von einem Körperende bis zum anderen; zweitens, die Möglichkeit diesen Vorgang durch die erwähnte verschiedenartige Pigmentierung der Teilstücke zusammengesetzter Embryonen am Lebenden zu verfolgen; drittens, die Leichtigkeit, womit die Froschembryonen sich zu irgend einer beliebigen Form durch Transplantation vereinigen lassen, und die dadurch gegebene Möglichkeit, die Umgebung der wachsenden Anlage zu variieren.

Um die Ergebnisse derartiger Versuche sachgemäss zu beurteilen, ist es aber erforderlich, die Einzelheiten der normalen Entwicklung zu kennen. Da die Angaben der früheren Forscher, namentlich in betreff der Entwicklung des Seitennerven und der Beziehungen zwischen dem Nerven und der Anlage der Sinnesorgane etwas von einander abweichen, so ist es hier nötig, die normale Entwicklung nachzuprüfen, ehe die Experimente beschrieben werden. Diese erneute Untersuchung führt zu einer anderen Auffassung der Entwicklung des Seitennervens als der bisher vertretenen, indem sie im Einklang mit der Lehre von His (86) zeigt, dass die Nervenfasern als Ausläufer der Vagusganglienzellen entstehen.

Der erste Abschnitt der vorliegenden Abhandlung enthält somit eine Beschreibung der Entwicklung der Seitenlinie, wie sie nach der Untersuchung einer Reihe normaler Embryonen zu geben ist. Im zweiten oder experimentellen Teil der Arbeit findet sich zunächst ein Bericht über die angewendeten Methoden, und da die Versuche zu einem grossen Teil davon abhängen, so werden auch die Farbenunterschiede der Embryonen der verschiedenen Froscharten ausführlich beschrieben. Die Versuche selber sind in zwei Kategorien einzuteilen. Zur ersten gehört allein der Grundversuch, der die Art und Weise der normalen Entwicklung der Seitenorgane darstellt. Die analytischen Versuche gehören in die zweite Kategorie hinein.

II. Die normale Entwicklung der Seitenorgane und die Histogenese des r. lateralis vagi.

Die vom Vagus innervierten Seitenorgane des Rumpfes bzw. Schwanzes sind bekanntlich bei der Kaulquappe in drei Reihen geordnet, die von der Ohrgegend ihren Ausgang nehmen. Die Hauptreihe verläuft an der Seite der Körperachse, zunächst auf dem Niveau der Chorda dorsalis, aber im distalen Teil des Schwanzes an der dorsalen Myotomkante bis zur Spitze der Schwanzachse. Die in der Rückenflosse befindliche dorsale Reihe erstreckt sich etwas über die Hälfte hinaus bis zur Schwanzspitze¹⁾. Die ventrale Reihe verläuft in einer gebogenen Linie über den Bauch bis in die Nähe des Afters hin.

Auf die Ähnlichkeit in der Anordnung, sowie im Aufbau der betreffenden Sinnesorgane der Amphibien resp. Amphibienlarven mit den Seitenorganen der Fische hat zuerst F. E. Schultze (61) hingewiesen. Dieser Forscher zeigte hier und in einer späteren Arbeit (70), dass die hügelartigen Sinnesorgane der im Wasser wohnenden Amphibien bzw. Amphibienlarven aus haartragenden Sinneszellen bestehen, die die Mitte des Organs bilden und die von meilerartig geordneten Umhüllungszellen umgeben sind. Markhaltige Nervenfasern wurden von Schultze bis in die Sinnesorgane hinein verfolgt. Die genaue Endigungsweise der Nerven bei den Amphibien bleibt aber noch unbekannt; sie ist noch nicht mit Hilfe der neueren neurologischen Methoden untersucht worden. Peabody (97) und Retzius (98) haben jedoch mittelst Methylenblaufärbung nachgewiesen, dass in den Lorenzini'schen Ampullen der Selachier die Nervenfasern frei mit Endknöpfchen an den Sinneszellen endigen. Wie diese Autoren hervorheben, ist es von prinzipieller Bedeutung, dass keine neuro-epithelialen Sinneszellen, wie die in der Riechschleimhaut vorkommenden, vorhanden sind.

Über die Entwicklung der Seitenlinie sind die Angaben zahlreich, aber meist nebensächlich bei allgemeineren Erörterungen

¹⁾ Malbranc lässt die dorsale Reihe bei *Bombinator* und *Rana* auch bis zur Schwanzspitze verlaufen (siehe Fig. 22 u. 25 seiner Abhandlung in Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 26). Ich habe grosse Larven von *R. palustris* und *R. sylvatica* daraufhin untersucht und finde, dass es bei diesen Arten nicht zutrifft.

über die Morphologie des Wirbeltierkopfes behandelt. Dank der umfangreichen Arbeiten von Allis (89) und Clapp (98) haben wir genaue Kenntnisse der Entwicklung und der Anordnung des Seitenkanalsystems bei *Amia* und *Batrachus*. Dohrn (91 und 01) Raffaele (00) haben der Histogenese der die Seitenorgane innervierenden Nerven besondere Aufmerksamkeit gewidmet, gelangen aber zu Schlüssen, die ich auf Grund der vorliegenden Untersuchung nicht bestätigen kann.

In der jetzigen Beschreibung ist es beabsichtigt, allein auf die Entwicklung der Hauptreihe der Rumpfsseitenorgane einzugehen, da der experimentelle Teil sich fast ausschliesslich darauf bezieht, und da auch keine wesentlichen Unterschiede in der Entwicklung der Nebenreihen bestehen. Zum Zweck der Untersuchung wurden Serienschritte durch Embryonen der drei zum Experimentieren benutzten Froscharten gebraucht. Unter diesen drei Arten Embryonen bestehen zwar gewisse Unterschiede in Form, Grösse, Pigmentierung und Schnelligkeit der Entwicklung. Sonst verhalten sie sich gleich in Bezug auf die Entwicklung der Seitenlinie. Auch wurden einige Entwicklungsstadien von *Amblystoma punctatum* untersucht. Hier treten die Verhältnisse zwischen Ganglion, Nerv und Sinnesorgananlagen äusserst klar hervor; demgemäss eignet sich dieses Material vorzüglich, die Befunde beim Froschembryo in ein klares Licht zu stellen.

Besondere Aufmerksamkeit wird im Folgenden auf die Beziehungen zwischen dem Vagusganglion und der Sinnesorgananlage zur Zeit des ersten Auftretens der Nervenfasern und auf die Histogenese des Seitennerven, sowie auf das Auswachsen der Anlage und die Sonderung der einzelnen Sinnesorgane gelenkt. Andere Verhältnisse, die sonst mit der Differenzierung der Kopfganglien bezw. Sinnesorgane innig zusammenhängen, kommen für den jetzigen Zweck weniger in Betracht. Hier handelt es sich nämlich wenig um die erste Entwicklung der Kopfganglien, d. h. um die Beziehung zwischen Ganglienstrang, Ganglien und Sinnesplatten, um die Metamerie des Kopfes, oder um die Frage nach der Quelle des Kopfesoderms. Diese Fragen sind schon oft untersucht worden und neuerdings hat Corning (99) die ganze Sachlage bei *Rana*-Embryonen, unter Berücksichtigung der früheren Angaben, einer Nachprüfung unterzogen. Die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchung über die jüngeren Stadien der Entwicklung

der Ganglien bestätigen im wesentlichen die Angaben von Corning.

Die Kopfganglien gehen in der Hauptsache aus der Ganglienleiste hervor. Eine Reihe Zellhaufen wächst nämlich ventralwärts vom Ganglienstrang aus, und diese erstrecken sich bald tief in die Schlundbogen hinein. Dorsal vom Kiemendarm findet sich in der Grundschicht der Epidermis eine Reihe Verdickungen, die Sinnesplatten, die mit den Ganglienanlagen alternieren (Fig. 9). Die Hautverdickung (sl), die später die Seitenorgane des Rumpfes bildet, liegt kaudalwärts vom letzten Ganglionhaufen, dem Vagus. Das Ganglion und die Anlage der Sinnesorgane sind dicht aneinander gelagert, ihre Zellen sind noch undifferenziert und undeutlich abgegrenzt. Ausserdem ist die vermutliche Grenze zwischen den beiden Anlagen keine ebene, sondern eine gebogene. Man gewinnt deshalb aus Schnittpräparaten wegen der schrägen Schrittführung oft den Eindruck, als wenn die zwei Anlagen eine wären. Es finden sich trotzdem keine beweisführenden Erscheinungen, die für eine Abgabe von Zellen seitens der Sinnesorgananlage zum Ganglion sprechen. Ohne den Zweck der vorliegenden Untersuchung zu beeinträchtigen, kann diese Frage jedoch unentschieden gelassen werden, denn eins ist wenigstens sicher, nämlich, dass wenn die Vagusplatte bei den Amphibien wirklich zum Aufbau des Ganglions Beiträge liefert, dies nur in den frühen Entwicklungsstadien geschieht, und nicht während des ganzen Entwicklungsganges der Seitenlinie. Die scheinbare Verschmelzung von Ganglion und Sinnesplatte wird aufgehoben, ehe die Seitenlinie anfängt auszuwachsen und ehe Gewebsdifferenzierungen auftreten. Die Beschreibung der einzelnen Stadien kann somit mit einem Stadium anfangen, wo die Sinnesplatte und das Ganglion abgegrenzt sind, wo aber beide Anlagen noch keine Differenzierungen in ihrem Gewebe aufweisen. Ein solches Stadium ist etwas jünger als das für die Transplantationsversuche benutzte.

1. Beschreibung der einzelnen Stadien bei *Rana*.

Sylvatica-Embryo, 3,3 mm. lang. — Bei einem in Frontalschnitte zerlegten Embryo¹⁾ (Textfig. 1) lässt sich die

¹⁾ *Sylvatica* 4b.



Fig. 1.

Anlage des Ohres als eine deutliche Einsenkung der Hautgrundschrift erkennen. Kaudal sowohl wie oral hängt die Ohranlage mit anderen verdickten Flächen ihres Mutterbodens zusammen.

Nach dem Schwanze zu erstreckt sich die Hautverdickung bis über die orale Grenze des zweiten Myotoms. Hier an der Grenze zwischen Hinterkopf und Rumpf verengt sich die Körperbreite (Fig. 9). Die kaudalwärts vom Ohr liegende verdickte Epidermis lässt sich in zwei Felder teilen, die durch einen dünneren Teil der Hautgrundschrift zusammenhängen; das dorsale Ende des Vagusganglions (vg) liegt hier eingebettet. Auf der Höhe des ventralen Teiles der Ohrgrube ist die Sinnesplatte oder Seitenorgananlage (sl) scharf vom Ganglion abgegrenzt. Verfolgt man die Schnittserie weiter ventralwärts, so ist es dann an einigen Schnitten, die den ventralen Teil der Chorda dorsalis treffen, kaum möglich, die Grenze zwischen Ganglion und Sinnesanlage zu ziehen. Es sieht fast aus, als wenn beide kontinuierlich miteinander wären. Noch weiter ventralwärts ist die Grenze zwischen Ganglion und Epidermis wieder klar.

Untersucht man dagegen Querschnitte¹⁾ eines gleich entwickelten Embryo, so findet man an der obengenannten Stelle eine viel schärfere Abgrenzung zwischen den betreffenden Gebilden. Es zeigt sich auch, dass an dieser Stelle die Hautoberfläche lateralwärts biegt, um den weiten Kiemendarm zu bedecken. In den Frontalschnitten muss also die Grenze zwischen dem Ganglion und der Hautplatte schräg getroffen sein, was wohl die Erklärung der scheinbaren Verschmelzung gibt.

Weder die Seitenorgananlage noch das Ganglion weist bestimmte Gewebsdifferenzierungen auf. Die Ganglienzellen sind dicht zusammengelagert und haben, soweit ihre Grenzen zu erkennen sind, eine rundliche oder polyedrische Gestalt. Sie sind von den umgebenden Mesenchymzellen dadurch zu unterscheiden, dass die darin enthaltenen Dotterkügelchen kleiner sind. Ausserdem sind die Ganglienzellen stärker pigmentiert.

Sylvatica-Embryo, 4 mm. Querschnittserie²⁾. — Dieser Embyo befindet sich in dem für die Verwachsungsversuche

¹⁾ Sylvatica 4a.

²⁾ Sylvatica 5a.

benützte Stadium (Textfig. 2). Die Schwanzknospe ist deutlich. Die Ohranlage ist noch nicht zu einer Blase geschlossen, sondern sie hängt noch ventral mit der Hautgrundschrift zusammen. Dagegen ist sie im dorsalen Teil schon getrennt und der Ductus endolymphaticus ist angelegt. Es gibt noch keine Nervenfasern im ganzen Embryo. In

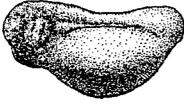


Fig. 2.

Trigeminusganglion jedoch finden sich einige Zellen, die deutlich bipolar sind.

Das Vagusganglion nimmt dieselbe Lage ein wie zuvor (Fig. 10). Es lassen sich aber jetzt zwei verschiedene Teile davon erkennen. Der dorso-laterale Teil (lg) liegt auf dem Niveau der Chorda dorsalis und der dorsalen Darmwand, dicht an die Epidermis gedrängt und nimmt eine Stellung zwischen den beiden hinter dem Ohr liegenden Hautverdickungen ein. Der Hauptteil vom Ganglion erstreckt sich ventralwärts bis tief in die Kiemendarmwandung hinein. Die Anlage der Sinnesorgane der Seitenlinie hat sich in keiner sichtbaren Weise verändert.

Sylvatica-Embryo, 4,1 mm¹). Frontalschnittserie. — Dieser Embryo ist nur wenig älter als der vorige. Die Schwanzknospe ist etwas ausgeprägter und im Nervensystem haben schon wichtige Differenzierungen stattgefunden. Deutliche Nervenfasern finden sich im r. ophthalmicus superficialis. Im Vorderrumpf sind einige Fasern aus den Rohon'schen Hinterzellen sowie einige motorischen Fasern der Spinalnerven hervorgewachsen.

Die Lage des Vagusganglions und der Epidermisverdickung hat sich kaum verändert. Doch ist das direkt unter der Haut liegende Gewebe etwas aufgelockert, was eine etwas deutlichere Abgrenzung zwischen Ganglion und Sinnesorgananlage hervorbringt. Die Zellen des Ganglions weisen gewisse Differenzierungserscheinungen auf. Das Zellprotoplasma färbt sich intensiv mit Kongo-Rot; die Kerne färben sich etwas blasser und enthalten deutliche runde Kernkörperchen. Eigentliche Nervenfasern sind im Vagus kaum noch vorhanden; wenn jedoch die Schnittserie weiter dorsalwärts verfolgt wird, so ist es klar, dass einige Ganglienzellen sich in dieser Richtung zuspitzen, um die Wurzel-

¹; *Sylvatica* 5b.

fasern zu bilden. Bei einigen wenigen Ganglienzellen, und zwar im Ganglion der rechten Körperseite, sind periphere, d. h. nach der Hautverdickung zu, gerichtete Fortsätze vorhanden. Eine Zelle z. B. entsendet einen kurzen, dicken Fortsatz, der sich pseudopodienartig verästelt, indem er die kleine Spalte überbrückt, die zwischen Ganglion und der Hautverdickung liegt. Die Verästelung des Ganglienzellenfortsatzes erreicht demgemäss die innere proximale Fläche der Sinnesorgananlage.

Die Sinnesorgananlage selbst erstreckt sich noch erst bis zur proximalen Hälfte des zweiten Myotoms. Die tieferen Zellen derselben sind jetzt säulenartig angeordnet, die oberflächlicheren dagegen sind unregelmässiger. Die ganze Anlage hebt sich recht deutlich von der Deckschicht der Haut, und kaudalwärts auch von dem unverdickten Teil der Grundsicht ab.

Ähnliche Verhältnisse finden sich bei einem 3 mm langen *Virescens*-Embryo¹⁾.

Palustris-Embryo, 3,5 mm²⁾. Frontalschnittserie. — In Bezug auf die Differenzierungen der Fasern im Vagusgebiet ist dieser Embryo etwas weiter entwickelt als der soeben beschriebene. Die Anlage der Seitenorgane erstreckt sich bis zur Mitte des zweiten Myotoms. Die von den Ganglienzellen entsandten Nervenfasern, die den Anfang des Seitennerven bilden, sind deutlich, da sie sich sehr intensiv mit dem Kongo-Rot färben. Es ist auch klar, dass dieselben nicht nur die enge Spalte zwischen Ganglion und Seitenorgananlage überbrücken, sondern dass sie sich in die Substanz der letzteren, nahe zur inneren Grenze derselben, eindrängen.

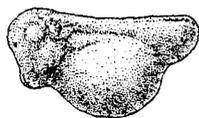


Fig. 3.

Palustris-Embryo, 4 mm³⁾. Frontalschnittserie. — Die Ohranlage ist bei diesem Embryo (Textfig. 3) zu einer vollständigen Blase abgeschlossen, hängt aber noch mittelst eines dünnen Verbindungsstranges mit der Hautgrundsicht zusammen.

Die Anlage der Sinnesorgane erstreckt sich jetzt dorso-kaudalwärts bis zum Anfang des dritten Myotoms. Das dorsale

¹⁾ *Virescens* 5b.

²⁾ *Palustris* 5b.

³⁾ *Palustris* 6b.

Vagusganglion hat seine Lage nicht geändert, tritt aber wegen der vorgeschrittenen Differenzierung seiner Zellen deutlich hervor. Nervenfasern, Fortsätze von Ganglienzellen (Fig. 11, gz) lassen sich an mehreren Schnitten bis in die Sinnesorgananlage hinein verfolgen, wo sie nahe an der Basalmembran endigen. Wegen des schräg nach oben gerichteten Verlaufs der Sinnesplatte und der Nervenfasern ist ihr ganze Ausdehnung nicht in dem abgebildeten Schnitt zu verfolgen.

Dieses Stadium ist insofern wichtig, als es die Wanderung von gewissen Zellen aus dem Ganglion in den Seitennerven einleitet. Der Vorgang zeigt sich in diesem Embryo besonders deutlich, indem durch die Einwirkung der Konservierungsflüssigkeiten die Haut nebst der Seitenorgananlage von den darunter liegenden Gebilden etwas abgehoben ist. Die Nervenfasern des Seitenasts überbrücken nämlich diesen kleinen künstlichen Spaltraum, um die Sinnesorgananlagen zu erreichen, und hier finden sich Zellen, die sich den Nervenfasern fest anschmiegen. Auch schon innerhalb der innersten Schicht der Sinnesorgananlage, wo, wie schon beschrieben, die Zellen säulenartig geordnet sind, finden sich zwei oder drei spindelartige Zellen, deren Achse senkrecht zu der der Säulenzellen liegt. Diese Zellen, die die ersten Zellen der Schwann'schen Scheide des Nervens darstellen, stammen am wahrscheinlichsten vom Vagusganglion her, denn sie haben nicht den Habitus von Mesodermzellen und es sind keine Anzeichen vorhanden, die für die Herleitung derselben aus den regelmässig epithelartig angeordneten Zellen der Sinnesanlage sprechen.

Palustris-Embryo, 3,8 mm¹). Sagittalschnittserie. — Dieser Embryo, obgleich etwas kleiner als der vorige, ist doch eben so weit entwickelt. Da die Fasern des Seitennerven vom Ganglion aus in einer Parasagittalebene verlaufen, so sind Sagittalschnitte besonders zur Beobachtung ihres Verlaufs geeignet. Die Ganglienzellen von Vagus spitzen sich zum grössten Teil in ventro-kaudaler Richtung zu und setzen sich in eine dünne Nervenfasern fort, die sich dann sanft dorsalwärts umbiegt, um in die Anlage der Sinnesorgane hineinzudrängen (Fig. 12). Die ventral gelegenen Ganglienzellen entsenden dagegen ihre Nervenfortsätze in fast rein horizontaler Richtung.

¹) Palustris 6c.

Virescens-Embryonen. 4 mm. Sagittal- und Frontalschnitte¹⁾. Diese (Textfig. 4) sind etwas weiter in der Entwicklung als die soeben beschriebenen Palustris-Embryonen. Der Faserverlauf des Seitennerven lässt sich an den Sagittalschnitten wie im vorigen Fall verfolgen. Die

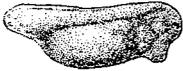


Fig. 4.

Anlage der Sinnesorgane erstreckt sich bis zum Anfang des vierten Myotoms (Fig. 15). Im Anfang etwas dorsalwärts verlaufend, biegt sie bald in die reine Längsrichtung.

Die Frontalschnitte zeigen, wie weit die Nervenfasern sich in die Sinnesanlage gedrängt haben. Eine erreicht die distale Hälfte des zweiten Körpersegments, wo sie abgerundet endigt. An der Innenseite ist die Anlage noch von einer Membran begrenzt, die sich distalwärts in die Basalmembran der Epidermis fortsetzt. Die Nervenfasern liegen ausserhalb der Membran, d. h. im Ektoderm. Die Sinnesorgananlage besteht jetzt hauptsächlich aus rundlich polyedrischen Zellen, die, wenn auch nicht sehr klar, eine innere Schicht bilden, und aus einer äusseren Schicht von Zellen, die in der Längsrichtung des Körpers verlängerte Kerne enthalten (Fig. 15 sl). Es finden sich auch einige Scheidezellen, die der Basalmembran und den jungen Nervenfasern dicht anliegen. Ihre Kerne sind gleichfalls etwas in die Längsrichtung gezogen, sodass die Zellen sich deutlich von der tieferen Lage, den Sinneszellen, unterscheiden.

Virescens-Embryo. 5,2 mm²⁾. Frontalschnitte. Bei diesem Embryo (Textfig. 5) ist die Anlage der Seitenlinie

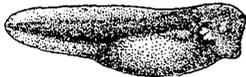


Fig. 5.

beträchtlich weiter gewachsen, indem sie auf der linken Körperseite die Mitte des 25. Myotoms erreicht und auf der rechten die distale Hälfte vom 22. Während das wachsende Ende der Anlage verdickt und nicht wesentlich anders als im vorigen Stadium erscheint, lässt der proximale Teil anfängliche Differenzierungserscheinungen erkennen, die die Sonderung der einzelnen Sinnesknospen einleiten. Dieser Teil der Anlage besteht in der Hauptsache aus rundlich-polyedrischen Zellen, die nach aussen von einer weniger vollständigen Schicht spindel-

¹⁾ Virescens 7b u. 7c.

²⁾ Virescens 10b.

förmiger Zellen begrenzt sind. Innerhalb der Schicht rundlicher Zellen finden sich die Nervenfasern und deren Scheidezellen. Die Sinnesorgane sind dadurch angedeutet, dass die innere Schicht der Anlage stellenweise verdickt erscheint, indem die Zellen sich etwas dichter anhäufen. Diese Stellen weisen eine intensivere Pigmentierung auf und an einigen ist das Pigment in ein Klümpchen an der äusseren Spitze der Zellen gehäuft (Fig. 16). Die ganze Anlage ist noch immer von der epidermalen Deckschicht überzogen. An der äusseren Spitze des jungen Sinnesorgans, innerhalb der Hautdeckschicht findet sich ein kleines Bläschen.

Die Vagusfasern sind weit in die Seitenanlagen hineingewachsen. Einige lassen sich nämlich bis zum 21. Myotom verfolgen. In der Nähe vom Ganglion ist der Zusammenhang der Fasern mit je einer Ganglienzelle deutlich zu konstatieren. Der distale Teil der Nerven liegt, wie die Anlage der Sinnesorgane, ausserhalb der Basalmembran, durch dieselbe vom Mesoderm getrennt. Die erste Strecke vom Nerven dagegen bis in die Gegend vom fünften Myotom, liegt tiefer. Der Nerv senkt sich also ins Mesoderm. Am Nervenstrang entlang finden sich spindelförmige Scheidezellen, die oft pigmentiert sind. Sie erstrecken sich fast eben so weit distalwärts, wie die Nervenfasern selber. Über den Ursprung dieser Zellen gibt dieses Präparat keinen positiven Aufschluss. Nichts weist darauf hin, dass die Sinnesplatte die Zellen abgibt. Zwischen den epithelial angeordneten Zellen dieser Anlage und den spindelförmigen Scheidezellen gibt es keine Zwischenstadien.

Virescens-Embryo, 6,5 mm¹⁾. Frontalschnitte.
— Die Seitenlinie erreicht bei diesem Embryo (Textfig. 6) das

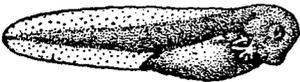


Fig. 6.

Ende vom segmentalen Mesoderm, das jetzt aus ca. 45 Myotomen besteht. Die ganze Anlage, mit Ausnahme des distalen Teiles, zerfällt in eine Kette von Sinnesorganen, die schon die

Hauptmerkmale der ausgewachsenen Organe zeigen (Fig. 17). In der Mitte jeder Sinnesknospe liegen zwei oder drei mit grossen, runden Kernen versehene, pyramidenförmige Sinneszellen (sz). Um diese herum findet sich eine Hülle von ebenfalls nach

¹⁾ Virescens 12b.

aussen zugespitzten Zellen, die sich den Sinneszellen anlehnen. Beide Zellarten enthalten Pigment, das sich in der äussersten Spitze derselben anhäuft. Die stiftchenförmigen Fortsätze, die später frei von den Sinneszellen hervorragen, sind in diesem Stadium noch nicht entwickelt. Da die Hautdeckschicht durch Zurückziehen eine Unterbrechung oberhalb der Sinnesknospe erfahren hat, so liegt die äussere Seite derselben frei zu Tage und zwar in einer kleinen Delle in der Haut. Diese Beschreibung gilt für die proximal gelegenen Sinnesorgane. Untersucht man dagegen das distale Ende der Seitenlinie, so finden sich die Sinnesknospen in den früheren Entwicklungsstadien wie beim zuletzt beschriebenen Embryo. Die Zellen der inneren runden Schicht der Anlage häufen sich zusammen und rufen dadurch kleine Verdickungen hervor. Diese Zellen bilden sich dann zu Sinneszellen oder Hüllenzellen aus. Während dessen entsteht ausserhalb jeder Anhäufung ein kleines Bläschen (Fig. 16); durch das Zurückziehen der Zellen der Deckschicht bricht dieses durch und das Sinnesorgan wird freigelegt. Darüber, was aus den Zellen der Anlage wird, die zwischen den Sinnesknospen liegen, sowie was aus der äusseren spindelförmigen Schicht wird, lässt sich aus dem Präparat nicht ersehen. Am wahrscheinlichsten ist es, dass sie wieder zu Epidermiszellen werden.

Was die Vagusfasern anbelangt, so sind hier keine wesentlichen Veränderungen zu konstatieren. Die am weitesten vorgedrungenen Fasern endigen frei in einem längsverlaufenden, unweit von der Spitze der Sinnesorgananlage gelegenen Kanälchen, das innerhalb der Anlage liegt, und wie der ganze distale Teil des Nerven (Fig. 17), durch die Basalmembran vom Mesoderm getrennt ist. Die letzte Scheidezelle liegt zwei, allerdings kleine, Muskelsegmente oralwärts vom Ende der soeben erwähnten Nervenfasern.

Ältere Stadien. — Bei Larven, die etwas älter sind, als die vorigen, sind die Sinnesorgane regelmässiger in ihrem Aufbau. Die Zellen sind deutlicher abzugrenzen und die Umhüllungs- zellen ordnen sich sehr symmetrisch um die in der Mitte liegenden Sinneszellen herum. Unmittelbar neben den Sinneszellen findet sich ein Kreis von Zellen, die mit einer breiten Basis auf der Basalmembran ruhen (Fig. 19 u. 21 u. z.). Nach aussen von dieser ist ein zweiter Kreis von Zellen, die die Basalmembran nicht zu

berühren scheinen. In Flachschnitten der Haut (Fig. 23) ist diese Anordnung auf folgende Weise ausgedrückt. Die Kerne des inneren Kreises von Umbüllungszellen (uz_1) sind hier rund, die des äusseren (u. z_2) dagegen länglich mit tangential gerichteter Längsachse. Die Sinneszellen selber, zur Zeit ihrer Sonderung, sind gewöhnlich zwei oder drei an der Zahl in jeder Sinnesknospe. Bei etwas älteren Larven, wie derjenigen¹⁾, wonach die Fig. 23 gezeichnet ist, sind in fast allen Knospen vier Zellen vorhanden. Es ist anzunehmen, dass diese sich durch Teilung vermehren. Mitotische Figuren sind gelegentlich darin zu sehen. Während im vorigen Stadium die Sinneszellen nur durch ihre Lage und ihre grossen, runden Kerne zu erkennen waren, so werden sie später weiter umgebildet. Bei einem *Sylvatica*-Embryo, der sechs Tage älter als das Transplantationsstadium ist, sind die Zellen deutlich nach aussen zugespitzt (Fig. 18). Der äussere kegelförmige Teil der Zellen, soweit er nicht von Pigment eingenommen ist, scheint auch bei sehr starker Vergrösserung homogen zu sein und färbt sich recht stark. Dies zeigt sich deutlicher bei *Palustris*-Larven wegen des Mangels an Pigmentierung (Fig. 20). In mehreren Fällen sind kleine Härchen zu beobachten, die von der Spitze des Kegels abgehen. Schultze (61 u. 70) hat solche Haare bei den frisch untersuchten Sinnesorganen von Fischen und Amphibien beschrieben. Sie scheinen in meinen Präparaten meistens bei der Konservierung zu Grunde gegangen zu sein. Nach Fixierung mit dem Pikrin-Osmiumsäure-Gemisch von vom Rath und nachträglicher Beizung mit Gerbsäure wird das Protoplasma der Sinneszellen sehr dunkel gefärbt. Sie treten dann gegen die umliegenden Zellen sehr deutlich hervor (Fig. 19). Diese Abbildung, die nach einem 15,5 mm langen *Sylvatica*-Embryo gemacht ist, stellt ein etwas älteres Stadium dar, als die anderen Figuren. Der kegelförmig zugespitzte Teil der Zellen zeigt sich als aus zwei Zonen bestehend. Der innere davon enthält Pigment und auch grössere dunkle Kügelchen. Bei diesen älteren Stadien verursacht das Sinnesorgan eine kleine hügelartige Hervorragung in der Haut, die jetzt beträchtlich dünner ist als in den früheren Stadien. Der Seitennerv hat sich jetzt vollständig von der Epidermis getrennt (Fig. 18—20) und liegt im Mesoderm direkt unter der dick gewordenen Basalmembran.

¹⁾ *Sylvatica*-Larve, 1,5 cm lang.

2. Die Histogenese des Seitennerven bei *Amblystoma*.

Das gegenseitige Verhalten von Ganglienzellen, Lateralisfasern und Anlage der Sinnesorgane zeigt sich viel klarer bei *Amblystoma punctatum* als beim Frosch. Ein Präparat eines ca. 6 mm langen Embryo erster Art, der in Frontalschnitte zerlegt ist, genügt fast, um ein klares Bild der ganzen Sachlage zu gewinnen.

Die Anlage der Seitenorgane ist hier wie bei *Rana* als eine Verdickung des inneren Blattes des Ektoderms zu erkennen, die sich von der Mitte des zweiten bis zur Mitte des dritten Myotoms erstreckt (Fig. 13). Sie besteht aus zweierlei Zellen, wovon die einen eine regelmässig angeordnete innere Schicht bilden, während die anderen viel lockerer zusammenhängen und eben innerhalb der Hautdeckschicht liegen. Nach innen ist die ganze Anlage von einer Membran begrenzt, ist aber in dem betreffenden Präparat durch die Einwirkung der Konservierungsflüssigkeiten von dieser Membran etwas abgehoben. Das Vagusganglion liegt oral und etwas medial von der Sinnesanlage. Die einzelnen Ganglienzellen (Fig. 14¹ g z) sind in Bezug auf die Beschaffenheit von Kern und Protoplasma kaum so weit differenziert als beim Froschembryo in demselben Entwicklungsstadium. Sie strotzen noch von Dottertröpfchen. Die Kerne sind mit einer Masse feiner Chromatinkörner gefüllt, aber das deutliche runde Kernkörperchen fehlt noch. Dagegen sind die von diesen Zellen entspringenden Nervenfortsätze sehr deutlich entwickelt und es ist klar, dass jede Zelle nur eine einzige peripher verlaufende, und eine zentralgerichtete Faser (w f) entsendet. Die Zellen sind also bipolar; wegen der bei diesen Embryonen beträchtlich auftretenden Kopfkrümmung zeigen sich die beiden Fortsätze derselben Zelle in einem Frontalschnitt. Einige Fasern kann man an einem einzigen Schnitt von ihrem Ursprung in den Ganglienzellen bis an die Basis der Zellen der Sinnesorgananlage verfolgen, wo sie zwischen diesen Zellen und der Basalmembran frei endigen. Das Ende der Fasern ist etwas kolbenförmig verdickt und erinnert an die Verhältnisse bei den jung auswachsenden Kommissurenfasern im Rückenmark von

¹⁾ Bei diesem Embryo ist die sekundäre Augenblase gebildet, aber die Linse steht noch mit der Epidermis in Verbindung. Die Ohrblase ist vollständig geschlossen, aber berührt noch die Haut.

Salmo¹⁾. Scheidezellen sind auch vorhanden in der gewöhnlichen Form von Spindelzellen, die den Nervenfasern anliegen. Es ist besonders klar, dass die Fasern nicht Fortsätze dieser Scheidezellen sind, sondern dass sie sich in leichten Bogen zwischen die Scheidezellen hinschlängeln.

Mit absoluter Genauigkeit zu bestimmen, wo die Scheidezellen herkommen, ist kaum möglich. Jedoch liefert dieser Embryo Anhaltspunkte, die für die Entscheidung dieser Frage von Belang sind. Es ist von Wichtigkeit, zu bemerken, dass die innere Schicht der Sinnesanlage ein geschlossenes Ganzes bildet, ohne irgend welche Anzeichen, dass die Scheidezellen hiervon sich abschnüren. Nach dem Ganglion zu findet sich dagegen ein Zug von solchen Zellen (sch. z), der sich mit der Ganglienhülle verbindet. Dies deutet darauf hin, dass die Nervenscheidezellen und die Zellen, die das Ganglion umhüllen, gleichen Ursprungs sind, oder vielmehr, dass die Zellen der Schwannschen Scheide aus dieser Ganglienhülle entstammen. Was die Beschaffenheit dieser Zellen anbelangt, so fällt es auf, dass sie nur kleine Dotterkügelchen, während die Mesenchym- sowie die Muskelzellen grössere Kugeln enthalten. Auch sind die betreffenden Zellen pigmentiert, wie auch die meisten Zellen ektodermaler Herkunft, während die Mesenchymzellen der Umgebung pigmentlos sind. Die Befunde zeigen also, dass die Scheidezellen vieles gemeinschaftlich mit ektodermalen Zellen haben und eigentlich als solche aufzufassen sind.

3. Zusammenfassung und Erörterung der früheren Angaben über die normale Entwicklung.

Die aus dem Ganglienstrang hervordachsende Anlage des Vagusganglions liegt eine Zeitlang unmittelbar unter der Epidermis und kommt dadurch in sehr innige ortschaftliche Beziehungen mit der Hautverdickung, die die Sinnesorgane der Seitenlinie bildet (Fig. 9). Später erscheint das Ganglion in zwei deutlichen Teilen (Fig. 10), einem dorso-lateralen (l g), der dicht an der Sinnesorgananlage liegt, und einem ventralen (v g), der sich tief in die Kiemendarmwandung hinein erstreckt. Der erstgenannte Teil gibt dem Seitennerv seinen Ursprung.

¹⁾ Vergl. Harrison: Archiv f. mikr. Anat., Bd. 57, S. 405 und Fig. 13.

Die Anlage der Sinnesorgane ist zunächst als eine Verdickung der Hautgrundschicht zu erkennen, welche sich vom Vagusganglion kaudalwärts bis zur Gegend des zweiten Myotoms erstreckt (Fig. 9 s 1). Durch Zellteilung und Wanderung dehnt sich diese Anlage in einen Zellenstrang aus (Fig. 15), der, indem er immer im Verband der Epidermis bleibt, schliesslich die Spitze der Schwanzachse erreicht. Die einzelnen Sinnesorgane entstehen durch die Segregation von Zellen aus diesem Strang in kleine Gruppen (Fig. 16). Die mittleren Zellen von jeder Gruppe haben grosse, runde Kerne und sind als die eigentlichen Sinneszellen aufzufassen (Fig. 17 s z). Andere, ebenfalls aus dem genannten Zellenstrang herkommende Zellen lehnen sich den Sinneszellen an und bilden eine Hülle um sie herum (Figg. 18—20).

Die Nervenfasern, d. h. die Achsenzyylinder des *r. lateralis vagi* entstehen als Fortsätze der Zellen des Vagusganglions. Jede solche Zelle entsendet einen Nervenfortsatz (Fig. 11 und 14). Indem die Fortsätze zu einer Zeit hervorsprossen, da das Ganglion und die Anlage der Sinnesorgane dicht beisammen liegen, wachsen sie direkt in das letztgenannte Gebilde hinein. Die wachsenden Nervenfasern erreichen demgemäss fast unmittelbar ihre Endorgane und dehnen sich erst mit der Wanderung der Anlage der Sinnesorgane dementsprechend aus, bis einige sich schliesslich sogar bis zur Spitze der Schwanzachse erstrecken.

Die Zellen der Schwann'schen Scheide der Nervenfasern, wie besonders bei *Amblystoma* deutlich zu sehen ist, stammen aus der Gegend des Vagusganglion, wahrscheinlich aus dem Ganglion selber; nichts deutet darauf hin, dass die Scheidezellen sich von der Sinnesorgananlage abschnüren. Sie sind jedenfalls nicht Mesenchymzellen, denn die Entwicklungsvorgänge spielen sich in der Epidermis ab, vom Mesoderm durch eine deutliche Basalmembran getrennt. Es gibt ausserdem einen, wenn auch nur einen negativen, experimentellen Beweis, dass nicht die Anlage der Seitenorgane die Scheidezellen liefert, nämlich das Ausbleiben der Bildung von Scheidezellen im *n. lateralis* bei Embryonen, aus denen das Vagusganglion im frühen Entwicklungsstadium entfernt wurde¹⁾.

¹⁾ Vergl. p. 74.

Es ist jetzt von fast allen Seiten anerkannt, dass die Seitenlinie sich durch Vermehrung und Bewegung der Zellen einer vom Kopf herstammenden Anlage, und nicht durch Zutat von Zellen aus der Epidermis vom Rumpf und Schwanz entwickelt. Von den früheren Untersuchern dieses Gegenstandes, wie Balfour (78) und Van Wijhe (32) wurde diese Ansicht wohl vertreten, jedoch war es zuerst Beard¹⁾ (85), der sie besonders betont hat. Seitdem ist sie von verschiedenen Forschern, wie Dohrn (91), Platt (96), Clapp (98) und Raffaele (00) auf Grund eigener Untersuchungen ausdrücklich hervorgehoben. Die vorhergehende Beschreibung bestätigt diese Anschauung; ein vollständig sicherer Beweis dafür wird aber nur durch das Experiment, das unten beschrieben werden soll, geliefert.

Über die Entstehung der Fasern des Seitennerven sind, wie schon oben hervorgehoben, verschiedene Gesichtspunkte vertreten worden. Die Mehrheit der früheren Forscher, Beard¹⁾, Goette²⁾, Semper³⁾ und Van Wijhe, wie auch in der letzten Zeit Raffaele und Dohrn, gibt an, dass die Nervenfasern, gemeinschaftlich mit den Sinnesorganen selber, aus der Hautverdickung hervorgehen, und zwar dadurch, dass gewisse Zellen sich zusammenketten, um die Achsenzylinder und die Schwann'sche Scheide zu bilden. Nach der gegenteiligen Behauptung von Balfour⁴⁾ stammt der Seitennerv nicht aus der Anlage der Sinnesorgane, sondern aus dem Vagusganglion. In dem, was die Histogenese anbetrifft, stimmt Balfour jedoch mit der Anschauung der anderen genannten Forscher überein, denn Balfour giebt an, dass der Nerv sich als zelliger Auswuchs vom Vagusganglion entwickelt und dass die einzelnen Nervenfasern sich aus Zellketten differenzieren. Meine eigenen Beobachtungen über die Einzelheiten der Histogenese weichen also von den Balfour'schen sowie von denen der anderen genannten Forscher ab. Da die späteren Arbeiten von Raffaele und Dohrn die Histogenese viel ausführlicher behandeln als Balfour, Beard und Andere, so kann die Berücksichtigung

¹⁾ Op. cit., p. 111.

²⁾ Op. cit., p. 672—3.

³⁾ Op. cit., p. 398.

⁴⁾ Op. cit., p. 367.

der Einzelheiten an dieser Stelle auf die Angaben der erstgenannten Autoren beschränkt werden.

Raffaele begründet seine Angaben auf das Studium von Bufo-, Discoglossus- und Rana-Larven, die er hauptsächlich an Totalpräparaten vom Schwanz untersuchte, oder an abgehobenen Hautstücken, welche die Anlage der Seitenlinie enthielten. Zu diesem Zweck wurden Larven benutzt, die schon zwei bis sechs Tage ausgeschlüpft waren. Besondere Aufmerksamkeit wurde auf die dorsale Reihe Sinnesorgane gelenkt. Raffaele gibt eine genaue Beschreibung vom Auswachsen der Anlage nach dem Schwanze zu und seine Arbeit bietet auch darin einen Fortschritt den früheren gegenüber, dass das Bestreben vorliegt, die Bildung der einzelnen Nervenfasern und nicht einfach die Entwicklung des Nervenstammes zu ermitteln. Gegen die Methodik von Raffaele lässt sich aber folgendes einwenden. Die von ihm benützten Totalpräparate stehen, mit geeigneten Schnittserien verglichen, sehr an Deutlichkeit zurück. Dort sind die Beziehungen zwischen den einzelnen Gewebelementen etwas verschwommen, da die zu beobachtenden Zellen übereinander liegen. Es lässt sich z. B. an den Raffaele'schen Abbildungen, Fig. 15 und 16, nicht unterscheiden, ob die dort dargestellten Spindelzellen in Wirklichkeit die Fortsetzung der Nervenfasern bilden, oder ob sie nur dicht daneben liegen. Ausserdem wird kein Beweis angeführt, dass die betreffenden Spindel-(Scheide-)Zellen aus der Epithelanlage hervorgehen. Die späten Entwicklungsstadien, die Raffaele zur Untersuchung herangezogen hat, sind übrigens viel weniger geeignet, die einzelnen Entwicklungsvorgänge zu zeigen, als die Stadien, wo die Entwicklung anfängt; denn im Anfang halten sich die einzelnen Stadien der Entwicklung der sich vom Kopf nach dem Schwanze zu differenzierenden Seitenlinie zeitlich weiter auseinander als später.

Was die Angaben von Dohrn (91 und 01) anbetrifft, so ist es schwer, einen Vergleich mit den meinigen anzustellen, denn das von Dohrn untersuchte Selachiermateriel ist offenbar anders beschaffen als die hier beschriebenen Amphibienembryonen. Die Anzahl der Zellen in den Ganglien und Sinnesplatten und später in den Nervenstämmen ist beträchtlich höher bei den Selachiern als bei den Amphibien. Dies erleichtert bei den ersten wohl die Verfolgung der Entwicklung der genannten

Gebilde im Grossen, erschwert aber anderseits die Erkennung der wahren Beziehungen zwischen den einzelnen Gewebsteilen. Hierin liegt nach meiner Meinung die Ursache der Irrtümer in den Dohrn'schen Darstellungen, denn es sind die feineren Verhältnisse zwischen Ganglienzellen, Nervenfasern und Scheidezellen, die von ihm gänzlich verkannt sind.

Es ist die Gegenwart von Scheidezellen, die die richtige Beurteilung der Frage nach der Genese der Achsenzylinder erschwert. Solche Zellen finden sich auch in den frühen Stadien am Seitennerv der Amphibien. Da es bis jetzt unüberwindliche Schwierigkeiten gibt, sie experimentell zu entfernen, ohne das Ganglion zu verletzen, so müssen wir uns beim Studium der Nervenhistogenese damit begnügen, die Verhältnisse von diesen Zellen bei der normalen Entwicklung eingehend zu prüfen. Die Scheidezellen sind sehr intim mit den Achsenzylindern verbunden und es ist die Ansicht von denjenigen, die gleich Dohrn den Zellkettenbegriff der Genese der Nervenfasern aufrecht erhalten wollen, dass diese innige ortschaftliche Beziehung von genetischer Bedeutung sei, dass nämlich der Achsenzylinder als eine Art Absonderung oder eine intracelluläre Bildung der Scheidezelle, wie etwa die Muskelfibrille innerhalb des Muskelzelleibs, entsteht¹⁾. Nach Dohrn ist die zeitliche Reihenfolge der Entwicklungsvorgänge, die bei der Entstehung der Schleimkanalnerven der Selachier auftreten, die folgende: die kettenartige Anordnung von Zellen; die Erscheinung von hellglänzenden Fäden, den Achsenzylindern, innerhalb des Protoplasmas dieser Zellen; die nachträgliche Verschmelzung der Ganglienzellen mit den Nervenfasern.²⁾

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen muss ich Dohrn gegenüber behaupten, dass die Reihenfolge von diesen Erscheinungen, soweit sie überhaupt richtig gedeutet sind, in der Wirklichkeit umgekehrt ist. Überall, wo die jungen Nervenfasern anfangen, sich zu entwickeln, wie auf schlagende Weise im Seitennerv von *Amblystoma* zu konstatieren ist, sind die ersten Differenzierungserscheinungen in den Ganglienzellen zu erkennen,

¹⁾ Vergl. *Apathy* (92 und 96) und *Godlewsky* (92). Bei *Apathy* handelt es sich um die Entstehung der Neurofibrillen innerhalb der Substanz der Nerven- bzw. Ganglienzellen.

²⁾ *Dohrn*. Neapel. Mitteilungen. Bd. 10, p. 278—290.

indem jede Zelle entweder einen oder sonst zwei von gegenüberliegenden Polen abgehende Ausläufer entsendet. Die Scheidezellen legen sich direkt an diese Fortsätze an, erstrecken sich aber nie ganz so weit peripherwärts als das wachsende Ende des Ganglienzellenfortsatzes (Fig. 14). Wenn diese Fasern nun eine Absonderung der spindelförmigen Scheidezellen wären, so sollten wenigstens die Vorzeichen der Umbildung innerhalb des Protoplasmas der Scheidezellen auftreten, ehe die Nervenfasern als solche da ist. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Die Scheidezellen weisen ein undifferenziertes Plasma auf, das an der Seite der Nervenfasern liegt. Es bildet sich innerhalb dieses Plasmas in keinem Fall ein dünnes Fädchen, das sich späterhin in einen Achsenzylinder umbildet. Im Gegenteil ist der Nervenfortsatz, der über jeglichen Zweifel hinaus von Anfang an mit der Ganglienzelle kontinuierlich ist, zunächst dick und protoplasmatisch, und erst während des Auswachsens wandelt er sich in einen deutlich differenzierten Achsenzylinder um. Die Vorgänge, die bei der ersten Entstehung des Achsenzylinders zu beobachten sind, spielen sich also in den Ganglienzellen und nicht in den Scheidezellen ab, woraus sich schliessen lässt, dass erstere und nicht letztere die wesentliche Rolle dabei spielen.

Ich gebe gerne zu, dass viele Bilder, die man an Schnittpräparaten gewinnt, nicht imstande sind, einen entscheidenden Beweis für den Fortsatz-Begriff der Achsenzylinder-Entstehung zu liefern. Nach den Dohrn'schen Abbildungen zu urteilen, liefern die Selachierembryonen, und besonders die, die nicht ganz jung sind, vielfach derartige Bilder. Aber ebensowenig beweisen diese Bilder die von Dohrn vertretene gegenteilige Ansicht. Es kann demgemäss solchen, sich sozusagen neutral stellenden Präparaten keine Beweiskraft gegen die klaren Befunde bei *Amblystoma* beigemessen werden.

Was mir in den Schilderungen von Dohrn (91) aber unerklärlich bleibt, ist die Behauptung, dass die Ganglienzellen ursprünglich garnichts mit den Nervenfasern zu tun haben und dass die Verbindung zwischen ihnen erst sekundär entsteht.¹⁾

¹⁾ Dohrn gibt an (op. cit., p. 288): „— und so sehen wir denn in höheren Embryonalstadien jede einzelne Ganglienzelle eingfasst von einer Anzahl der aufgelagerten Zellen, die untereinander in gewissen Beziehungen

Nach meinen eigenen Erfahrungen ist überhaupt das sicherste von unserer ganzen Kenntnis der Nervenhistogenese, dass von Anfang an der Achsenzylinderfortsatz in kontinuierlicher Verbindung mit dem Plasma der Ganglienzelle ist. Dies ist an den verschiedensten Stellen im Nervensystem nachzuweisen, nicht nur im Lateralis, sondern auch in den Spinalganglien, in den motorischen Zellen des Rückenmarkes, in den Hinterzellen und in den Kommissurenzellen des Rückenmarkes.¹⁾

Bezüglich der Herkunft der Schwann'schen Scheidezellen im Lateralisstamm ist noch ein Wort am Platze. Ohne auf die

stehen. Fast regelmässig nämlich liegen zwei solcher Zellen in entgegengesetzter Richtung, also, wenn man den Ausdruck gelten lassen will, an den beiden Polen der Ganglienzellen. . . .

Es ist klar, was wir jetzt vor uns haben.

Die aufgelagerten Zellen stellen die Ganglienzellenkapseln her, die beiden Polzellen aber sind die letzten Glieder der Nervenfaserketten, welche sich mit ihrem Plasma der Ganglienzelle anlagern und sekundär mit ihr verbinden. . . .

Aber damit erschöpft sich keineswegs die Tragweite dieser Tatsache. Ihre grösste Bedeutung liegt vielmehr darin, dass die Ganglienzelle als solche gar keinen Anteil an der Bildung der Nervenfasern resp. des Achsenzylinders nimmt. Was man bisher, auch bei Knochenfischen und Selachiern, als Fortsatz der peripherischen Ganglienzelle beschrieben hat, steht mit der Ganglienzelle in keinem genetischen, sondern nur in Kontaktzusammenhang.“

(p. 289—290): „— somit ist es kaum zu bezweifeln, dass die Rindenschicht durch das Plasma der Kapselzellen hergestellt wird und von Hause aus der Ganglienzelle nicht angehört.

Sieht man nun weiter auf die Beziehungen der Ganglienzelle zu den an- und abgehenden Achsenzylindern, so wird man bald gewahr, dass die Ausstrahlung der Fibrillen beider Fasern innerhalb dieser Rindenschicht erfolgt, woraus sich die bedeutsame Tatsache ergibt, dass die eigentliche Ganglienzelle zunächst garnichts mit den Nervenfasern zu tun hat, vielmehr von ihnen resp. vom Plasma der Kapselzellen, die ihrerseits aber nichts als Nervenzellen sind, umspunnen resp. umflossen wird, während erst allmählich in noch unbekannter Weise intimere Struktur- und Funktions-Beziehungen zwischen den beiden Zellarten und ihren plasmatischen Bestandteilen sich herstellen.“

¹⁾ Vergl. Harrison (01).

umfangreiche Literatur über den Ursprung der Nervenscheiden einzugehen, sei bloss daran erinnert, dass die Schwann'schen Zellen nach der einen Auffassung ihren Ursprung vom Ektoderm, entweder von dem Ganglienstrang, vom Medullarrohr oder von der Hautsinnesorgananlage nehmen sollen, während sie nach der gegenteiligen Ansicht vom Mesenchym herstammen.

Wie schon oben angegeben, sprechen die Befunde beim Amphibienembryo für den ektodermalen Ursprung der Scheiden des Seitennervs. Während die Schwann'schen Zellen nach Dohrn und Anderen teilweise aus dem Ganglion, aber hauptsächlich aus der Anlage der Sinnesorgane kommen, wandern sie bei den Amphibien, wie oben angegeben, ausschliesslich aus der Gegend des Ganglions in den Nervenstamm hinein. Es findet sich in der Sinnesplatte kein Anzeichen eines Heraustretens von Zellen aus der regelmässigen, epithelialen Schicht, wie es der Fall sein müsste, wenn die Sinnesplatte die Scheidezellen des Lateralisstammes lieferte. Einige von den unten näher zu beschreibenden Versuchen (p. 74) sprechen auch gegen die Ansicht von Dohrn, dass die betreffenden Zellen in der Anlage der Sinnesorgane entstehen.

Ich möchte aber ausdrücklich hervorheben, dass ich aus diesen den Seitennerven betreffenden Angaben keinen allgemeinen, für die Entstehung sämtlicher Schwann'schen Scheidezellen gültigen Schluss ziehen will. Im Gegenteil ist es, angesichts der vielseitigen von einander abweichenden Angaben von früheren Forschern, mehr als wahrscheinlich, dass bei verschiedenen Tieren, sogar in verschiedenen Teilen desselben Tieres, der Ursprung der Scheidezellen nicht derselbe ist.¹⁾

¹⁾ Dohrn hat neuerdings in seiner der Entstehung der Schwann'schen Kerne gewidmeten Arbeit (Mitteil. a. d. zool. Stat. z. Neapel, Bd. 15) die früheren diesbezüglichen Angaben einer eingehenden Kritik unterzogen. Ich war erstaunt, darin zu lesen, dass Dohrn mir bestimmte Angaben über diese Frage zuschrieb, nämlich, dass ich die Schwann'schen Scheidezellen aus dem Mesenchym herleitete, denn ich habe diese Gebilde in meiner Arbeit über das periphere Nervensystem bei Salmo (Dieses Archiv, Bd. 57) kaum erwähnt. Dohrn (p. 181) bezieht sich hauptsächlich auf einen in meiner Arbeit befindlichen Satz (p. 408), der lautet: „Bald nach dem ersten Erscheinen der ventralen Wurzelfasern gelangen die ersten von den Sklerotomen kommenden Mesenchymzellen in die Gegend der Austrittsstelle des Nerven und lagern sich an die jungen Nervenfasern.“ Dohrn ist aber im Irrtum,

III. Experimenteller Teil.

A. Methodik.

Die grosse Mehrheit der unten zu beschreibenden Versuche sind mit Hilfe der von Born eingeführten Transplantationsmethode ausgeführt worden. Durch diese Methode ist es möglich gewesen, die beim Auswachsen der Seitenorgananlage herrschenden Bedingungen fast nach Belieben zu variieren. Es ist eigentlich zu verwundern, dass eine so vorzügliche Untersuchungsmethode, wie diese von Born, die nach so vielen Richtungen Möglichkeiten eröffnet, nicht mehr in Gebrauch gekommen ist, denn sie eignet sich nicht bloss zur Herstellung sonderbarer Tiergestalten, wie einige zu denken scheinen, sondern es sind eine ganze Reihe Spezialprobleme, die durch diese Methode und durch sie allein zu lösen sind.

Born hat in seiner umfangreichen Arbeit²⁾ seine Methode so genau und ausführlich beschrieben, dass an dieser Stelle nur kurz darüber berichtet zu werden braucht. Im wesentlichen besteht die Methode darin, dass Teilstücke von Froschembryonen, die zusammengesetzt werden sollen, mittelst ihrer Wundflächen aneinandergedrückt und so gehalten werden, bis sie verklebt sind. Da aber bekanntlich die Bewegungsfähigkeit der Embryonen selbst in den frühen Stadien dank der Flimmertätigkeit beträchtlich ist, so ist es nötig, die Teilstücke eine Zeitlang festzuhalten. Um die Fortbewegung zu verhindern, werden kleine Stücke Silberdraht verschiedener Grösse und Stärke benutzt, nicht etwa zum Zusammennähen der Teilstücke, sondern bloss, um sie zu umlagern. Es genügt ein Zeitraum von einer halben bis zwei Stunden, um die Anheilung herzustellen, und es ist zweckmässig, die Dauer der Haft zwischen den Drahtstücken möglichst abzukürzen, da eine längere Wirkung des Druckes die Haut der Embryonen sehr leicht zur Disintegration bringt.

wenn er weiter schreibt: „Aus diesen Zellen lässt auch Harrison die Scheide des Nerven entstehen.“ Eine solche Behauptung habe ich nirgends ausdrücklich gemacht, und wenn ich es auch für nicht unwahrscheinlich halte, dass die betreffenden Zellen zur Bildung der Nervenscheiden beitragen, so würde dies durchaus nicht die Beteiligung von anderen, z. B. von der Ganglienleiste herstammenden Zellen, an diesem Vorgang ausschliessen.

²⁾ Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 4. 1896.

Nach der Empfehlung von Born erfolgen die Zusammenheilung und das Aufziehen der Tiere am leichtesten in physiologischer Kochsalzlösung. Bei meinen ersten Versuchen¹⁾ habe ich für diesen Zweck reines Wasser vorgezogen, denn es schien mir, dass das Salz schädlich auf die Embryonen wirkte. Aber bei tiefgreifenden Operationen war die Sterblichkeit in Wasser so hoch, dass ich bald auf den Gebrauch von Kochsalzlösungen zurückkam. Es erfüllt den Zweck jedoch besser, nicht die gewöhnliche physiologische Lösung, sondern noch schwächere (etwa 2 bis 4 pro mill.) anzuwenden. Auch ist es vorteilhaft, schon am Tage der Operation anzufangen, die Lösung zu verdünnen, damit allmählich nach Verlauf von zwei Tagen die Embryonen wieder in reines Leitungswasser gebracht werden.

Für die meisten Versuche wurden Embryonen benutzt, die sich in einem Stadium der Entwicklung befanden, das ich als Transplantationsstadium bezeichnen werde (Textfig. 2). Die Länge von *Sylvatica*-Embryonen beträgt dann ca. 4 mm; *Palustris*-Embryonen sind etwas kürzer. Beträchtliche Schwankungen in der Grösse kommen aber bei beiden Arten vor. Im betreffenden Stadium ist das Medullarrohr geschlossen und der Kopf und die Schwanzknospe sind deutlich zu erkennen. Bezüglich der inneren Anatomie ist hervorzuheben, dass die wichtigsten Organsysteme bzw. Organe schon angelegt sind, obgleich Gewebsdifferenzierungen kaum angefangen haben. Im Nervensystem sind noch keine Fasern vorhanden (Vergl. p. 41).

Die verschiedenartige Färbung der lebenden Embryonen und Larven von *Rana sylvatica* und *R. virescens* einerseits und *R. palustris* andererseits hat wesentlich die Deutung des Experiments gesichert. Diese Unterschiede wurden schon früher von mir beschrieben und werden im nächsten Abschnitt eingehender behandelt. Ein besonders begünstigender Umstand ist die dunkle Pigmentierung der Anlage der Seitenlinie bei *Rana sylvatica*, denn sie ermöglicht bei Zusammensetzungen von dieser Spezies und *R. palustris* die genaue Verfolgung des Wachstums der Anlage, sobald sie aus dem *Sylvatica*- in den hellen *Palustris*-Komponent gewachsen ist (Fig. 2, 3 und 4). Die meisten Versuche wurden daher mittelst heteroplastischer Zusammensetzungen

¹⁾ H a r r i s o n. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 7.

von diesen zwei Arten Embryonen gemacht.¹⁾ Es ist aber nicht unbedingt nötig, diese beiden Arten zu haben, denn die einzelnen Sinnesorgane der Seitenlinie lassen sich am Lebenden auch bei normalen *Sylvatica*-Embryonen beobachten, nachdem die Haut etwas aufgeheilt ist, obgleich die ganze Entwicklung wegen der dunklen Pigmentierung der Haut nicht mit Sicherheit zu verfolgen ist. Da die Laichzeit von *R. sylvatica* beträchtlich früher ist, als die von *R. palustris*, so habe ich einige Versuche bloss mit Embryonen erster Art erledigt. Es wäre sogar möglich, sämtliche Experimente auch allein mit *Palustris*-Embryonen auszuführen; nur müsste dann alles mittelst Schnittpräparaten untersucht werden, da die Pigmentierung der Sinnesorgane hier so gering ist, dass Beobachtungen an lebenden Embryonen ganz auszuschliessen sind.

Über die Behandlung des Materials nach der Operation hat Born schon ausführlich berichtet. Allen Forderungen seiner idealen Methodik²⁾ nachzukommen, ist kaum möglich und für viele Versuche glücklicherweise nicht nötig. Ich habe es jedoch für erforderlich gehalten, genaue Lebensgeschichten der einzelnen Fälle bei jeder Versuchsreihe zu liefern; demgemäss wurde nie en gros experimentiert. Jeder einzelne Fall wurde bezeichnet und in ein Schälchen für sich, oder wenigstens von anderen ähnlichen Fällen getrennt, aufgezo-gen. Die Beobachtungen wurden möglichst häufig mittelst Skizzen in die Protokolle eingetragen.

Die Untersuchung des Materials wurde in erster Linie an lebenden Embryonen unternommen. Eine genauere Kontrolle erwies sich aber manchmal als notwendig; alles von Belang wurde deshalb ausserdem an Schnittserien nachgeprüft. Gelegentlich deckten die Schnitte irrtümliche Deutungen der an Lebenden gemachten Beobachtungen auf; aber meistens bestätigten sie die Beobachtungen, häufig auch mit wichtigen Ergänzungen.

Sämtliche Originalskizzen sind mittelst Abbé'scher Camera lucida gemacht worden. Jüngere Embryonen, die sich bloss mittelst Flimmern bewegen, können zum Zweck des Zeichnens leicht mit irgend einem vorgesetzten Hindernis stillgehalten

¹⁾ Von den mir bekannten europäischen Arten würden wahrscheinlich Zusammensetzungen von *R. fusca* und *R. esculenta* dieselben Resultate geben.

²⁾ Op. cit. p. 375.

werden. Ältere Exemplare, die willkürliche Bewegungen ausführen, sind nicht ohne ausserordentliche Geduldproben mit der Camera zu zeichnen, wenn man sie nicht vorher betäubt. Ein vorzügliches Betäubungsmittel ist Aceton-Chloroform¹⁾. Einige kleine Krystalle in die Schälchen mit dem zu narkotisierenden Tier genügen, um letztere binnen wenigen Minuten vollständig zu betäuben. Nachdem die Larve abgezeichnet ist, wird sie wieder in frisches Wasser gebracht, wo sie nach Verlauf von einigen Minuten wieder belebt und munter wird. Etwaige schädliche Einwirkungen wurden auch nach wiederholten Narkosen nicht beobachtet. Die Minimalstärke, die vollständige Betäubung hervorbringt, beträgt ca. zwei Teile Aceton-Chloroform auf zehntausend Teile Wasser. In dieser Lösung entwickeln sich Embryonen bis zum Dotterverbrauch weiter²⁾, obgleich sie in beträchtlich stärkeren Lösungen, etwa 4 bis 10 auf zehntausend, meist nach einiger Zeit zu Grunde gehen. Doch für kurze Narkosen kommt es nicht so genau auf die Dosis an.

Die Textabbildungen, die zur Erläuterung der vorliegenden Abhandlung dienen, sind, was ihre Umrisse und andere wesentliche Linien anbetrifft, nach Pausen der Protokollzeichnungen gemacht. An diesen Figuren ist die Seitenlinie der Deutlichkeit halber halbschematisch, entweder als eine dickere Linie oder als eine Reihe grosser Flecke dargestellt. Die topographischen Beziehungen derselben sind genau nach der Natur; die Grösse der einzelnen Sinnesorgane im Verhalten zur ganzen Larve ist aber meistens übernatürlich und die genaue Anzahl derselben wird meistens nicht wiedergegeben.

Da die Zusammensetzungen aus zwei verschieden gefärbten Teilstücken etwas seltsam aussehen, und ein ganz neues Objekt zum Studium der normalen Entwicklung bilden, so schien es

¹⁾ Ich habe das Aceton-Chloroform (in dem Handel in Amerika als „Chloretone“ genannt) auf Anregung von Herrn Professor A b e l, dem Entdecker ihrer narkotischen Eigenschaften, angewendet. Miss R a n d o l p h (zool. Anz., Bd. 23) hat schon auf die Nützlichkeit dieser Substanz zum Zweck der Narkotisierung niederer Tiere hingewiesen. Sie berichtet über eine Reihe Versuche über die Wirkung von Lösungen verschiedener Stärke auf eine Anzahl Tiere.

²⁾ H a r r i s o n. Proceedings of the Ass. Am. Anatomists. Am. Journ. of Anatomy. Vol. II.

mir wünschenswert, eine Reihe Abbildungen, möglichst naturgetreu in Bezug auf Farbe und Form herstellen zu lassen, die den Verlauf des Grundversuchs wiedergeben. Ein typisches Exemplar wurde gewählt, und vier verschiedene Stadien desselben wurden von der geschickten Hand des Herrn George Kline aquarelliert (Fig. 1—4). Die Farben sind, wie sie unter starker Beleuchtung mit Tageslicht erscheinen. Es war eine ausserst schwierige Aufgabe, sie ganz genau darzustellen, denn die Farben ändern sich mit jedem Wechsel in der Beleuchtung, was bei dem unbeständigen Frühjahrswetter sehr oft eintritt.

B. Die spezifische Pigmentierung der Haut und der Seitenorgane bei den Embryonen bzw. Larven der verschiedenen Froscharten.

Die Embryonen von *R. sylvatica* erscheinen mit dem blossen Auge gesehen dunkelbraun, fast schwarz; nur ist der Bauch etwas heller gefärbt als die übrigen Körperteile. Unter mässiger Vergrösserung bei starkem auffallenden Lichte beobachtet, gleicht die Haut des Embryo einer Mosaik (Fig. 5). Das Grundfeld besteht aus polygonalen Zellen verschiedener Grösse, wovon einige sehr dunkel, andere dagegen weniger stark pigmentiert sind. Ein hellerer Hof in der Mitte der Zelle deutet die Lage des Zellkernes an. Helle Linien grenzen die Zellen voneinander ab. Wie Schnittpräparate zeigen, bildet das Pigment eine dichte Lage unter der Oberfläche der Zellen der äusseren oder Deckschicht der Epidermis (Fig. 9 u. 10) und ausserdem liegen zerstreute Pigmentkörner in anderen Teilen dieser Zellen sowie in der Grundschicht. Ausser den polygonalen Zellen finden sich an der Oberfläche der Haut andere rundliche oder ovale Zellen, die kaum so dunkel, sondern mehr grau gefärbt erscheinen. Die Peripherie dieser Zellen ist hell, nach der Mitte zu werden sie allmählich dunkler. Sie sind die Flimmerzellen.

Die Embryonen von *R. palustris* sind gelblichbraun; am Kopf und am Rücken geht diese Farbe in oliv über. Die gelbe Färbung rührt nicht von einem besonderen Hautpigment, sondern vom Dotter her, und daher zeigt der Bauch diese Farbe am stärksten (Fig. 1). Es kommen bei den Embryonen dieser

Art beträchtliche Schwankungen in Bezug auf Farbe vor, aber sämtliche Eier desselben Klumpens sind immer fast gleich gefärbt. Bei manchen fehlt der gelbe Ton fast ganz; der Dotter ist hier beinahe weiss, die Gesamtfarbe wird dann oliv. Bei anderen dagegen tritt das Gelbe sehr stark hervor, und der Bauch solcher Embryonen erscheint fast orangefarbig, wie bei dem auf Tafel III dargestellten Exemplar. Bei mässiger Vergrösserung (Fig. 5) findet sich dieselbe Mosaikzeichnung wie bei *R. sylvatica*. Nur sind die Zellen viel heller; einige sind beinahe ohne Pigment und weisen dann die gelbe Dotterfarbe auf, andere dagegen sind braun. Die Flimmerzellen sind sehr deutlich und, indem sie nur wenig Pigment enthalten und über die Oberfläche stark (mehr als bei *R. Sylvatica*) hervorragen, erscheinen sie wie kleine weisse Papeln¹⁾. In Schnitten (Fig. 11) ist es klar, dass das Pigment im äusseren Teil der Deckschicht viel geringer ist, als beim *Sylvatica*-Embryo, wenn es auch noch merklich vorhanden ist.

Von der Anlage der Seitenorgane ist am lebenden Embryo in den früheren Entwicklungsstadien kaum was zu sehen, bis auf einen kleinen Wulst, dorsal- und kopfwärts von der Vorniere, und dies zeigt sich nur bei sehr günstiger Beleuchtung. Die Anlage ist bei *Sylvatica*-Embryonen unvergleichlich viel stärker pigmentiert als bei *Palustris*-Embryonen, was an Schnittpräparaten leicht zu konstatieren ist. Durch die dunkel pigmentirte Haut der ersteren lässt sich aber wenig von der Sinnesorgananlage wahrnehmen. Jedoch bei starker Beleuchtung mit direktem Sonnenlicht, am besten bei einer ca. zwanzigmaligen Vergrösserung mittelst eines binokulären Mikroskops, kann man einen schwarzen Strich sehen, der sich während der Entwicklung allmählich von der Vagusgegend nach dem Schwanze zu verlängert. Bei ausgeschlüpften 10 mm langen Larven, die noch lange äussere Kiemen tragen und wo die Haut angefangen hat sich aufzuhellen, werden die einzelnen Sinnesorgane sichtbar. Sie erscheinen

¹⁾ Wenn im Verlauf der Entwicklung die Schwanzflosse sich aufhellt, behalten die Flimmerzellen ihr Pigment und ihr Dottervorrat wird nicht so schnell aufgebraucht, wie in den übrigen Epidermiszellen. Daher treten diese Zellen gegen den durchsichtig gewordenen Hintergrund deutlich hervor, wie *Ashton* (96) es beschrieben hat.

dann, und noch deutlicher etwas später bei 12 mm langen Larven, die ungefähr vier bis fünf Tage älter sind als das Transplantationsstadium, als kleine schwarze Ringe (Fig. 6), die in eine einfache, nicht ganz regelmässige Reihe an der Seite von der Schwanzachse geordnet sind. Die Epidermiszellen sind bei diesen Larven noch recht stark pigmentiert; deshalb treten die Sinnesorgane nicht sehr deutlich hervor. Die Anordnung des Pigments bei ihnen ist jedoch charakteristisch und wenn gefunden, sind die Organe nicht zu verkennen. Bei starker Vergrösserung (am besten mit der Zeiss'schen Wasserimmersion D*) erweisen sich die Pigmentringe als aus gesonderten kleinen Klümpchen Pigment zusammengesetzt. Jeder Pigmentring liegt in einem kleinen Hof, der etwas heller ist, als die umgebenden Epidermiszellen (Fig. 6. Mittleres Sinnesorgan). Dies zeigt sich sehr deutlich bei tiefer Einstellung; wenn man dagegen genau auf die Oberfläche der Haut einstellt, so sieht man, dass die pigmentierten Epidermiszellen sich doch bis zum Rand des Pigmentrings erstrecken (Fig. 6. Das rechte Sinnesorgan). Innerhalb des vom Ring eingeschlossenen Hofes liegen zerstreute Pigmentkörner oder Haufen derselben. Die Form und Grösse der verschiedenen Pigmentringe schwankt beträchtlich. Einige sind sehr vollständig und die einzelnen Pigmentklümpchen sind kaum zu erkennen. Bei anderen sind letztere sehr deutlich durch kleine, helle, radiäre Linien voneinander getrennt und dann und wann findet sich ein Organ, wo der Ring nicht vollständig ist, sondern eine Lücke an einer Seite aufweist. Von einigen gehen dunkle Strahlen nach der Peripherie des hellen umgebenden Hofes ab. Auch ist die Intensität der Pigmentierung recht variabel. Schnitte zeigen, dass die Sinnesknospen aus drei oder vier Sinneszellen bestehen, die von zwei Reihen dünneren Zellen umhüllt sind (Fig. 18 und 19). In der äusseren Spitze beiderlei Zellen finden sich deutliche Anhäufungen von Pigmentkörnchen (vergl. p. 47). Es ist nicht schwer zu verstehen, wie diese Anordnung des Pigments, wenn von der Oberfläche beobachtet, die soeben beschriebenen ringförmigen Gebilde zeigen würde.

Bei *R. virescens*, dessen Embryonen auch dunkel pigmentiert sind, treten die einzelnen Sinnesorgane, von der Oberfläche gesehen, als dunkle Pigmentringe hervor; jedoch sind sie nicht so ausgeprägt, wie bei den Larven von *R. sylvatica*.

Bei jungen Embryonen von *R. palustris* ist nichts vom Auswachsen der Anlage der Seitenorgane zu sehen. Auch bei Larven von ca. 8 mm Länge, die den *Sylvatica*-Larven von 10 mm an Alter gleichen, lässt sich wegen Mangel an Pigmentierung meist nichts von den einzelnen Sinnesorganen merken. Etwas später, wenn die Haut mehr aufgehellert ist, sammeln die Sinnesorgane etwas mehr Pigment an (Fig. 7). Die Pigmentflecke sind aber viel heller als bei *Sylvatica*-Larven und die Ringbildung ist nur schwach angedeutet. Die Beziehungen der Organe zu den Epidermiszellen ist ungefähr wie bei der dunklen Spezies. Die Unterschiede in der Gesamterscheinung sind jedoch sehr stark, wie ein Vergleich der zwei genau nach den lebenden Exemplaren gemachten Abbildungen zeigt. An Schnitten (Fig. 20) ist es klar, dass die Sinnesorgane ganz denselben Bau haben, wie bei *R. sylvatica*. Nur fehlt den Sinnes- und Umbüllungszellen das Pigment fast gänzlich.

C. Versuche zur Darstellung der normalen Entwicklung.

Durch das Studium einer Reihe normaler Embryonen ist es möglich gewesen, die Entwicklung der Seitenlinie ausfindig zu machen. Mit Hilfe von Transplantationsversuchen ist es aber leicht, den ganzen Entwicklungsverlauf an einem und demselben lebendigen Embryo auf eine viel überzeugendere Weise darzustellen, als es durch die einfache Beobachtung von normalen Exemplaren möglich ist.

Die für diesen Zweck geeigneten Versuche gründen sich auf die soeben beschriebenen Unterschiede in der Pigmentierung der Haut und der Seitenlinie bei *Rana sylvatica* und *R. palustris*. Als zweiter wesentlicher Faktor ist der Umstand zu bezeichnen, dass normal gestaltete, zusammengesetzte Embryonen, selbst wenn die Teilstücke verschiedenen Spezies gehören, sich normal entwickeln.¹⁾

¹⁾ BORN (op. cit. p. 563) hat derartige zusammengesetzte Larven (*Rana esculenta* mit *Bombinator igneus*) zwei Wochen am Leben gehalten. Später habe ich solche Larven (hauptsächlich *R. virescens* mit *R. palustris*) hergestellt, die Monate lang lebten. Ein Exemplar hat sogar die Metamorphose durchgemacht (HARRISON [98], p. 473).

Die Versuchsordnung ist folgende: Der vordere (orale) Teil eines *Sylvatica*-Embryo wird mit dem hinteren (kaudalen) Teil eines *Palustris*-Embryo so vereinigt, dass ein zusammengesetztes Individuum normaler Form geschaffen wird (Fig. 1). Je nach der Länge der zwei Bestandteile ist es natürlich möglich, die Vereinigungsfläche in irgend eine Querebene des Körpers zu verlegen. Die Operation gelingt am leichtesten, wenn diese Fläche etwas hinter der Mitte des Rumpfes liegt, aber es ist für den vorliegenden Zweck geeigneter, die Vereinigungsfläche im vorderen Rumpfgebiet kurz hinter die Vornierenwülste zu verlegen.

Experiment F₄₂. — In diesem Versuch erfolgte die Zusammensetzung in 0,4prozentiger Kochsalzlösung. Nach Verlauf von zweiundeinviertel Stunden wurden die Drahtstücke weggenommen, und zwei Stunden später, nachdem der Embryo sich etwas vom Druck erholt und seine normale Form wieder angenommen hatte, wurde er gezeichnet (Fig. 1). Zu der Zeit war die Wunde bis auf eine kleine Fläche am Bauch und eine schmale Spalte an der linken Seite geheilt; am nächsten Vormittag, etwa dreiundzwanzig Stunden nach der Operation, waren diese beiden offenen Stellen von der Epidermis überwachsen. Gegen Mittag zeigte sich bei schwacher Vergrößerung ein dunkler Fortsatz, die Anlage der Seitenlinie an der Grenze zwischen den zwei Teilstücken; dieser ragte auf dem Niveau der Muskelplatten von dem dunklen *Sylvatica*-Kopfstück in das helle Gewebe des *Palustris*-Komponenten hinein.

Drei Stunden später (neunundzwanzig Stunden nach der Operation) wurde das Exemplar wieder gezeichnet (Fig. 2). Wie hier gezeigt, ist der Schwanz beträchtlich gewachsen. Die dunkle Epidermis des Kopfstückes hat sich etwas schwanzwärts verschoben und bedeckt jetzt dementsprechend einen kleinen Teil der tiefer liegenden Gebilde vom hellen Schwanzbestandteil. Die Anlage der Seitenlinie hat sich merklich verlängert und erscheint jetzt als ein dunkler Strich, der sich vom Kopfstück aus, der axialen Muskulatur entlang, weit in das Schwanzstück hinein erstreckt. Diese Anlage ist nicht so deutlich zu sehen, wie die Grenze zwischen der hellen und der dunklen Haut; genaue Einstellung zeigt, dass die Anlage nicht an der Ober-

fläche liegt, sondern von der Epidermis bedeckt ist. Verfolgt man die Seitenlinie nach dem Kopf zu, so ist sie unter der dunklen Haut, die die helle Palustris-Unterlage bedeckt, noch recht deutlich; wo aber die dunkle Haut auf der dunklen Unterlage liegt, ist die Linie kaum zu sehen und dann nur bei sehr günstiger Beleuchtung, wie bei normalen *Sylvatica*-Embryonen.

Der Verlauf von noch vierundzwanzig Stunden bringt wieder bedeutende Veränderungen in der Gestalt des Versuchsembryo hervor (Fig. 3). Die Haut vom Kopfkomponten hat sich beträchtlich weiter nach dem Schwanz zu über den Palustris-Rücken hinweg verschoben. Die Seitenlinie ist nun bis zur Mitte des Schwanzes ausgewachsen; sie verläuft fast schnurgerade bis auf das angeschwollene Ende, wo sie leicht dorsalwärts biegt. Bei manchen anderen Exemplaren verläuft die Seitenlinie weniger gerade und die dorsale Neigung des wachsenden Endes ist stärker.

Während des nächsten Tages war die Temperatur beträchtlich gefallen und die Entwicklung des Embryo dementsprechend verlangsamt. Die Seitenlinie ist aber etwas weiter nach der Schwanzspitze zu gewachsen und im proximalen Teil der Linie, bis hinter der Gegend des Afters, sind die einzelnen Sinnesorgane als kleine, schwarze Pigmentflecke deutlich sichtbar.

Am nächsten Tag, nachmittags, etwa vier Tage sechs Stunden nach der Operation, ist das Auswachsen der Seitenlinie ungefähr beendet. Das Tier hat sich inzwischen gut entwickelt (Fig. 4). Das Auge wird deutlich, das Operculum fängt an, die äusseren Kiemen zu bedecken. Der Kopf und der Rumpf der Larva runden sich ab. Der Schwanz hat sich entfaltet und ist recht durchsichtig geworden, sodass der Blutkreislauf deutlich zu beobachten ist. Die Bewegungen des Tieres sind für sein Alter gut coordiniert. Die Seitenlinie zeigt sich jetzt als eine Reihe schwarzer Punkte, die einen ganz charakteristischen Verlauf hat. Im Rumpf und im proximalen Teil vom Schwanz liegt sie auf einer der dorsalen Fläche der Chorda dorsalis entsprechenden Höhe. Dann biegt sie dorsalwärts, erreicht die dorsale Kante der Muskelplatten und verläuft dort beinahe bis zur Spitze der Schwanzachse. Die dorsale Biegung der Seitenlinie ist in dem abgebildeten Exemplar etwas schärfer, als in den meisten Fällen und findet etwas weiter distalwärts statt, als gewöhnlich.

Die einzelnen Sinnesorgane sind nicht ganz regelmässig angeordnet. Sie sind nicht gleich von einander entfernt und es ist klar, dass sie keine bestimmten Beziehungen zu den Körpersegmenten haben. Am Rumpf sind sie im allgemeinen beträchtlich weiter von einander als im distalen Teil des Schwanzes. In der hellen Palustris-Epidermis waren im Ganzen 84 Pigmentflecken zu zählen. Bei starker Vergrößerung (Wasserimmersion D². von Zeiss) zeigen sich die einzelnen Organe sehr deutlich (Fig. 8). Man sieht, dass sie vollständig den Habitus von reinen Sylvatica-Organen haben (Fig. 6). Die Pigmentringe treten aber, des hellen Hintergrundes wegen, viel deutlicher als bei dem normalen Sylvatica-Embryo hervor. Vergleicht man, dagegen, die Sinnesorgane der zusammengesetzten Larva mit denen einer normalen Palustris-Larva (Fig. 1), so ist der Unterschied sehr auffallend, obgleich die Umgebung der Organe, die in beiden Fällen aus Epidermiszellen von Palustris Herkunft besteht, vollständig gleich ist.

Diese an lebendigen Embryonen bzw. Larven gemachten Beobachtungen wurden an Schnittpräparaten kontrolliert und fanden dort eine vollständige Bestätigung. Einige zusammengesetzte Exemplare in verschiedenen Stadien wurden konserviert, und in Frontalschnitte zerlegt. Die Untersuchung von einem jüngeren Exemplar¹⁾ stellte es vollständig sicher, dass der oben beschriebene dunkle Strich in der Wirklichkeit die Seitenlinie war. Ein älteres Exemplar²⁾ zeigte ebenfalls sehr deutlich im ganzen Schwanz Sinnesorgane (Fig. 21), die den normalen Sylvatica-Organen (Fig. 18) vollkommen glichen, und sich durch ihre Pigmentierung von den normalen Palustris-Organen unterschieden (Fig. 20). Die Unterschiede zwischen den ausgebildeten Sinnesorganen zeigen sich jedoch nicht so deutlich an Schnitten wie am lebenden Tier.

Die oben beschriebenen Entwicklungserscheinungen wurden wiederholt beobachtet, sogar in allen sich normal entwickelnden Fällen, einerlei ob die Teilstücke im vorderen Teil des Rumpfes oder an der Schwanzwurzel zusammengesetzt wurden. Die einzigen Fälle, wo das Auswachsen der Seitenlinie ausblieb,

¹⁾ M₁₃.

²⁾ M₁₀.

waren diejenigen, bei welchen das Zusammenheilen der Stücke so ungenau erfolgte, dass beträchtliche Narben entstanden, die ein Hindernis für das Wachsen der Anlage bildeten, oder solche, wo die Tiere durch die Operation angegriffen waren und späterhin zu Grunde gingen.

Das Wesentliche des obeng eschilderten Entwicklungsverlaufes der Seitenlinie bei den zusammengesetzten Embryonen ist, dass die Anlage sich zuerst an der Grenze zwischen den Teilstücken deutlich sichtbar macht, sich von dort aus allmählich nach der Schwanzspitze zu ausdehnt, und schliesslich sich in eine Reihe Sinnesorgane zerteilt, die die spezifischen Eigenschaften der Spezies, der das Kopfstück angehört (*R. sylvatica*), haben. Es ist dies ein vollständig entscheidender Beweis, dass die Anlage der Seitenlinie aus Material besteht, das seinen Ursprung in der Kopfgegend des Embryo hat. Lässt sich nun daraus schliessen, dass dies der normale Entwicklungsmodus bei natürlichen d. h. nicht zusammengesetzten Embryonen ist?

Es ist schon oben betont, dass die Entwicklung der betreffenden zusammengesetzten Embryonen normal verläuft. Allerdings treten oft gewisse Degenerationserscheinungen einige Wochen nach der Zusammensetzung bei solchen heteroplastischen Individuen auf, was vielleicht auf eine gegenseitige Unverträglichkeit von Gewebsteilen verschiedener Spezies zurückzuführen ist¹⁾. Dies kann jedoch die Bedeutung der Tatsache nicht beeinträchtigen, dass das morphologische Verhalten der zusammengesetzten Embryonen in allen zu beobachtenden Einzelheiten dem des normalen Embryo vollständig gleicht, und um so mehr als die betreffenden Störungen erst geraume Zeit nach der Vollendung der Entwicklung der Seitenlinie auftreten.

Wie aus der Untersuchung von zusammengesetzten Embryonen zu ersehen ist, finden beträchtliche Verschiebungen nicht nur in der Anlage der Seitenlinie, sondern auch in einer Reihe anderer Gewebe und Organe während der Entwicklung statt. Diese Verschiebungen sind sehr konstant. Die Epidermis gleitet z. B. nach der Schwanzspitze zu²⁾, und zwar mehr am Rücken als am Bauch (Fig. 3 u. 4), und umsomehr je weiter die betreffende

¹⁾ Vergl. Harrison 98, p. 476.

²⁾ l. c., p. 436.

Stelle vom Kopf entfernt ist. Die axiale Muskulatur verschiebt sich im Vergleich mit der Ausdehnung der Bauchhöhle auch etwas distalwärts. Es wäre nun möglich, dass diese Lageveränderungen, einschliesslich der der Seitenlinie, doch nicht normal seien, dass sie etwa durch das Vorwiegen der Gewebe der einen Spezies denen der anderen gegenüber, und das daraus erfolgende Verdrängen der schwächeren, zu erklären seien. Gegen diese Möglichkeit spricht aber der Umstand, dass sich keine degenerierenden Zellen an der Grenze zwischen den zwei Bestandteilen finden, wie zu erwarten wäre, wenn die Gewebsteile der einen Spezies durch die der anderen ersetzt wurden. Wo die Grenzen der zwei Komponenten zu erkennen sind, wie im Darm, in der axialen Muskulatur, im Centralnervensystem und vor allem in der Epidermis (Fig. 8 u. 24), sind die Zellen der zwei Arten genau in einander gefügt und sehen normal aus. Die Abbildung (Fig. 8) stellt eine kleine Fläche der Oberhaut des Bauches von einem lebenden zusammengesetzten Embryo einen Tag nach der Operation dar. Die dunklen *Sylvatica*-Zellen (rechte Seite der Figur) grenzen sich scharf gegen die hell-braunen *Palustris*-Zellen ab. Die gelbe Zone, die von dunklen Zellen überzogen ist, ist ein Ausdruck der Verschiebung der *Sylvatica*-Haut über den gelben *Palustris*-Dotter hin. Es ist klar, dass keine Mischung der Gewebsteile der zwei Komponenten stattgefunden hat. Die Zellen passen sich gegenseitig sehr genau an, behalten aber dabei ihre spezifischen Eigenschaften, die sich in dem abgebildeten Stadium durch die Pigmentierung, später aber auch an Eigentümlichkeiten im Cuticularsaum geltend machen. Eine zweite Tatsache, die entscheidend gegen den oben vermuteten Einwand spricht, ist, dass die genannten Verschiebungen der Gewebsteile ganz unabhängig von der besonderen Spezies der Komponenten erfolgen. Ähnliche Zusammensetzungen zweier Teilstücke, ob *Sylvatica* mit *Palustris*, *Palustris* mit *Sylvatica* oder eine von diesen Arten mit *Virescens*, zeigen immer ähnliche Wachstumserscheinungen im Verlauf der Entwicklung. Die Verschiebungen der Haut gehen immer nach der Schwanzspitze zu, und was uns hier besonders interessiert, es erscheint die Seitenlinie bei Embryonen mit *Palustris*-Kopf- und *Sylvatica*-Schwanz-Stück als ein helles Stück in einem dunklen Felde; wegen der starken Haut-

pigmentierung des Schwanzes ist sie indessen lange nicht so deutlich, wie bei der umgekehrten Combination, und auch nur bei günstiger Beleuchtung, zu beobachten.

Es fehlt also jeglicher Grund, der für die Annahme sprechen könnte, dass die Teilstücke von zusammengesetzten Embryonen sich bei ihrer Entwicklung anders verhalten als dieselben Teile im unversehrten Körper. Im Gegenteil ist eine vollständige Übereinstimmung von beiden in allen Einzelheiten zu konstatieren. Wir können somit in dem Schluss ganz sicher sein, dass die Entwicklungsvorgänge, die Dank der verschiedenen Färbungen bei zusammengesetzten Embryonen sichtbar werden, auch bei der Entwicklung normaler Embryonen stattfinden.

D. Versuche zur Analyse der Entwicklungsvorgänge.

Als wichtige Ergebnisse der vorhergehenden Beobachtungen an normalen, sowie an zusammengesetzten Embryonen normaler Gestalt, sind die Tatsachen anzusehen, dass die Anlage der Seitenorgane bei ihrer Entwicklung einen langen Weg vom Kopf bis zum Schwanz zurücklegt; und dass sie dabei in einer bestimmten Bahn bleibt, die als normale Entwicklungs- oder Wachstumsbahn bezeichnet werden kann. Es fragt sich nun, wodurch diese Bahn bestimmt wird; und ferner ob die bei der Entwicklung der Sinnesorgane auftretenden Bewegungs- und Differenzierungserscheinungen auf Einflüsse seitens der übrigen Teile des Organismus und vor allem der Seitennerven, zurückzuführen sind, oder ob sie durch der Anlage selber innewohnende Fähigkeiten zustande kommen.

Für die Lösung der Frage, welche Bedingungen für die Herstellung der Verbindung zwischen Ganglienzelle und Sinneszelle von Wichtigkeit sind, eignet sich unser Versuchsobjekt leider wenig; denn zur Zeit, wo diese Verbindung durch das Auswachsen der Nervenfasern aus den Ganglienzellen geschlossen wird, sind die Anlagen des Ganglions und der Sinnesorgane so nahe bei einander gelegen, dass ein operativer Eingriff gegen die eine, ohne die andere zu verletzen, schwer auszuführen wäre. Die Tatsache, dass die Vagusfasern nur eine sehr kurze Strecke zu wachsen haben, um ihre Endorgane zu erreichen, mindert jedoch die Schwierigkeit im Verständnis dieses Entwicklungs-

vorganges. Dass einige Vagusfasern sich schliesslich bis zu Endorganen erstrecken, die an der Schwanzspitze gelegen sind, ist dann bloss als eine Begleiterscheinung der Wanderung der Sinnesorgananlage aufzufassen. Der aktive Vorgang ist demgemäss die Bewegung der Sinnesorgananlage. Unsere Aufmerksamkeit ist also in erster Linie darauf zu lenken.

1. Einfluss des Nervensystems.

Die Tatsache, dass die Verbindung zwischen Ganglienzelle und Sinneszelle hergestellt wird, ehe die Wanderung und die Differenzierung der Anlage der Seitenlinie anfangen, könnte so gedeutet werden, dass das Nervensystem einen Einfluss auf diese Entwicklungsvorgänge ausübte. Die folgenden Versuche wurden angestellt, um die Haltbarkeit dieser Vermutung zu prüfen.

a. Beschreibung der Fälle.

Experiment MQs. — Der Kopf und Vorderrumpfteil eines *Sylvatica*-Embryo wurde mit dem Hinterrumpf eines *Palustris*-Embryo wie im soeben beschriebenen Versuch vereinigt (Fig. 1). Nach Verlauf von 27 Stunden, d. h. als die dunkle Anlage der Seitenlinie sich an der Grenze der *Palustris*-Epidermis sichtbar machte, wurde der Kopf des Embryo hinter dem Vornierenwulst abgeschnitten, um das Vagusganglion sicher zu entfernen. Da

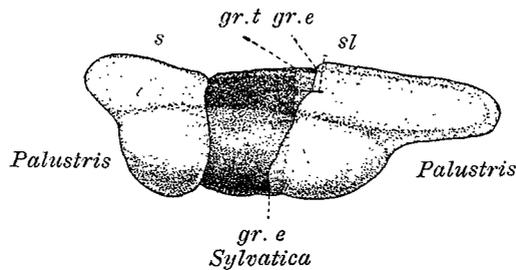


Fig. 7.

Experiment MQs. Nach der Anheilung des zweiten Schwanzes (s) an der Stelle des abgeschnittenen Kopfes. sl. = Seitenlinie, gr. e. = Grenze zwischen der *Sylvatica* und *Palustris*-Epidermis: gr. t. = Grenze zwischen den Muskelplatten bzw. Dotter der zwei Komponenten.

die zusammengesetzten Embryonen noch lange nach Operationen empfindlich bleiben, wurde ein Schwanzstück von einem anderen Embryo an die Wundfläche angeheilt, und so das Auslaufen des Dotters und das mögliche Absterben des Geschöpfes verhindert. (Textfig. 7). Am nächsten Tag liess sich die Seitenlinie bis hinter die Aftergegend verfolgen. Einen Tag darauf, oder 44 Stunden nachdem der Kopf abgeschnitten wurde, fand sich eine Reihe deutlich zu erkennender Pigmentringe, die einzelnen Sinnesorgane, die sich in der normalen Weise fast bis zur Spitze der Schwanzachse erstreckten (Textfig. 8). Der Embryo wurde dann

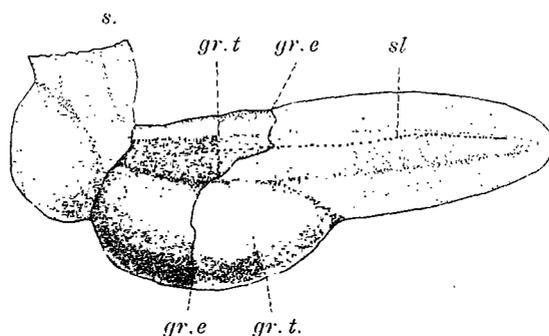


Fig. 8.

Experiment MQs. Zwei Tage nach dem in Fig. 7 dargestellten Stadium. Bezeichnungen wie in Fig. 7. $\times 9,5$.

eingelegt und nachträglich in eine Serie Frontalschnitte zerlegt. Die Sinnesorgane erweisen sich an den Schnittpräparaten zum grössten Teil als normal (Fig. 22 u. 24), obgleich sie ihre völlige Ausbildung wegen der kurzen Lebensdauer nicht erreicht haben. Der Seitennerv ist aber fast verkümmert (Fig. 24); es sind nur wenige Fasern vorhanden. Diese fangen etwas distalwärts von der Narbe an, wo der Kopf abgeschnitten wurde und erstrecken sich nur ein wenig weiter als die Grenze zwischen der Sylvatica- und der Palustris-Haut, während die Reihe Sinnesorgane um etwa dreissig Körpersegmente weiter verläuft. Dagegen erreichen die Nervenfasern bei normalen Embryonen in jedem Stadium fast das wachsende Ende der Seitenlinie. Die ungewöhnlich stark pigmentierten, spindelförmigen Scheidezellen (Sch. z.) sind am proximalen Teil der Nerven in ungefähr normaler

Anzahl vorhanden, aber distalwärts von der *Sylvatica*-Hautgrenze nehmen sie rasch an Zahl ab. Einige wenige von diesen Zellen erstrecken sich etwas weiter distalwärts als die Reste der Achsenzylinder, was auch nicht bei normalen Embryonen vorkommt. Im distalen Teil der Seitenlinie fehlen die Scheidezellen gänzlich. Diese Erscheinungen sind folgendermassen zu erklären: Schon zur Zeit der Abschneidung des Kopfes waren einige Nervenfasern sowie Scheidezellen in der Anlage der Seitenlinie vorhanden, und diese erstreckten sich bis zur Epidermisgrenze, wie Schnitte von normalen Embryonen zeigen. Sie sind bei der weiteren Entwicklung nach der Köpfung des Tieres geblieben und sind offenbar beim Wandern der Anlage etwas mitgezogen worden, und wegen etwaiger eigener Bewegungsfähigkeit die Scheidezellen weiter als die Achsenzylinder.

Experiment MQ₆. — In diesem Versuch wurde der Zusammenhang zwischen Vagusganglion und der Anlage der Seitenlinie auf eine etwas andere Weise unterbrochen. Ein zusammengesetzter Embryo (*Sylvatica*-Kopfstück mit *Palustris*-Schwanzstück) wurde auch bei diesem Experiment benutzt. Als die Seitenlinie nach Verlauf von ca. 27 Stunden die Grenze zwischen der *Sylvatica*- und der *Palustris*-Epidermis überschritt,

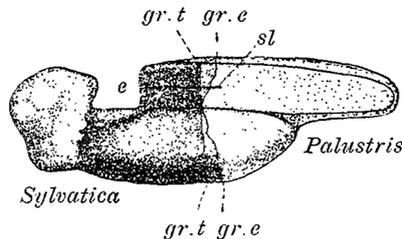


Fig. 9.

Experiment MQ₆. Unmittelbar nach Entfernung des Ganglions durch den Einschnitt (e) im Rücken. Bezeichnungen wie in Fig. 7. $\times 9,5$.

wurde ein Stück aus dem Rücken des Embryo herausgeschnitten (Textfig. 9). Wenn auch das Vagusganglion durch diesen Schnitt nicht ganz entfernt war, so war wenigstens die Möglichkeit einer Wiederherstellung der Verbindung zwischen ihm und der Anlage der Sinnesorgane beseitigt. Nach Verlauf von 26 Stunden war die Anlage fast bis zur Schwanzspitze hervorgewachsen (Textfig. 10),

und zwei Tage nach der zweiten Operation bildeten die durch ihre Pigmentierung ausgezeichneten Sinnesorgane eine normal verlaufende Reihe. Im übrigen schien der Embryo nicht gesund zu sein. Der Körper war beträchtlich geschwollen und die Kiemen atrophisch, obgleich das Blut noch darin zirkulierte.

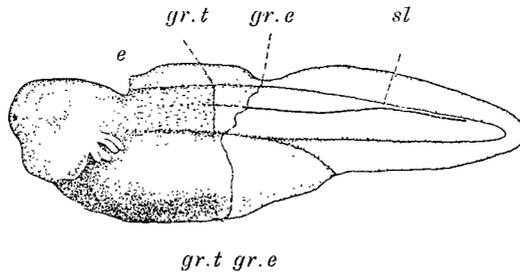


Fig. 10

Experiment MQ₅. 26 Stunden nach Entfernung des Vagus (Vergl. Fig 9).
Bezeichnungen wie in Fig. 7 und Fig. 9. × 9,5.

Der Embryo wurde dann eingelegt, und wie der vorher beschriebene an Frontalschnitten untersucht. Angesichts des kränklichen Zustandes des Embryo, ist es nicht zu verwundern, dass die Sinnesorgane vielfach nicht normal entwickelt sind. Sie sind teilweise nicht vollständig ausgebildet. Die Zellen sind bei einigen nicht regelmässig geordnet, und die Anordnung des Pigments ist nicht immer normal. Die Sinnesorgane erreichen vielfach nicht die Oberfläche der Haut, sondern sie bleiben von der Deckschicht überzogen; oder es bildet sich ein Bläschen ausserhalb der Sinnesknospe, das nicht zur Oberfläche durchbricht. Unter allen diesen atypisch gebauten Sinnesorganen finden sich aber solche, die normal erscheinen. Das Verhalten der Seitennerven ist wie im vorher beschriebenen Fall; es sind sehr wenige Fasern und distalwärts von der Hautgrenze fast keine Schwann'sche Zellen vorhanden.

Experiment MQ₅. — Dieser Fall, der genau wie der zweite behandelt wurde, zeigte, wie jener, das Wachstum der Seitenlinie und die Differenzierung der einzelnen Organe. Dieses Exemplar wurde auf die feineren Verhältnisse hin mittelst Schnitte nicht untersucht.

Ausser den obigen wurden auch andere Versuche ausgeführt, die aber, wie es sich später herausstellte, nicht ganz einwandfrei

verliefen, obgleich sie zu ähnlichen Resultaten führten. Bei den ersten Versuchen, die ich zu diesem Zweck anstellte, wurde nämlich der Kopf des zusammengesetzten Embryo unmittelbar hinter der Vagusgegend abgeschnitten. Die Seitenlinie entwickelte sich normal in den drei Fällen, die so behandelt wurden. Zwei Exemplare¹⁾ davon, mitsamt den gleich nach dem Abschneiden eingelegten Köpfen, wurden an Frontalschnitten untersucht. Die Schnitte zeigten, dass das Vagusganglion vollständig vom Rumpfteil entfernt war, weisen aber in beiden Fällen einige am proximalen Teil des Seitennervenrestes befindliche sporadische Ganglienzellen auf. Bei dem einen Exemplar sind zwei solche Zellen auf jeder Seite vorhanden, wovon eine, ein Prachtexemplar von einer bipolaren Zelle, an der Seite des Nerven liegt, und eine zentrifugale Faser in den Seitennerv entsendet. Die Bedeutung von diesen Zellen ist nicht klar. Sie kommen in seltenen Fällen am Lateralisstamm von normalen Larven, häufiger aber bei zusammengesetzten, vor.

Eine andere Reihe Experimente wurde auf eine einfachere Weise ausgeführt, indem normale, d. h. nicht zusammengesetzte Embryonen dazu benutzt wurden. Solche Versuche haben jedoch den Nachteil, dass man aufs Geratewohl operieren muss, da es hier unmöglich ist, durch direkte Beobachtung die Ausdehnung der Seitenlinie zur Zeit der Operation mit Sicherheit zu bestimmen. Wie zu erwarten war, fiel deshalb die Mehrheit dieser Experimente negativ aus. Sechs von diesen Fällen wurden an Schnitten untersucht. Bei dreien war nichts von der Seitenlinie aufzufinden, die Anlage war offenbar bei der Operation verletzt. Ein Fall²⁾, ein Palustris-Embryo, zeigte eine normal entwickelte Seitenlinie, und dabei keine sporadischen Ganglienzellen am Rest des Vagusstammes.

Die zwei übrigen Fälle sind von besonderer Wichtigkeit. Beide von diesen sind *Sylvatica*-Embryonen, und bei beiden wurde das Vagusganglion durch das Herausschneiden eines keilförmigen Stückes aus dem Hinterkopf entfernt (Textfigur 11).

¹⁾ MQ₁ und MQ₂.

²⁾ Q₃.

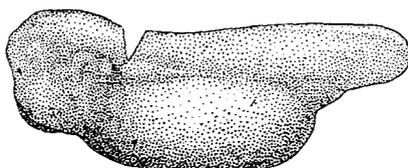


Fig. 11.

Experiment Q₇. Trennung der Kontinuität des n. lateralis durch Einschnitt im Hinterkopf. $\times 9,5$.

Experiment Q₉. — Dieses Exemplar wurde erst sechs Tage nach der Operation eingelegt. Es hatte sich fast normal entwickelt, zeigte aber am Kopf immer eine deutliche Narbe. Es konnte recht gut schwimmen, obgleich es, wenn in Ruhe, gewöhnlich auf der Seite lag. Die Seitenlinie der rechten Seite zeigte sich am fünften Tag, als eine normal verlaufende Reihe Sinnesorgane. Auf der anderen Seite war am lebenden Tier nichts davon zu erkennen. Die Untersuchung von Frontalschnitten zeigte, dass das Lateralgânglion an beiden Seiten vollständig entfernt war. Spuren von einem Seitennerven sind in der ganzen Ausdehnung der Seitenlinie überhaupt nicht zu erkennen. Es sind nicht einmal die Reste der Scheidezellen, die in anderen Fällen vorhanden waren, aufzufinden, was sich wohl daraus erklärt, dass dieses Exemplar beträchtlich länger am Leben gehalten wurde als die anderen. Die Sinnesorgane sind zum grossen Teil normal entwickelt, und zeigen eine höhere Differenzierung als im Fall (MQ₈) der oben, p. 72, beschrieben wurde. Die Pigmentierung ist normal und die Sinneszellen zeigen in manchen Sinnesknospen auch die kegelförmig zugespitzten äusseren Enden, und in einigen Fällen sogar die Sinneshaare. In einigen von den Sinnesorganen sehen die Sinneszellen etwas geschrumpft aus, und in einigen ist die Differenzierung der Sinneszellen nicht ganz vollkommen. Es ist wahrscheinlich, dass die Funktionslosigkeit schon den Anfang einer Degeneration, wenigstens in einigen Sinnesorganen, hervorgerufen hat.

Experiment Q₇. — Dieses Exemplar ist so merkwürdig, dass es zu einer besonderen Klasse gehört. Äusserlich war es nicht von dem zuletzt beschriebenen Fall zu unterscheiden. Vier Tage nach der Operation zeigten sich die Sinnesorgane an der linken Seite, und bildeten eine normale Reihe. Die Larve wurde fünf

Tage nach der Operation eingelegt und dann mittelst Sagittalschnitte untersucht. Es stellte sich heraus, dass ein kleiner Teil des Vagusganglions noch besteht, dass aber keine Spuren von einem Seitennerv vorhanden sind. Die Sinnesorgane sind normal entwickelt. Das merkwürdige am Tier liegt im Verhalten der Strangfasern des Rückenmarkes bzw. Gehirns. Das Medullarrohr ist bei der Operation vollständig durchgeschnitten worden. Wie in anderen ähnlichen Fällen sind die Strangfasern aus den abgeschnittenen Enden vom Mark in das Mesenchymgewebe hineingewachsen, und breiten sich in verschiedenen Richtungen aus. In diesem Fall geht ein sehr deutlich abgerundetes Bündel Fasern vom Rückenmark an die Haut heran, erreicht den Anfang der Seitenlinie und verläuft von dort an genau wie ein normaler Seitennerv an der Sinnesorganreihe entlang. Die Fasern lassen sich durch ca. vierzehn Myomeren, also bis auf den Schwanz verfolgen. Ein anderes Bündel Fasern tritt aus dem verlängerten Mark an die Seitenorgane des Facialis-Gebietes heran. Es ist von grosser Wichtigkeit, zu merken, dass das aus dem Rückenmark stammende Bündel, das die Stelle des Seitennerven vertritt, keine Schwann'schen Scheidezellen aufweist. Ein paar solcher Zellen finden sich im distalen Teil von der Seitenlinie, weiter distalwärts als die eben besprochenen Nervenfasern. Diese sind wohl die Zellen, die schon am Nervenstamm vorhanden waren ehe das Vagusganglion entfernt wurde.

1. Erörterung der Resultate.

Bei der Besprechung dieser Versuche sind zunächst einige mögliche Fehlerquellen zu berücksichtigen. Es kann nämlich sehr leicht vorkommen, besonders wenn man nur einen Einschnitt im Hinterkopf macht, dass das Ganglion nicht ganz entfernt wird. In solchen Fällen kann eine Verbindung zwischen den zurückgebliebenen Ganglienzellen und der Anlage der Seitenlinie wiederhergestellt werden, wobei natürlich der Einfluss vom Ganglion nicht ausgeschlossen sein würde. Die Ganglienzellen, die bisweilen sporadisch am Lateralisstamm auftreten, könnten das entfernte Ganglion vertreten und gleichfalls zu irrtümlichen Schlüssen führen. Diese Fehlerquellen sind jedoch durch die Kontrolle an Serienschnitten auszuschliessen, und in der Tat ist

eine genügende Anzahl Fälle zur Beobachtung gekommen, wo überhaupt keine Ganglienzellen in der Nähe der Seitenlinie zu finden waren, wo aber die Anlage auswuchs und sich in Sinnesorgane differenzierte. Es gibt bei diesem Experiment auch eine Reihe Zufälle, die zu negativen Resultaten führen: bei der Entfernung des Ganglions ist es leicht möglich, zu nahe am wachsenden Ende der Seitenlinie zu schneiden und sie so zu zerstören; Narben an der Verwachsungsfläche können das weitere Auswachsen der Anlage verhindern; auch bei schwächlichen zusammengesetzten Exemplaren bleibt das Auswachsen manchmal aus. Die Fälle, die sich als positiv ergeben, auch wenn sie weniger zahlreich sind als die negativen, genügen jedoch, um die letzteren zu entkräften, besonders da die negativen Resultate meist auf zufällige Missgriffe in der technischen Ausführung der Versuche beruhen. Wir brauchen somit bloß die positiven Ergebnisse zu berücksichtigen.

Die Versuche zeigen vor allem, dass sämtliche ontogenetische Vorgänge, die bei der normalen Entwicklung der Seitenlinie auftreten, nämlich, das durch Zellteilung und Zellwanderung zustande kommende Auswachsen der Anlage, die Sonderung der Anlage in Zellgruppen um die einzelnen Sinnesorgane zu bilden, und die Differenzierung dieser Zellen in Sinneszellen und Umhüllungszellen, auch ohne Einfluss vom Nervensystem, speziell vom Vagusganglion, stattfinden. Daraus ergibt sich die Hinfälligkeit der Annahme, dass ein formativer Reiz vom Nervensystem her nötig sei, um diese Entwicklungsvorgänge hervorzurufen.

Diese Ermittlung gewinnt um so mehr an Interesse, als die Frage der Einwirkung des Nervensystems bei der Ontogenese vielfach in der letzten Zeit zur Erörterung gekommen ist. So ist Herbst¹⁾ unter anderem speziell auf die Beziehungen zwischen Nerv und Sinnesorgan während der Entwicklung eingegangen; mit Berücksichtigung der früheren Angaben versucht dieser Forscher die Hypothese zu begründen, dass die sensiblen Nerven formbildend auf die künftigen Sinneszellen wirken²⁾. Herbst kennt jedoch, dass die zum sicheren Beweis dieser Hypothese not-

¹⁾ Herbst, Formative Reize. Leipzig 1901.

²⁾ Op. cit. p. 105.

wendigen Tatsachen nicht vorliegen, und gibt ganz zutreffende Gründe, weshalb die einzelnen Angaben nicht imstande sind, den erwünschten Beweis zu liefern. In Bezug auf die Entwicklungsgeschichte wird angeführt: erstens eine Äusserung von v. Kölliker (85), die Stiftchenzellen in der Epidermis und die Seitenorgane von Kaulquappen betreffend, „dass es denkbar wäre, dass gewisse Epithelzellen unter dem Einfluss der mit ihnen sich vereinenden Nervenenden zu besonderen Sinnesorganen sich umbildeten“; und zweitens, Angaben über die Entstehung der Grandry'schen und Herbst'schen Körperchen, die nach Angaben von Szymonowicz (97) durch die Umbildung von Bindegewebszellen zu Tastzellen unter Einfluss der Nervenfasern erfolgt. Szymonowicz begründet diesen Schluss auf das zeitliche Zusammentreffen des Einwachsens der Nervenfasern mit dem Anfang der Differenzierungserscheinungen in den Endkörperchen¹⁾, was aber gänzlich ungenügend ist, um einen kausalen Zusammenhang der Vorgänge zu beweisen.

Die Experimente von v. Vintschgau und Hönigschmied (77) und von Meyer (97), wobei der vollständige Schwund der Geschmacksknospen auf die Durchschneidung des n. glossopharyngeus erfolgte, sowie eine Anzahl von Herbst zitierte Beobachtungen aus dem Gebiet der Pathologie²⁾, beweisen nur, wie Herbst zugibt, dass das Intakt-

¹⁾ Szymonowicz macht die interessante Beobachtung, dass gerade zur Zeit der Differenzierung der Sinneskörperchen eine besondere Art Endverzweigung an den dazu gehörigen Nerven auftritt; er deutet diese Erscheinung folgenderweise (op. cit. p. 356). „Auf Grund meiner Präparate bin ich zu der Hypothese gelangt, dass diese feinsten Endverzweigungen, welche wir am 21.—23. Tage der Entwicklung gesehen haben, eine spezielle Vorrichtung darstellen, welcher die Aufgabe obliegt, mit den Bindegewebszellen auf einer möglichst grossen Fläche in unmittelbaren Kontakt zu treten und in denselben durch einen besonderen nervösen Reiz eine Veränderung der Form und Struktur zustande zu bringen, welche die Zellen befähigt, die Funktion der Tastzellen zu übernehmen. Für diese Hypothese scheint auch der eigentümliche Umstand zu sprechen, dass diese Endverzweigungen, sobald die Differenzierung ziemlich stark ausgeprägt ist, also etwa am 23. Tage, spurlos verschwinden. Ihre kurze Existenz fällt also eben mit der Differenzierung zusammen und man ist wohl zur Annahme berechtigt, dass wir es hier nicht mit einem zufälligen, zeitlichen Verhältnis, sondern mit einem Kausalnexus zu tun haben.“

²⁾ Vergl. Herbst, op. cit. p. 104.

sein des Nerven für die Erhaltung der Sinneszellen nötig ist, und nicht dass letztere etwa unter Einfluss der Nervenfasern entstanden sind. Die Annahme einer formbildenden Wirkung des Nervensystems bei der Differenzierung der Sinnesorgane beruht also bloss auf gewissen Analogien mit den Erfahrungen der Physiologie, und auf dem Mangel eines Beweises für die gegenteilige Ansicht. Herbst hat somit vollständig Recht, wenn er sagt, dass Experimente an einem geeigneten Material das letzte Wort zu sprechen haben werden. Ich glaube ein entscheidendes Experiment geliefert zu haben, das wenigstens für das System der Seitenorgane zeigt, dass die Nervenfasern keinen wesentlichen Einfluss auf die ontogenetischen Vorgänge ausüben. Man ist also nicht nur unberechtigt, aus den Ergebnissen von Durchschneidungsversuchen an erwachsenen Tieren oder aus Angaben über Degenerationen nach Nervenläsionen zu schliessen, dass die Nerven bei der Ontogenie formativ wirken, sondern man wird auf Grund der Ergebnisse der hier beschriebenen Versuche über den Effekt der Durchschneidung des Vagus bei jungen Embryonen zum Schluss gezwungen, dass, wenigstens was das Nervensystem anbetrifft, die ontogenetischen Vorgänge von ganz anderen Bedingungen beeinflusst werden, als den für die blosse Erhaltung der Funktionsfähigkeit notwendigen. Wir finden also hier eine weitere Berechtigung für die von Roux¹⁾ aufgestellte Hypothese, wonach die „Entwicklungsfunktionen“ eines Organismus den blossen „Erhaltungsfunktionen“ gegenübergestellt werden.

Schaper²⁾ ist auf Grund seiner Experimente über den Effekt vom Herausschneiden des Gehirns auf die weitere Entwicklung der Froschlarve auch zu einem ähnlichen Schluss gekommen. Doch handelt es sich bei den Schaper'schen Versuchen mehr um den allgemeinen Einfluss eines Defekts im Nervensystem auf die Entwicklung des Organismus, als um den direkten Einfluss des Fehlens eines Nerven auf die Entwicklung des normalerweise

¹⁾ Roux, Gesammelte Abhandl. Bd. II, p. 979—80. „Also die ‚normalen‘ Entwicklungsfunktionen sind anfangs an einzelne, von der Entwicklung selber gesonderte Teile gebunden und können sich in diesen Teilen mehr oder weniger weit selbständig vollziehen.“

Den Entwicklungsfunktionen stelle ich die blossen „Erhaltungsfunktionen“, welche bisher fast alleiniger Forschungsgegenstand der Physiologen gewesen sind, gegenüber.“

²⁾ Schaper, Arch. f. Entwicklunsmech. Bd. 6, p. 188.

von ihm unmittelbar innervierten Endorgan. Die letztere Frage ist die präzisere, und es ist diese, die ich wegen ihrer relativen Einfachheit zu lösen versucht habe.

In dieser Beziehung sind die von mir angestellten Experimente über den Einfluss eines Defekts im Nervensystem auf die Entwicklung der Muskulatur von Interesse ¹⁾.⁶ Diese Versuche zeigen, dass in betreff der Histogenese, sowie in betreff der Gruppierung der Fasern in einzelne Muskeln, die Muskeln sich normal entwickeln, ohne das Vorhandensein der Nerven, die sie normalerweise versorgen, oder sonstiger Nerven. Dies erfolgt auch, wenn der betreffende Teil des Nervensystems entfernt wird, ehe die Gewebsdifferenzierung in den Muskeln oder im Nervensystem überhaupt angefangen hat.

Wir kennen also zwei ganz verschiedene Organsysteme, bei deren Ontogenese die sie unmittelbar versorgenden Nerven keinen formbildenden Einfluss ausüben, obgleich das Intaktsein des Nervensystems für die Erhaltung ihrer Funktionsfähigkeit im ausgewachsenen Zustand notwendig ist. Genau zu bestimmen, wann die Herrschaft der Entwicklungsfunktionen nachlässt, und der tropische Einfluss der Nerven sich geltend macht, ist kaum möglich, denn dies geschieht jedenfalls nur allmählich, und die beiden Einflüsse scheinen eine Zeitlang nebeneinander zu wirken. In anderen Worten, die weitere Ausbildung der Sinnesorgane geht noch zur selben Zeit vor sich, wenn aus Mangel an Reizen vom Nervensystem her Zeichen der Degeneration auftreten. Dies geht aus der Beobachtung hervor, dass bei Larven ohne Vagusganglion die Sinnesknospen früh Degenerationserscheinungen aufweisen (Experiment Q₇). Solche Erscheinungen beeinträchtigen nicht die Tragweite der Ermittlung, dass die Formausbildung ohne das Vorhandensein des betreffenden Nerven erfolgt.

Die Resultate der Versuche von verschiedenen Forschern über die Rolle des Nervensystems bei der Morphogenese weichen aber bis jetzt so sehr von einander ab, dass Verallgemeinerungen darüber noch verfrüht sind. Im Gegensatz zu den Schaper-schen und den oben beschriebenen Versuchen, stehen z. B. die Experimente von Herbst (01a) über die Regenerationsvorgänge am Augestiel der Crustaceen; denn nach diesem Forscher übt das Nervensystem hier einen formbestimmenden Einfluss auf das

¹⁾ Harrison, Proc. Ass. Am. Anat., Am. Journ. of Anat., Vol. II.

Regenerat aus. Auch hat Morgan (01, p. 52) vor kurzem nachgewiesen, dass bei Regenwürmern das Vorhandensein vom vorderen Ende des Nervensystems an einer Wundfläche die Regeneration eines Kopfes bedingt.

2. Der Effekt von Änderungen in der Richtung der normalen Wachstumsbahn.

Die in diesem Abschnitt angeführten Versuche sind dazu bestimmt, Aufschluss über die Frage zu geben, ob die Wachstumsrichtung der Anlage der Seitenorgane durch die ursprüngliche Orientierung der Anlage im Embryo bestimmt ist, ob sie vom Körper des Embryo als Ganzes regiert wird, oder ob die Anlage bei ihrer Entwicklung in einer Bahn verläuft, die bloss durch die Beschaffenheit der unmittelbaren Umgebung gebildet ist. Es gibt verschiedene Versuche, die sich auf diese Frage beziehen. Es wird zweckmässig sein, mit der Beschreibung der einfachsten anzufangen.

a. Auswachsen der Anlage bei einer einfachen Krümmung der Schwanzachse.

Experiment W₃. — Ein keilförmiges Stück wurde aus dem Rücken eines im Transplantationsstadium (Textfig. 2) befindlichen *Sylvatica*-Embryo herausgeschnitten, und zwar aus der Gegend, die etwas kopfwärts vom After liegt. Durch Aufwärtsbiegen des Schwanzes wurden die Wundflächen aneinander gedrängt und die Zuheilung der Wunde leicht erzielt. Zwei Tage nach der Operation, zu welcher Zeit die Anlage der Seitenlinie wohl die Knickung in der Schwanzachse eben überschritten hatte, wurde der Embryo abgezeichnet (Textfig. 12). Es stellte sich heraus, dass der distale Teil der Schwanzachse in einem Winkel von über

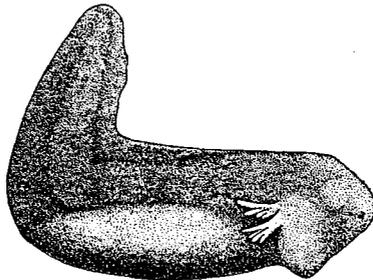


Fig. 12.

Experiment W₃. Zwei Tage nach der Operation. × 9.5.

neunzig Grad zu der Körperachse stand. Vier Tage darauf, nachdem die Sinnesorgane differenziert waren, wurde dann der verhältnismässig durchsichtig gewordene Schwanz untersucht. Die gewöhnliche Wachstumsbahn der Seitenlinie war auf beiden Seiten innegehalten. Die Sinnesorganreihe biegt sich an der Stelle der Knickung der Körperachse entsprechend, und weiter distalwärts schweift sie aus der geraden Linie zur dorsalen Myotomkante ab, ganz wie im normalen Fall.

Experimente W_1 und W_2 . — Diese Fälle verliefen ebenso, nur dass an einer Seite des einen (W_1) die Anlage wegen einer nicht genau zu bestimmenden Störung nicht typisch auswuchs. Die Sinnesorganreihe wies sechs Tage nach der Operation schon proximal zur Knickungsstelle Unregelmässigkeiten auf, und es fanden sich keine Sinnesorgane distal von der Narbe, die wohl ein Hindernis für das weitere Wachstum bildete.

Experimente W_4 — W_6 . — Diese Versuche unterscheiden sich darin von den vorigen, dass ein Stück aus der ventralen Körperkante herausgeschnitten wurde, um eine ventrale Knickung in der Körperachse zu verursachen. In allen drei Fällen ist die auswachsende Anlage der Seitenlinie gleichfalls in der normalen Bahn geblieben, und hat sich bis zur Spitze des Schwanzes erstreckt.

b. Verhalten der Seitenorgane bei Embryonen, die mit einem überzähligen im Rücken implantierten Schwanz versehen sind.

In diesem Versuch wird die Schwanzknospe eines Embryo in einen Einschnitt im Rücken eines anderen eingehüllt, und zwar auf die Weise, dass die Mittelebene des implantierten Schwanzes der des Embryo entspricht. In solchen Fällen hat die auswachsende Anlage der Seitenlinie sozusagen die Wahl auf den einen oder den anderen Schwanz ihren weiteren Weg zu nehmen. Wie gleich ersichtlich, ist das Ergebnis des Experiments verschieden je nachdem der Schwanz tief oder nur oberflächlich in den Rücken des Embryo eingesetzt wird.

Experiment B_{10} . — In diesem Fall wurde eine Palustris-Schwanzknospe tief in den Rücken eines *Sylvatica*-Embryo eingehüllt. Nach Verlauf von 48 Stunden war der Embryo verhältnismässig weit entwickelt (Fig. 13). Die Haut des *Sylvatica*-Embryo bedeckt die Basis des neuen Schwanzes (s.). Die pigment-

tierte Anlage der Seitenorgane (s. l.) ist auf diesen Schwanz ausgewachsen und erstreckt sich dreiviertel des Weges zu dessen Spitze. Der charakteristische Verlauf der Seitenlinie zeigt sich, und, was von besonderem Interesse ist, die Linie biegt dorsal-

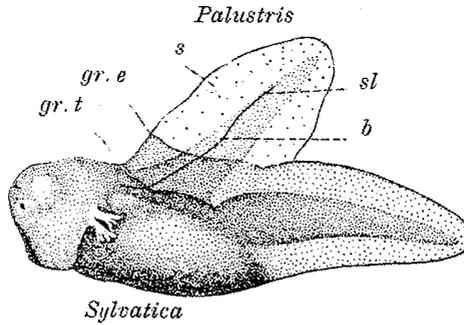


Fig. 13.

Experiment B₁₀. 48 Stunden nach Anheilung des überzähligen Schwanzes (s); s. l. Seitenlinie; gr. e. Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Epidermis; gr. t. Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Muskulatur.

wärts (Fig. 13, b) zur Myotomkante an einer Stelle, die für den betreffenden Schwanz die normale ist, aber beträchtlich näher am Kopf des Embryo liegt als die entsprechende Stelle des natürlichen Schwanzes. Die einzelnen Sinnesorgane waren am nächsten Tage entwickelt, und die Anlage erstreckte sich fast bis zur Spitze der Schwanzachse. Diese Beschreibung gilt für die linke Seite des Organismus. An der rechten Seite verlief die Entwicklung ebenso, nur dass die Reihe Seitenorgane nicht ganz so weit distalwärts zu verfolgen war.

Ein zweiter derartiger Fall (Experiment B₉) verhielt sich ähnlich, und auch zwei Fälle (B₇ und B₈), wo der implantierte Schwanz von einem Sylvatica-Embryo stammte.

Experiment B₁₁. — Bei diesem Versuch wurde die Schwanzknospe von einem Palustris-Embryo nur oberflächlich in den Rücken des Sylvatica-Embryo eingepflanzt. Die weitere Entwicklung ging an den zwei Körperseiten verschieden vor. Rechts verlief das Auswachsen der Seitenlinie offenbar ganz normal, denn drei Tage nach der Operation war eine normale Reihe Sinnesorgane am natürlichen Schwanz zu konstatieren. An der linken Seite ist die auswachsende Anlage auf den überzähligen Schwanz gelenkt worden, und bildet dort, wie in den oben beschriebenen Versuchen eine im Verhältnis zum überzähligen

Schwanze selber normal verlaufende Reihe Sinnesorgane. Diese Befunde wurden auch an Schnitten bestätigt. Die Schnitte zeigen auch, dass der Seitennerv an beiden Seiten denselben Verlauf als die Sinnesorganreihe hat.

c. Auswachsen der Seitenlinie aus einem Embryo in die normale Wachstumsbahn eines anderen.

Experiment V₆. — Die Schwanzknospe und der distale Teil des Dotters wurde von einem etwas über das Transplantationsstadium vorgeschrittenen *Sylvatica*-Embryo abgeschnitten. Von einem etwas jüngeren *Palustris*-Embryo wurde ein Stück aus dem Rücken herausgeschnitten, und dabei war es beabsichtigt, auch die Anlage der Seitenlinie und den dorsalen Teil des Vagusganglions zu entfernen. Die Wundflächen der zwei Embryonen wurden dann auf die Weise aneinander gebracht, dass die Mittelebenen von beiden in einer Ebene lagen und der Rücken des eingesetzten *Sylvatica*-Embryo nach dem Schwanz des anderen zugekehrt war. Die Heilung der Wunde erfolgte sehr genau. Da der *Sylvatica*-Komponent älter als gewöhnlich war, so erschien seine dunkel pigmentierte Anlage der Seitenlinie schon am nächsten Tage unter der *Palustris*-Epidermis. Diese Anlage tritt als eine dunkle Linie auf, die vom dunklen Komponenten kommend, an der Grenze um mehr als einen Rechtwinkel umbiegt, und dann geradeaus an der Seite des *Palustris*-Komponenten schwanzwärts verläuft (Textfig. 14 sl). Sie endet kurz vor der Ebene

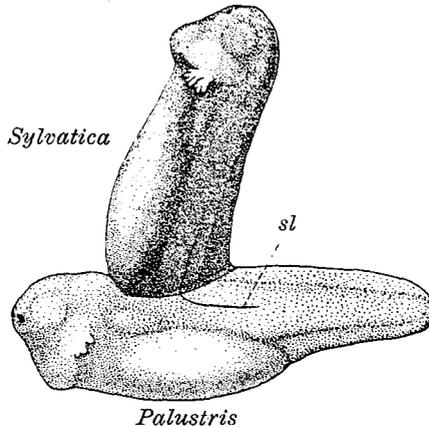


Fig. 14.

Experiment V₆, einen Tag nach der Zusammensetzung. s. l. Seitenlinie. $\times 9,5$.

des Afters. Drei Tage nach der Operation liessen sich die einzelnen, die charakteristische *Sylvatica*-Pigmentierung aufweisenden Sinnesorgane erkennen. Sie bilden eine Reihe, die ohne Unterbrechung von dem einen Komponenten auf den anderen zu verfolgen ist, die auf dem *Palustris*-Schwanz den charakteristischen Verlauf zeigt und sich bis zur Nähe der Spitze erstreckt (Textfig. 15). Die Pigmentflecke sind jedoch im proximalen

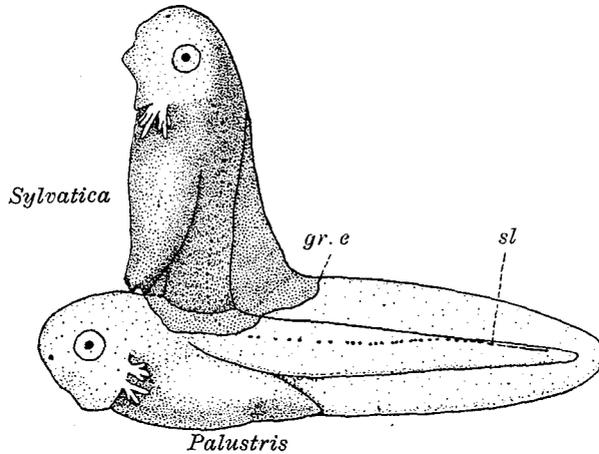


Fig. 15.

Experiment V₆, drei Tage nach der Zusammensetzung. s. l. Seitenlinie; gr. e. Grenze zwischen *Sylvatica*- und *Palustris*-Epidermis. $\times 9,5$.

Teil der *Palustris*-Larve nicht ganz so zahlreich wie im normalen Fall. Diese Beschreibung gilt nur für die linke Seite des zusammengesetzten Embryo. Auf der rechten war die Anlage nicht auf den *Palustris*-schwanz ausgewachsen, und das Verhalten derselben war nicht genau am lebenden Embryo festzustellen.

Vier Tage nach der Operation wurde dieses Exemplar konserviert und dann in Sagittalschnitte zerlegt. Die Schnitte bestätigten den Verlauf der *Sylvatica*-Sinnesorgane, wie eben beschrieben, und zeigten auch wie der Seitennerv der linken Seite, die Reihe der Sinnesorgane begleitend, von dem *Sylvatica*-Komponent in den anderen umbiegt und nach dem Schwanz zu verläuft. Sie zeigten auch, dass das beabsichtigte Entfernen des Vagusganglions und der Sinnesorgananlage des *Palustris*-Embryo nicht ganz gelungen war. Es findet sich nämlich auf dieser Seite ein kleiner lateraler Teil vom Vagusganglion der einen Seitennerv entsendet, der durch die Haut des *Sylvatica*-Kompo-

nenten, wo diese den Rücken des Palustris-Komponenten bedeckt, durchläuft, um sich mit dem *Sylvatica*-Seitennerv an der Stelle zu verbinden, wo diese in den Palustris-Komponenten umbiegt. Auch sind einige zum Teil anormal entwickelte Sinnesorgane an diesen Nerven vorhanden, die ohne Zweifel aus dem Palustris-Embryo entstammen. Jedoch kaudalwärts von der Stelle, wo die beiden Nerven zusammentreffen, sind ausschliesslich *Sylvatica*-Organe mit Sicherheit zu erkennen. An der rechten Seite sind keine Palustris-Sinnesorgane, mit Ausnahme der von der ventralen Reihe, aufzufinden. Die vom *Sylvatica*-Komponenten herstammenden Sinnesorgane sind an dieser Seite normal entwickelt. Statt aber kaudalwärts auf den Palustris-Komponent umzubiegen, wendet sich die Reihe kopfwärts. Sie besteht aus einer Kette von atypisch differenzierten Sinnesorganen, die sich bis zur Hinterkopfgegend der Palustris-Larve erstreckt. Der Seitennerv weist denselben Verlauf auf.

Experiment V₃. — Dieser Fall wurde genau so operiert wie der vorige. Der Verlauf des Versuches war ähnlich. Drei Tage nach der Operation war auf der rechten Seite des Palustris-Komponenten eine normal verlaufende Reihe *Sylvatica*-Sinnesorgane zu konstatieren. Die Verhältnisse an der linken Seite schienen ähnlich zu sein, doch waren sie nicht so klar. Die Untersuchung von Schnitten bestätigte die Befunde inbetreff der rechten Seite. Der Seitennerv, sowohl als die Reihe Sinnesorgane, biegt sich vom *Sylvatica*-Komponenten in den anderen um. Die dorsale Reihe verhält sich auch so. Es ist von besonderer Wichtigkeit, dass der Seitennerv keine Verbindung mit dem Nerv hat, der aus dem Palustris-Vagusganglion entspringt. Letzterer Nerv ist klein — und versorgt nur Reste der Palustris-Seitenlinie, die sich in der Hinterkopfgegend befinden und sich gar nicht mit der *Sylvatica*-Seitenlinie verbinden. Was die linke Seite anbetrifft, so zeigen die Schnitte, dass die Seitenorgan-Anlage sich an der Grenze zwischen den beiden Komponenten angehäuft hatte. Das Vagusganglion des Palustris-Komponenten entsendet einen gut entwickelten Seitennerv. Am Schwanz finden sich Sinnesorgane und ein Seitennerv. Doch sind die Verhältnisse dieser Gebilde zu einander nicht genau zu bestimmen.

Experiment V₁. — Die Vagusgegend des Palustris-Komponenten wurde in diesem Versuche ganz geschont. Der

Virescens-Embryo, der statt eines *Sylvatica*-Embryo dazu benutzt wurde, wurde etwas weiter nach hinten in den Rücken vom *Palustris*-Komponenten eingesetzt, als in den vorigen Fällen. Die weitere Entwicklung des Doppeltieres verlief wie gewöhnlich. Während der ersten vier Tage schob sich die dunkle *Virescens*-Epidermis ganz beträchtlich über die Rückenflosse der *Palustris*-Larve hin. Eine ähnliche Verschiebung war auch in den anderen Fällen zu konstatieren (Textfig. 15). In dem vorliegenden Fall ist die Verschiebung jedoch beträchtlicher, was wohl auf die Lage des *Virescens*-Komponenten im Verhältnis zum anderen zurückzuführen ist. Die Seitenlinie zeigte sich auch nach vier Tagen, obgleich nicht besonders deutlich, da die Pigmentierung der Sinnesorgane bei *Virescens*- weniger stark ist als bei *Sylvatica*-Embryonen.

Das interessante an diesem Versuch ist das Verhalten der Seitenlinie der zwei Komponenten mit einander. Sagittalschnitte zeigen, dass die *Virescens*-Hauptreihe zum *Palustris*-Schwanz umbiegt, und dort mit der *Palustris*-Hauptreihe verschmilzt. Von der Stelle der Verschmelzung an gibt es nur eine Seitenlinie, und es ist nicht möglich zu unterscheiden, wie die von den zwei Organismen herstammenden Anlagen sich bei der Differenzierung der einzelnen Sinnesorgane verhalten haben. Diese Verschmelzung von zwei gleichwertigen Anlagen zu einer hat gewisse Ähnlichkeit mit der von Morgan (95) und Driesch (00) beschriebenen Verschmelzung von zwei Echinoderm-Embryonen zu einem Individuum.

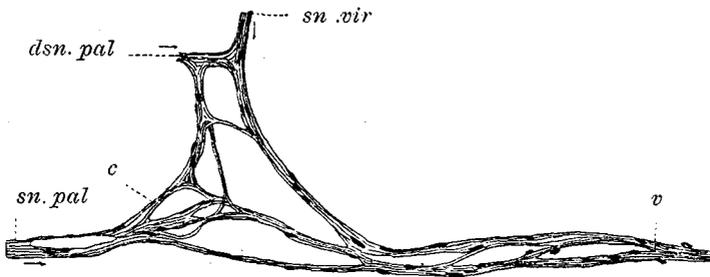


Fig. 16.

Experiment VI. Plexusbildung der Seitennerven der zwei Komponenten. *sn. vir.*, Hauptseitennerv des *Virescens*-Komponenten; *sn. pal.*, Hauptseitennerv des *Palustris*-Komponenten; *dsn. pal.*, dorsaler Seitennerv des *Palustris*-Komponenten; *c.* zentral verlaufender Verbindungsast; *v.* endgiltige Verschmelzung der beiden Hauptstämme. Die Pfeile zeigen in der Richtung nach dem Schwanz zu. $\times 155$.

Die Seitennerven der zwei Bestandteile vereinigen sich mit einander und bilden einen recht komplizierten Plexus (Textfig. 16). Der Virescens-Nerv verläuft nach seiner Umbiegung in den Palustris-Komponenten zunächst parallel zum Seitennerven des letzteren; die beiden Nerven bilden dann Anastomosen und verschmelzen schliesslich mit einander (v). Kopfwärts von dieser Anastomose ist der Palustris-Stamm in mehrere Stämme geteilt, wovon einige Zweige nach dem zentralen Teil des Virescens-Nerven abbiegen (c). Der dorsale Ast des Palustris-Seitennerven (dsn. pal.) verbindet sich auch mit dem Virescens-Stamm, und die Nervenfasern wenden sich zum Teil zentralwärts und zum Teil peripherwärts an demselben entlang. Aus diesen Befunden scheint es sicher zu sein, dass die Fasern des Lateralis gewissermassen unabhängig von der Richtung der Seitenlinie auswachsen können, dass sie nämlich imstande sind, auch nach dem Kopfe zu wachsen.

Die obige Beschreibung gilt für die linke Seite des Tieres. Rechts sind die Anlagen der Seitenlinie durch ein bei der Verwachsung entstandenes Hindernis in ihrem normalen Verlauf gehemmt worden, und erreichen nicht den Schwanz. Sie bieten nichts von Interesse dar.

d. Besprechung der Resultate.

Die beschriebenen Experimente zeigen ohne jeden Zweifel, dass die Anlage der Seitenorgane am leichtesten in ihre normale Entwicklungsbahn auswächst. Wenn die Richtung derselben geändert wird, ändert sich die Wachstumsrichtung der Anlage dementsprechend, sogar wenn der Krümmungswinkel über neunzig Grad beträgt. Dies erfolgt offenbar ohne besonderen Einfluss des Gesamtorganismus, denn die Anlage ändert ihre Wachstumsrichtung, um auf einen überzähligen, in anormaler Lage eingepflanzten Schwanz weiter zu wachsen, obgleich der normale Schwanz gleichfalls vorhanden ist. Offenbar tut sie dies nur in den Fällen, wo der überzählige Schwanz so tief in den Rücken eingepflanzt wird, dass er eigentlich die Fortsetzung der Wachstumsbahn bildet. Andernfalls, wenn der Schwanz nur oberflächlich eingesetzt wird und, wie auf einer Seite von einer Larve (Exp. B₁₁), die normale Bahn des Hauptkomponenten nicht unterbrochen wird, wächst die Anlage weiter in derselben fort. Bei Doppelbildungen, wo der eine Komponent unter rechtwinkliger

Stellung in den Rücken des anderen implantiert ist, wächst die Seitenlinie unter starker Änderung ihrer Wachstumsrichtung leicht von dem einen Individuum in die normale Bahn des anderen. Dass das Auswachsen so geschieht, ist nicht schwer verständlich, denn bei der Zusammensetzung werden die Wachstumsbahnen der beiden Teilstücke aneinander gebracht. Die wachsende Anlage hat somit, auch in den Experimenten B und V (siehe oben) bloss die Richtung ihrer Bewegung zu ändern. Dazu hilft offenbar die bei solchen Zusammensetzungen vorkommende Verschiebung der Epidermis. Die genannte Verschiebung findet nämlich gleichzeitig mit dem Auswachsen der Seitenlinie statt, und wie aus den Figuren 13 und 15 ersichtlich ist, in der Richtung des weiteren Verlaufs der Seitenlinie; da die Anlage der Seitenlinie in der Epidermis eingebettet liegt, so muss sie jeder Bewegung der letzteren unterworfen sein. In dem einen Fall (Experiment V₃), wo die Seitenlinie nach dem Kopfe des Palustris-Komponenten zu wuchs, ist die Anlage wahrscheinlich durch eine Narbenbildung in diese Richtung gelenkt worden. Der Fall ist auch darin von Interesse, dass er zeigt, dass die Anlage im Stande ist, in die zur normalen entgegengesetzte Richtung zu wachsen. Dies soll aber im nächsten Abschnitt näher behandelt werden.

Keines von den Experimenten, die in diesem Abschnitt angeführt sind, zeugt dafür, dass die Anlage der Seitenorgane die Fähigkeit besitzt, geradeaus in eine fremde Gegend zu wachsen, denn wenn die Hindernisse an der Krümmungsstelle keine Ablenkung gestatten, so bleibt die Anlage stehen. Dies geschieht sogar recht oft. Es ist besonders der Fall, wenn bei der Zusammenheilung die zwei Komponenten nicht genau aneinander gepasst sind.

Aus diesen Versuchen lässt sich somit schliessen, dass die normale Wachstumsbahn der Weg des geringsten Widerstands ist, und dass sie durch die Beschaffenheit der daran gelegenen Gebilde praeformiert ist

3. Polaritätsversuche.

Bei Zusammensetzungen von Teilstücken von Pflanzenkörpern hat Vöchting (92) gezeigt, dass gewisse Störungen vorkommen, wenn die Teilstücke nicht in gleicher Orientierung sind. Vöchting führt diese Störungen auf polare Repulsionen

zurück, und vergleicht sie mit den bei Magneten vorkommenden Erscheinungen. Auch bei Verwachsungen von tierischen Geweben, namentlich von wachsenden, treten bekanntlich Störungen auf, wenn gleiche Enden oder Pole in Kontakt gebracht werden, oder wenn die Teilstücke sonst ungleich orientiert sind. Dies ist leicht an zusammengesetzten Amphibienembryonen zu beobachten, z. B., wenn zwei Embryonen an ihren Schwanzwurzeln vereinigt werden. Solche Erscheinungen sind aber meiner Meinung nach¹⁾ nicht durch eine polare Zurücktreibung zu erklären, sondern eher dadurch, dass die normalen Wachstums- bzw. Regenerationsvorgänge der zwei Bestandteile sich gegenseitig stören.

Bei der Betrachtung der auswachsenden Anlage der Seitenorgane fragt es sich jedoch, ob nicht die Bewegung der Anlage durch eine polare Anziehungskraft oder richtende Reize aus der Umgebung bewirkt wird. Diese könnten entweder physikalisch, d. h. von der blossen Orientierungsweise der einzelnen Gewebsteile oder deren Bewegungszustand abhängig sein, oder könnten von gewissen von den umgebenden Gebilden abgesonderten Stoffen herrühren. Mögliche derartige Faktoren sind wenigstens unter schon bekannten Entwicklungsvorgängen zu finden. Zum Beispiel: Die Epidermis, worin die Entwicklung der Sinnesorgane sich abspielt, hat gewisse Eigenschaften, die durch die Orientierung bedingt sind, nämlich, dass sie, wenigstens während der Zeit, wo die hier in Betracht kommenden Entwicklungsvorgänge sich ereignen, fortwährend in einer bestimmten Richtung wandert²⁾; zweitens, schreitet die Differenzierung der im Rumpf und Schwanz befindlichen Gebilde allmählich schwanzwärts vor, wie in den Myotomen leicht zu konstatieren ist. Es wäre nun nicht fernliegend, dass die weiter schwanzwärts liegenden weniger differenzierten Gewebselemente durch ihre chemische Zusammensetzung einen richtenden Reiz auf die wachsenden Sinnesorgananlagen ausüben könnten, dass also die Bewegung als Chemotaxis aufzufassen wäre. Eine derartige Vermutung könnte umso mehr wahrscheinlich erscheinen, als das Auswachsen unabhängig von einem Anstoss vom Kopf her seitens des Nervensystems geschehen kann.³⁾

¹⁾ Vergl. Harrison (98) p. 470.

²⁾ Vergl. Harrison (98) p. 435 und auch p. 67 dieses Aufsatzes.

³⁾ Vergl. p. 72.

Die Richtigkeit solcher Vermutungen kann dadurch geprüft werden, dass die auswachsende Anlage mittelst Transplantationsversuche in die Lage gebracht wird, wo sie entweder aufhören muss zu wachsen, oder sonst sich in Gewebe hineindrängen, die abnormal orientiert sind. Die ungewöhnliche Orientierung kann entweder darin bestehen, dass die dorsale Fläche ventral liegt und demgemäss die rechte Seite links (dorso-ventrale Umkehrung), oder darin, dass das kaudale Ende des einen Stückes kopfwärts gerichtet wird (kranio-kaudale Umkehrung). Beide Arten dieser verkehrten Orientierungen können auf mehrere verschiedene Wege experimentell bewerkstelligt werden.

a) Dorso-ventrale Umkehrung der Teilstücke.

«. Auswachsen der Anlage der Seitenlinie auf einen invertierten Schwanz bei gerader Körperachse.

Wie oben vielfach erwähnt, verläuft die Seitenlinie am Schwanz der Kaulquappe nicht ganz gerade (Fig. 4). Zunächst auf dem Niveau der Grenze zwischen dem mittleren und dorsalen Drittel der Myotomen verlaufend, biegt sie sich unweit von der Schwanzwurzel allmählich dorsalwärts bis sie die dorsale Kante der Muskeln erreicht, und erstreckt sich dann weiter auf dieser Ebene bis zur Spitze der Schwanzachse. Die Seitenlinie ist also auf eine bestimmte Weise mit Bezug auf die dorsalen und ventralen Körperflächen angeordnet. Es ist nun möglich, durch Anheilung einer invertierten Schwanzknospe an der Stelle der natürlichen, die Orientierung der normalen Wachstumsbahn zu ändern. Wie verhält sich dann die Anlage, wenn sie in diesen Teil des Organismus gelangt? Bleibt sie in der normalen Bahn des Schwanzstückes oder ändert sie ihren Verlauf und behält dabei die im Verhalten zum Gesamtorganismus normale Anordnung?

Bei der Ausführung dieses Versuchs wird die Schwanzknospe eines sich im Transplantationsstadium befindenden Embryo dicht hinter dem After senkrecht zur Körperachse abgeschnitten, und dann invertiert wieder angeheilt, so dass der frühere ventrale Flossensaum sich jetzt kontinuierlich mit dem dorsalen Flossensaum des Körpers verbindet. Diese Operation gelingt ohne Schwierigkeit; jedoch ist die Heilung für gewöhnlich keine so genaue, als wenn eine Schwanzknospe in normaler Lage angeheilt wird. Häufig rotiert sich die transplantierte Knospe nach der

Heilung etwas um ihre Achse. Auch bei weiterer Entwicklung entstehen meistens Falten in den Flossensäumen (Fig. 19 u. 20). An heteroplastischen Zusammensetzungen mit *Sylvatica*-Körper und *Palustris*-Schwanz ist es klar, dass die beim Schwanzwachstum stattfindende Epidermiswanderung anders ist als bei angeheilten Schwänzen mit normaler Orientierung. Im letzteren Fall verschiebt sich die Epidermisgrenze beträchtlich in kaudaler Richtung, aber mehr am dorsalen Flossensaum als am ventralen, so dass die Grenze allmählich schräg wird (Fig. 4). Beim invertierten Schwanz verschiebt sich die Epidermis auch, aber gleichmässig, so dass die Grenze zwischen der Haut der beiden Bestandteile senkrecht zur Körperachse bleibt (Textfig. 17).

Das Verhalten der Seitenlinie in solchen Fällen ist nicht immer gleich, was sich schon an den lebenden Larven drei bis sechs Tage nach der Zusammensetzung konstatieren lässt. Fünfzehn Fälle wurden im Ganzen untersucht, wovon elf homoplastische *Sylvatica*-Embryonen waren; bei den vier anderen war ein *Palustris*-Schwanz an einem *Sylvatica*-Körper angeheilt. Zwei Fälle erwiesen sich als unbrauchbar, denn die Schwanzknospe war hier so ungenau angewachsen, dass der Stummel des Schwanzes vom Hauptkomponenten anfang sich zu regenerieren. Es kommen also dreizehn Fälle in Betracht, oder, da die betreffenden Gebilde an den beiden Körperseiten vorkommen und sich nicht immer an den beiden Seiten eines Individuums gleich verhalten, im Ganzen sechs und zwanzig Fälle, wovon alle lehrreich sind

Zunächst sind diejenigen in Betracht zu ziehen, die negativ ausfielen, wo also das Auswachsen der Anlage in der Nähe der Verwachsungsgrenze gehemmt wurde. Sechszehn Fälle verhielten sich derartig, eine beträchtliche Mehrheit der ganzen Anzahl. Bei sechs verschiedenen Exemplaren fiel es so an beiden Körperseiten aus und bei vier anderen nur an einer Seite. In diesen Fällen war nach Verlauf von einigen Tagen deutlich zu sehen, dass die Sinnesorganreihe sich nicht bis zur Schwanzspitze erstreckte, sondern dass sie in einem Haufen Sinnesorgane endigte, der entweder direkt an der Verwachsungsgrenze der Myotome oder ein wenig distal davon lag (Fig. 17). Hierbei ist es von Wichtigkeit zu beachten, dass die Epidermis-Verwachsungsgrenze weit distalwärts von dieser Stelle liegt, wie leicht an den hetero-

plastisch zusammengesetzten Individuen zu sehen ist; also dass das Wachstum der Sinnesorgane schon innerhalb der normal orientierten Epidermis zu einem Stillstand gekommen ist, und

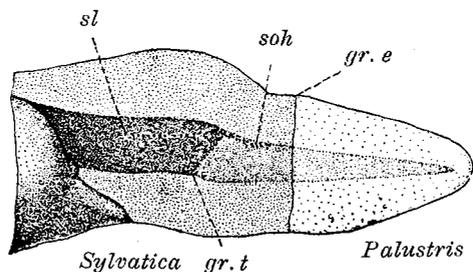


Fig. 17.

Experiment Inv. A₁₂, kaudale Hälfte der Larva. Der angeheilte Palustris-Schwanz ist dorso-ventral umgekehrt. gr. e. Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Epidermis; gr. t. Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Muskulatur. sl. Seitenlinie; soh. Unregelmässiger Haufen Sinnesorgane am Ende der Seitenlinie. $\times 9,5$.

dass demgemäss das Hindernis zum weiteren Wachstum in diesen Fällen nicht durch die Orientierungsweise der Epidermiszellen, sondern durch die darunter liegenden Gebilde, die Myotome, bedingt sein muss.

Die zehn positiven Fälle, d. h. diejenigen, wo das Wachstum nicht an der Verwachsungsnarbe der Schwanzachse verhindert wurde, zerfallen in zwei Kategorien. In die eine kommen die Fälle, wo das weitere Auswachsen der Sinnesorgane zwar erfolgte, aber nicht in der vorgebildeten normalen Wachstumsbahn, sondern in einer ganz neuen Bahn, wo bei normal orientierten Schwänzen, Sinnesorgane niemals vorkommen. Es gibt neun solche Fälle.

Experiment Inv. A₃. — Dieser Fall zeigt das erwähnte Verhalten sehr typisch auf beiden Körperseiten. Einen Tag nach der Operation, war der angeheilte Schwanz etwas um seine Achse gedreht, jedoch am folgenden Tage war diese Störung fast vollständig ausgeglichen, abgesehen von geringen Falten in den beiden Flossensäumen, die nach und nach verschwanden. Am siebten Tage wurde die Larve, die normal gewachsen war und sich auch recht gut bewegen konnte, auf das Verhalten der Seitenlinie hin untersucht. Es stellte sich dabei heraus, dass

der Verlauf der Sinnesorgane nur bis zur Narbe in den Achsenorganen des Schwanzes normal ist (Textfig. 18). An dieser

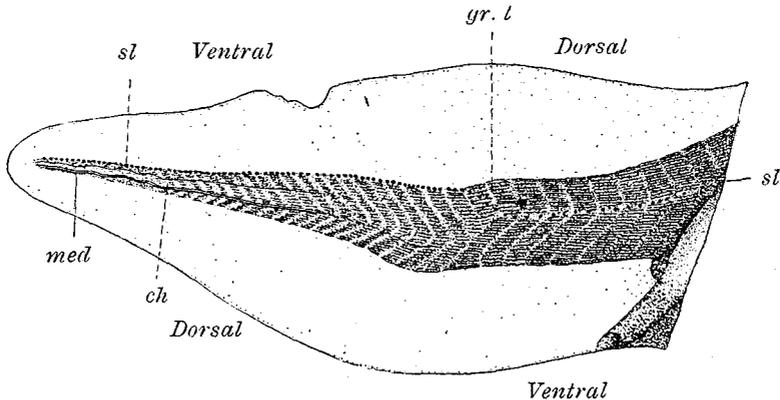


Fig. 18.

Experiment Inv. A₃. Neun Tage nach der Anheilung der invertierten Schwanzknospe. *sl.* Seitenlinie; *ch.* Chorda dorsalis; *med.* Medullarrohr; *gr. t.* Verwachsungsgrenze der Myotomen. Die Bezeichnungen „dorsal“ und „ventral“ beziehen sich auf die ursprüngliche Orientierung der Teile. $\times 12$.

Narbe (*gr. t.*), die übrigens nicht sehr ausgeprägt ist, angelangt, biegt die Seitenlinie recht scharf dorsalwärts, d. h. dorsal in Bezug auf das Tier als Ganzes, erreicht die jetzt dorsal liegende Kante der Schwanzmyotome, die aber, da die Schwanzknospe vor der Verwachsung invertiert war, die ursprüngliche ventrale Kante darstellt; von dieser Stelle an verläuft sie gerade, der Myotomkante entlang, bis zur Spitze der Schwanzachse.

In einem anderen Fall (Inv. A₁) verhielt sich die Seitenlinie ganz wie im soeben beschriebenen. Sechs andere waren ähnlich, wichen von Inv. A₃ aber darin ab, dass die Sinnesorgane sich nicht bis zur Spitze der Schwanzachse erstreckten, sondern an einer Zwischenstelle aufhörten. In einem von diesen Fällen (Inv. A₈, rechte Seite) reichen die Sinnesorgane bis drei viertel, in einem anderen (Inv. A₇) bis zwei drittel, und in den übrigen nur bis zur Hälfte des Weges zwischen der Verwachsungsgrenze der Achsenorgane und deren Spitze. Einer von den letzteren Fällen (Inv. A₂) ist von besonderem Interesse. Die Seitenlinie wird an der Myotomnarbe dorsalwärts gelenkt (Textfig. 19). Sie erreicht aber nicht die dorsale Kante der Muskelplatten, sondern sie wendet sich nachher etwas ventralwärts, um dann

später wieder dorsalwärts umzubiegen und ihren Verlauf an der dorsalen Myotomkante abzuschliessen. Im Verhältnis zum Gesamtorganismus ähnelt dieser Verlauf dem normalen.

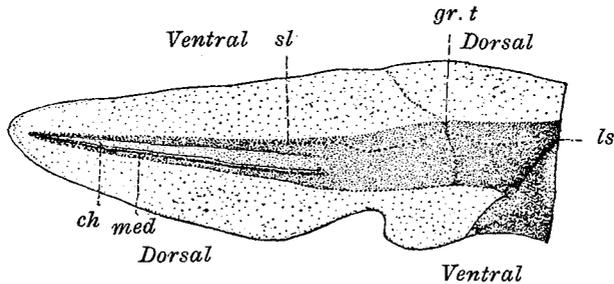


Fig. 19.

Experiment Inv. A₂, Konserviertes Exemplar. Neun Tage nach Anheilung der invertierten Schwanzknospe. Bezeichnungen wie in Fig. 18. × 9,5.

Experiment Inv. A₃. — Dieser Fall gehört in eine besondere Kategorie, da die Seitenlinie bei ihrem Auswachsen in ihrer normalen Wachstumsbahn (im Verhältnis zur unmittelbaren Umgebung) geblieben ist. Die Operation wurde wie im Experiment Inv. A₂ ausgeführt. Bei der Heilung entstanden beträchtliche Narben in den Flossen-Säumen (h. f.), die sich bei der weiteren Entwicklung nicht ausglich (Textfig. 20). Nach dem Verlauf

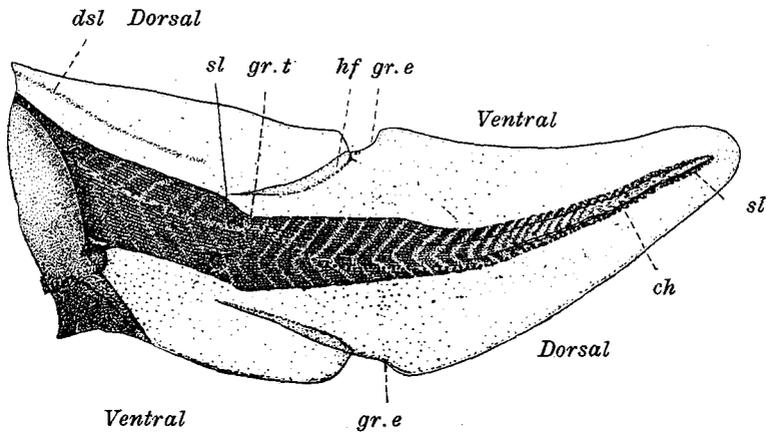


Fig. 20.

Experiment Inv. A₃. Neun Tage nach Anheilung der invertierten Schwanzknospe; dsl. = dorsaler Zweig der Seitenlinie; h. f. = Faltungen im Flossensaum; gr. e. = Grenze (nur schwach angedeutet) zwischen der Epidermis der zwei Bestandteile; sonstige Bezeichnungen wie in Fig. 18. × 12.

von fünf Tagen war der Schwanz so weit aufgeheilt, dass das Verhalten der Seitenorgane leicht zu konstatieren war. Die Seitenlinie verläuft am Schwanzstummel des Hauptkomponenten normal. Eben hinter der Narbe in den Muskelplatten (gr. t.) schweift sie ventralwärts ab, aber ehe sie die jetzt ventral gerichtete Myotomkante des invertierten Schwanzes erreicht, biegt sie wieder um, und verläuft nach der Schwanzspitze zu. Allmählich erreicht sie nun die Myotomkante, und verläuft dort bis zur Spitze der Schwanzachse.

β. Verhalten der Anlage zur invertierten Umgebung bei gekrümmter Wachstumsbahn.

Es sind eigentlich drei verschiedene Versuche, die in diesen Abschnitt hineingehören. Da sie aber meistens negativ ausfielen, so brauchen sie auch nur kurz berücksichtigt zu werden.

Bei der ersten Versuchsreihe (Inv. B) wurde eine Schwanzknospe tief in den Rücken eines Embryo implantiert, aber so, dass die ventrale Kante des angesetzten Stückes nach dem Kopfe des Embryo zu gerichtet war. Dabei entspricht die linke Seite der Schwanzknospe der rechten des Embryo, und wenn man den Winkel zwischen der Achse des Embryo und der des überzähligen Schwanzes als ausgeglichen denkt, so liegt die ventrale Kante dieses Anhängsels dorsal im Verhalten zum ganzen Tier. Nach der leicht zu erzielenden Heilung der Wunde sind diese Embryonen äußerlich kaum von denjenigen zu unterscheiden, bei denen der überzählige Schwanz richtig orientiert ist (Experiment B₁₀, p. 84); nur richtet sich der Schwanz bei der weiteren Entwicklung mehr senkrecht zur Körperachse als im letztgenannten Fall. Der Versuch wurde fünfmal gemacht, dreimal bei homoplastischen *Sylvatica*-Zusammensetzungen, und zweimal wurden *Palustris*-Schwänze auf *Sylvatica*-Körper eingepflanzt. Die Ergebnisse aller fünf Versuche waren negativ, d. h. die Seitenorgane sind nicht auf den neuen Schwanz gewachsen, obgleich sie es mit Leichtigkeit tun, wenn der implantierte Schwanz normal orientiert ist (p. 84). Es war am vierten oder fünften Tag nach der Operation klar zu sehen, dass die Seitenlinie in jedem Fall an der Basis des überzähligen Schwanzes, entweder am Flossensaum, oder an der Achse desselben, in einem kleinen Haufen Sinnesorgane endigte.

Eine zweite Art Versuch wurde wie ein schon vorhin beschriebenes Experiment (V₆, p. 86) ausgeführt, mit dem einzigen Unterschied, dass beim Einpflanzen des einen Embryo in den Rücken des anderen, die Bauchseite des ersten nach dem Schwanz des anderen zu gerichtet wurde (Textfig. 21). Trotzdem

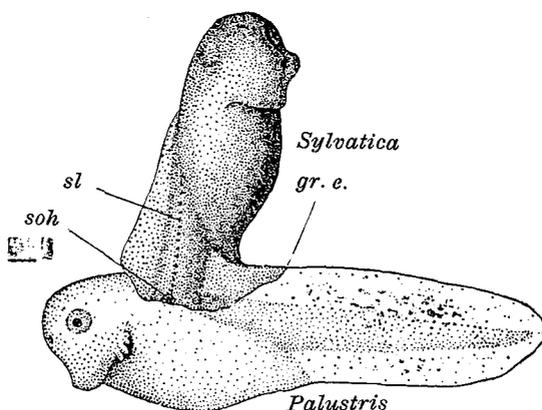


Fig. 21.

Experiment V₁₀ — Konserviertes Exemplar, drei Tage nach der Verwachsung eingelegt. sl. = Seitenlinie; soh. = Haufen Sinnesorgane, die an der Verwachsungsgrenze das Ende der Seitenlinie bilden. gr. e. = Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Epidermis. $\times 9\frac{1}{2}$.

nun, wenn der Embryo anders herum implantiert wird, die Seitenorgane leicht vom ersteren in den anderen hineinwachsen, und sich bis zur Schwanzspitze vordrängen, sind hier sämtliche von den fünf untersuchten Fällen negativ ausgefallen; die Seitenlinie des eingepflanzten Komponenten endigt an der Verwachsungsgrenze in einem kleinen Haufen (soh.). Die Verschiebung der Epidermis des ersten Embryo auf die Rückenflosse vom Hauptembryo geschieht offenbar ohne von der Orientierung beeinflusst zu sein (vergl. Textfig. 15).

Die dritte von diesen Versuchsreihen ergab positive Resultate.

Das Experiment wird folgenderweise ausgeführt: Ein keilförmiges Stück wird aus der Gegend des Afters und der Schwanzbasis eines Palustris-Embryo herausgeschnitten; ein Sylvatica-Embryo, wovon der kaudale Teil abgeschnitten ist, wird dann in den Einschnitt des ersten Embryo eingehellt, und zwar so, dass der Rückenflossensaum des zweiten Komponenten mit dem ventralen Flossensaum des ersten kontinuierlich ist. Hierdurch

kommen die Achsenorgane der beiden Schwänze in Berührung. Die normale Wachstumsbahn der Seitenorgane des zweiten (*Sylvatica*-) Komponenten endigt dann an der Schwanzbasis des anderen.

Es wurden hiervon nur zwei Fälle untersucht. Diese fielen verschieden aus, lassen sich aber direkt mit den Fällen mit einfach invertiertem Schwanze (p. 93) vergleichen.

Experiment T₆. — Die Heilung erfolgte in diesem Fall nicht ganz ohne Narbe, sodass an der rechten Seite Unregelmässigkeiten entstanden. Demgemäss wuchs die Seitenorgananlage an dieser Seite nicht weiter als die Verwachsungsgrenze der Achsenorgane. Drei Tage nach der Operation war es nämlich klar, dass die Seitenlinie an dieser Stelle in einem Haufen Sinnesorgane endigte. An der anderen Seite, der linken vom *Palustris*-Komponenten, verlaufen die pigmentierten Sinnesorgane vom *Sylvatica*-Komponenten anders (Textfig. 22). Die Seitenlinie

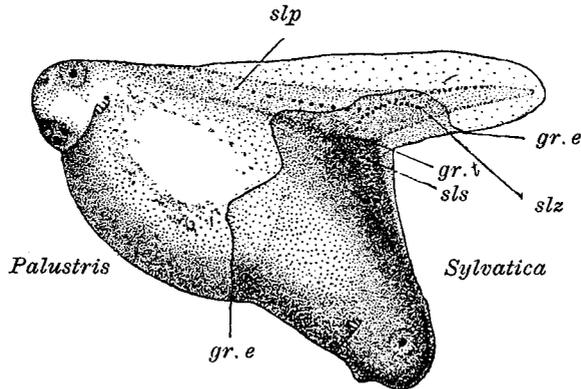


Fig. 22.

Experiment T₆, drei Tage nach der Verwachsung. slp. = Seitenlinie des *Palustris*-Komponenten; sls. = Seitenlinie des *Sylvatica*-Komponenten; slz. = atypischer Zweig der Seitenlinie; gr. e. = Epidermis-Grenze; gr. t. = Grenze zwischen den Myotomen der zwei Komponenten. $\times 9,5$.

biegt sich recht scharf kaudalwärts, nachdem sie über die Stelle gelangt, wo die Körperachsen der zwei Embryonen zusammenstossen; sie erreicht die dorsale Myotomkante des *Palustris*-Schwanzes und erstreckt sich beinahe bis zur Spitze. Die Seitenlinie nimmt also die normale Wachstumsbahn des *Palustris*-Komponenten ein, trotzdem diese in Bezug auf die Seitenlinie dorso-ventral bzw. dextro-sinistral invertiert ist. Diese Befunde

liessen sich am lebenden Tier konstatieren, wie auch die Tatsache, dass die dunkle Haut des *Sylvatica*-Embryo sich beträchtlich über den Schwanz des anderen hin verschoben hatte. Das Doppeltier, welches zu dieser Zeit beträchtlich geschwollen war, wurde dann eingelegt. Die an Sagittalschnitten vorgenommene Untersuchung, die wegen der Krümmung des Exemplars gewisse Schwierigkeiten darbot, bestätigte die am Lebenden gemachten Beobachtungen, jedoch mit wichtigen Ergänzungen, die die Sachlage etwas ändern. Es ist nämlich an den Schnitten zu konstatieren, dass die Seitenlinie des *Sylvatica*-Komponenten mit der vom *Palustris*-Komponenten (Fig. 22 slp.) zusammentrifft, und dass die zwei Seitennerven sich verbinden. Das Präparat zeigt leider nicht deutlich, ob hinter der Stelle, wo die beiden Seitenlinien zusammenkommen, rein *Palustris*-Sinnesknospen vorhanden sind oder nicht. Hinter dieser Stelle findet aber jedenfalls eine Gabelung der Seitenlinie statt. Eine kurze Reihe Sinnesorgane wendet sich nämlich ventralwärts von der Hauptreihe. Die Sinnesorgane von beiden Reihen weisen eine starke Pigmentierung auf, sodass es ausser Zweifel ist, dass beide wenigstens zum Teil von *Sylvatica*-Herkunft sind.

Experiment T₇. — In diesem Falle erfolgte die Zusammenheilung sehr genau. Bei der weiteren Entwicklung verhielt sich das Tier mehr normal als der vorige Fall. Der Körper schwoll nicht so stark an und der Schwanz erreichte die normale Grösse

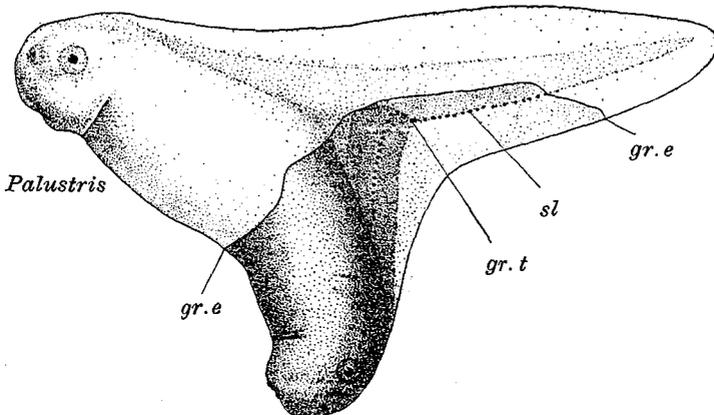


Fig. 23.

Experiment T₇, vier Tage nach der Zusammensetzung. Bezeichnungen wie in Fig. 22. $\times 9,5$.

(Textfig. 23). An der rechten Seite des Tieres (Palustris-Komponenten) ist die Seitenlinie des *Sylvatica*-Embryo jedoch nicht über die Verwachsungsgrenze gekommen. Das Verhalten der Seitenlinie der anderen Seite wird in der Figur gezeigt. An der Verwachsungsgrenze der Schwanzachsen, biegt sie sehr scharf kaudalwärts um, erreicht die ventrale Myotomkante (Vergl. Experiment Inv. A₃ p. 95) und verläuft dort bis über die Grenze zwischen Palustris- und *Sylvatica*-Epidermis, jedoch ohne die Schwanzspitze zu erreichen. Die Untersuchung von Sagittalschnitten bestätigte diese Befunde, und zeigte noch dazu, dass die Seitenlinie des Palustris-Komponenten normal entwickelt war. Auf der einen Seite des Schwanzes bestanden somit zwei parallel mit einander verlaufende Seitenlinien.

γ. Besprechung der Resultate.

Bei der Betrachtung dieser Versuche ist die grosse Anzahl der negativen Fälle auffallend, und umsomehr wenn man berücksichtigt, dass bei den entsprechenden Versuchen, wo die Bestandteile der zusammengesetzten Tiere gleich orientiert sind, die Anlage der Seitenlinie in einer grossen Mehrheit der Fälle über die Verwachsungsgrenze und von dort ab normal weiter wächst. Aber der Umstand, dass auch beim Invertieren des einen Teilstückes das Auswachsen der Seitenlinie in einer guten Anzahl Fälle doch geschieht, schliesst die Möglichkeit aus, dass die Verhinderung des Wachstums in den negativen Fällen als ein Ausdruck eines polaren Zurückstossens seitens der Zellen der Umgebung aufzufassen wäre. Das Aufhalten der Anlage bei ihrem Auswachsen ist im Gegenteil, durch rein mechanische Hindernisse, wie Narbenbildungen, zu erklären. Narben und sonstige Unregelmässigkeiten entstehen sehr oft an der Verwachsungsgrenze zusammengesetzter Embryonen. Sie kommen jedoch viel häufiger vor, und sind in den einzelnen Fällen tiefer greifend bei Zusammensetzungen, wo die Teile nicht gleich orientiert sind, als in anderen Fällen. Die Unregelmässigkeiten können auf die Verschiebungen zurückgeführt werden, die die verschiedenen Gebilde bei der Entwicklung erfahren. Das beste Beispiel von solchen Verschiebungen findet sich, wie schon mehrmals erwähnt, in der Epidermis. Die Verschiebung ist grösser dorsal als ventral. Es ist nun nicht schwer zu verstehen, wie dies bei Embryonen mit invertierter Schwanzknospe

Faltenbildungen in der Schwanzflosse (Textfig. 20), hervorrufen kann. In der axialen Muskulatur sind ganz bestimmte Unterschiede zwischen dorsaler und ventraler Hälfte vorhanden, indem der ventrale Arm des <-förmigen Myotoms beträchtlich länger ist als der dorsale (Textfig. 18 und 20). Wenn, demgemäss, die dorsale Kante des transplantierten Schwanzes mit der ventralen des Schwanzstummels des Haupttieres zusammengepasst wird, so werden die Teile der Muskelsegmente sich nie ganz genau aneinander fügen. Es müssen dabei Unregelmässigkeiten entstehen. Wie bekannt, schmiegt sich die Epidermis an die Myotome so dicht an, dass sich in den frühen Entwicklungsstadien sogar bestimmte, den Kanten und Septen der Myotome entsprechende Verdickungen in der Epidermis finden (Textfig. 9, 13 und 15)¹⁾. Diese bilden sozusagen einen Abguss der darunter liegenden Gebilde; Bei den invertiert zusammengesetzten Exemplaren müssen die an der Verwachsungsgrenze auftretenden Unregelmässigkeiten in den Myotomen ebensolche in der darüber liegenden Epidermis hervorrufen. Auf diese Weise wird die Beschaffenheit der Wachstumsbahn der Seitenlinie geändert. Hieraus erklärt sich, weshalb die Anlage der Seitenlinie gerade in der Nähe der Verwachsungsnarbe der tiefer liegenden Gebilde (Myotome) in ihrem Wachstum stehen bleibt. Dass sie hier stehen bleibt, ist umsomehr von Interesse, als die Epidermis, der eigentliche Mutterboden der Seitenlinie, an dieser Stelle normal orientiert ist, denn wegen der Verschiebung dieser Hautschicht, fängt der invertierte Teil erst weiter distalwärts an.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Fälle, bei denen die Seitenlinie in ihrem Auswachsen nicht verhindert war. In der grossen Mehrheit von diesen Fällen — es gibt ja nur eine Ausnahme — ergibt es sich, dass die Seitenlinie sich dorsal hält, d. h. dass sie an derjenigen Myotomkante verläuft, die in Bezug auf das ganze Tier dorsal liegt, trotzdem dass diese ursprünglich die ventrale Kante war. Die Wachstumsbahn, die in diesen Fällen eingeschlagen wird, ist also im Verhältnis zum ganzen Embryo fast normal, aber im Verhältnis zur unmittelbaren Um-

¹⁾ Miss Platt (94 und 96) hat diese leistenartigen Verdickungen bei *Necturus* beschrieben. Sie macht darauf aufmerksam, dass die Längsleisten dieselbe Lage einnehmen, wie später die Seitenlinien, dass aber letztere nicht aus den Leisten hervorgehen, sondern vom Kopfe auswachsen.

gebung d. h. zum Schwanze, ist sie eine ganz neue, indem sie an einer Stelle liegt, wo sich bei normalen Froschlarven¹⁾ niemals Sinnesorgane finden. Diese Verhältnisse liessen sich dadurch erklären, dass hier eine Heteromorphose²⁾ vorläge, die durch die selbst-regulatorische Tätigkeit des Organismus hervorgerufen würde, oder in anderen Worten durch das „Bestreben“ des Organismus, sich normal auszubilden. Der Einfluss des Gesamtorganismus auf die Entwicklung der Seitenlinie wäre also dem des Schwanzes überlegen, trotzdem letzterer die unmittelbare Umgebung der Wachstumsbahn bildet. Wenn man jedoch die tatsächlichen Befunde genauer prüft, so ergibt sich eine weniger mysteriöse Erklärung. Es ist dabei zunächst ins Auge zu fassen, dass der Verlauf der Seitenlinie in diesen Fällen dem normalen nicht ganz genau entspricht, indem sie, mit Ausnahme von einem Fall, an der Muskelnarbe recht scharf direkt zur Myotomkante abweicht, während beim normalen Embryo dies allmählich und erst weiter distalwärts geschieht. Die Ursache der Ablenkung liegt demgemäss offenbar in der Beschaffenheit der Verwachsungsnarbe. Es muss hier ein Hindernis geben, oder eine Art Weiche die die wachsende Anlage dorsalwärts rangiert. Wenn die Anlage nun die Myotomkante erreicht, wächst sie einfach weiter, trotzdem es die ventrale Kante des Schwanzstückes ist. Dies ist aber nicht zu verwundern, denn in Bezug auf die Topographie der Umgebung unterscheidet sich diese Kante nicht von der dorsalen, wie Querschnitte vom Schwanze zeigen (Textfig. 24). Es lässt sich aus den günstigsten Fällen schliessen, dass das Auswachsen der Anlage der fremden Myotomkante entlang ebenso leicht geschieht, wie in der normalen Bahn, denn die Seitenlinie kann auch an invertierten Schwänzen die Spitze der Schwanzachse erreichen (Experiment Inv. A₃). Die Tatsache, dass in manchen Fällen das Auswachsen an irgend einer Zwischenstelle aufhört, erklärt sich dadurch, dass sich Unregelmässigkeiten in der Epidermis

¹⁾ Es mag nicht ohne Interesse sein, zu merken, dass bei einigen Fischen, z. B. bei *Batrachus* (Clapp 98) eine Reihe Seitenorgane sich an der ventralen Myotomkante des Schwanzes vorfindet.

²⁾ Das Wort Heteromorphose wird im allgemeinen nur bezüglich atypischer Bildungen gebraucht, die durch Regenerationsvorgänge erzeugt werden. Es scheint mir aber kein Missbrauch des Wortes zu sein, es in Fällen zu benutzen, wo es sich um rein ontogenetische Vorgänge handelt.

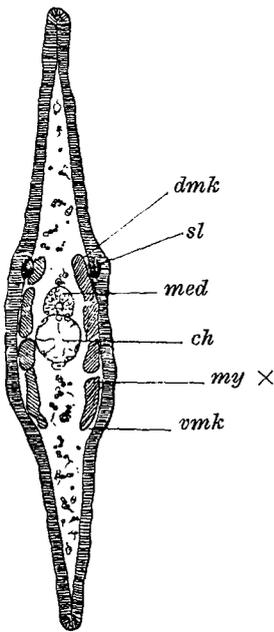


Fig. 24.

Querschnitt durch den Schwanz eines Embryo von *Rana virescens*, etwas über 5 mm lang (Vergl. Textfig. 5). *sl.* = Seitenlinie; *dmk.* = dorsale Myotomkante; *vmk.* = ventrale Myotomkante; *my.* = Myotom; *med.* = Medullarrohr; *ch.* = Chorda dorsalis. $\times 75$.

hier vorfinden, oder dadurch, dass die Wachstumsenergie der Anlage durch die Überwindung der an der Muskelnarbe gelegenen Hindernisse geschwächt wird.

Der einzige Fall, der noch zu besprechen ist, ist derjenige (Experiment Inv. A₃), wo die Seitenlinie einen ganz anderen Verlauf hat, indem sie sich an der Muskelnarbe ventralwärts wendet, dabei die normale Wachstumsbahn vom angeheilten Schwanz erreicht und derselben in ganz normaler Weise bis zur Spitze der Schwanzachse folgt. Hier ist also das Verhalten das umgekehrte von dem in den anderen Fällen, da die Seitenlinie einen in Bezug auf den Gesamtorganismus atypischen Verlauf aufweist, während in Bezug auf die unmittelbare Umgebung das Verhalten normal ist. Dieser Fall unterstützt somit die obigen Ausführungen, dass die Entwicklungsbahn der Seitenlinie nicht durch Einflüsse seitens des Gesamtorganismus bestimmt wird, und dass die Hindernisse, die sich an der Muskelnarbe

bilden, es bestimmen, ob die wachsende Anlage dorsalwärts oder ventralwärts abgelenkt wird, oder ob sie dort stehen bleibt.

b. Cranio-kaudale Umkehrung der Teilstücke.

α) Wachsen der Anlage durch ein umgekehrtes Mittelstück.

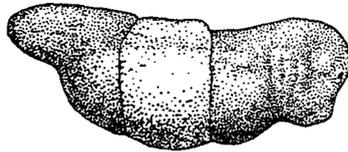
Um ein Individuum mit umgekehrtem Mittelstück zu erhalten, ist es selbstverständlich notwendig, es aus drei Teilstücken zusammensetzen. Es gibt verschiedene Wege, um dies auszuführen, wovon aber der folgende der brauchbarste zu sein scheint. Ein Embryo wird in drei Stücke querschnitten. Der

eine Schnitt wird hinter der Vornierenwulst, der andere vor dem After gemacht. Das Mittelstück, das meistens durch die zwei Einschnitte sehr verletzt wird, wird nicht gebraucht. Von einem anderen Embryo schneidet man nun, am besten mit einer scharfen Scheere, den hinteren Teil des Körpers und dann den Kopf ab, um dadurch ein unversehrtes Mittelstück zu erhalten. Darauf werden die beiden Endstücke des ersten Embryo mit dem Mittelstück des zweiten auf übliche Weise zusammengesetzt, sodass ein Embryo von normaler äusserer Form entsteht, dessen Mittelstück jedoch umgekehrt ist (Textfig. 25), indem das ursprüngliche Kopfende jetzt nach dem Schwanz zu gerichtet ist. Trotz dieses tiefgreifenden Verfahrens gelingen solche Zusammensetzungen recht leicht. Die dadurch entstandenen Tiere sind zum Teil einer weiteren, gewissermassen normalen Entwicklung fähig, obgleich sie meistens nach einigen Tagen wassersüchtig werden und dabei zugrunde gehen.

Die Geschichte solcher Geschöpfe ist noch in manch anderer Hinsicht von Interesse und es ist meine Absicht, in einer späteren Arbeit darüber ausführlich zu berichten. Es sei jetzt nur folgendes angegeben: Die Lebensfähigkeit der Embryonen mit umgekehrtem Mittelstück ist eine sehr verschiedene, je nachdem diese oder jene Spezies zur Zusammensetzung gebraucht wird. Diejenigen, die vollständig aus Palustris-Gewebe bestehen, sowohl als solche, wo Kopf und Schwanz von Palustris-Art sind, während das Mittelstück von *Sylvatica* her stammt, können sich fast normal entwickeln und sogar wochenlang am Leben bleiben. Zunächst sind diese Larven ganz hilflos. Die einzelnen Bestandteile reagieren unabhängig voneinander auf mechanische Reize. Von Tag zu Tag aber werden ihre Bewegungen zweckentsprechender, bis nach Verlauf von einigen Tagen die Coordination der Bewegungen in den drei Stücken gut wird und die Larven kräftig schwimmen können. Das Nerven- bzw. Muskel-System passt sich also allmählich den neuen Verhältnissen an. Im Darmtraktus bleiben aber gewisse Störungen, indem die Schlingen sich nicht in normaler Weise ausbilden. Die Larven nehmen Nahrung zu sich und in einigen Fällen finden Entleerungen per anum statt. Die Faeces sind jedoch nicht normal und es ist klar, dass der Darminhalt sich im Darm, wahrscheinlich am Anfang der umgekehrten Schlinge,

anhäuft.¹⁾ Die zusammengesetzten Exemplare, die ganz aus *Sylvatica*-Gewebe bestehen, oder die, die ein *Sylvatica*-Kopf- und Schwanzstück haben, entwickeln sich im Gegensatz zu den anderen nur bis zu einem gewissen Grad. Trotz vieler Versuche ist es mir wenigstens nie gelungen, derartige Tiere bis zum Dotterverbrauch aufzuziehen. Die Zusammenheilung erfolgt leicht und während der ersten Tage kann die Entwicklung normal vor sich gehen. Jedoch entwickeln sich die äusseren Kiemen oft garnicht und die Herztätigkeit bleibt sehr schwach. In einigen Fällen wuchsen die äusseren Kiemen zwar normal und der Blutkreislauf kam in Gang, aber nachträglich wurde die Zirkulation schwach und die Kiemen atrophierten, wobei der Körper des Embryo stark anschwell. Es sind nun gerade diese mit dem schwarz pigmentierten Kopf versehenen Zusammensetzungen, die für das bequeme Studium der Entwicklung der Seitenlinie nötig sind. Es stellt sich aber auf befriedigende Weise heraus, dass solche Embryonen vollständig lange genug leben, um die Ausbildung der Seitenlinie sich vollenden zu lassen, wie aus der Beschreibung der einzelnen Fälle zu entnehmen ist.

Experiment I₁₂. — Die Kopf- und Schwanzstücke eines *Sylvatica*-Embryo wurden mit dem umgekehrten Mittelstück eines *Palustris*-Embryo in der oben beschriebenen Weise zusammen-



Sylvatica Palustris Sylvatica

Fig. 25.

Experiment I₁₂. Sechseindeinhalb Stunden nach der Zusammensetzung. $\times 9,5$.

gesetzt. Etwa sechs Stunden nach der Operation erwiesen sich die beiden Wunden als vollständig geheilt. Das Profil des Embryo zu dieser Zeit wird in der Textfigur 25 gezeigt. Zwei Tage später hatte der Embryo sich schon beträchtlich ausgebildet (Textfig. 26). Die kaudalwärts gerichtete Verschiebung der

¹⁾ Vergleiche die Versuche von Mall an Hunden (Johns Hopkins Hospital Reports, Vol. I).

Epidermis zeigte sich wie bei normal orientierten, zusammengesetzten Tieren. Die Seitenlinie (sl) war auf beiden Seiten

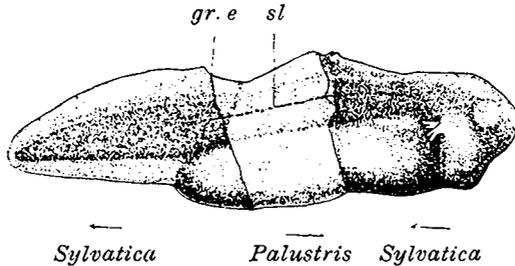


Fig. 26.

Experiment I₁₂. Zweiundfünfzig Stunden nach der Zusammensetzung. sl. = Seitenlinie; gr. e = Grenze zwischen Epidermis des Mittel- und Hinterstückes. $\times 9,5$.

sehr deutlich. Es erstreckte sich nämlich eine dunkle Schnur pigmentierter Zellen von dem Kopfkomponenten über das helle Palustris-Mittelstück hinaus, genau wo bei normalen Tieren die Seitenlinie hingehört. Die Larve wurde noch vier Tage am Leben erhalten, währenddessen aber die Kiemenzirkulation sich nicht entwickelte und der Bauch beträchtlich anschwell. Sie wurde dann konserviert. Schnitte zeigten normal ausgebildete Seitenorgane von Sylvatica-Art, die sich vom Kopfstück über den umgekehrten Mittelstreifen bis in das Schwanzstück hinein erstreckten. Die Organanlage ist also durch das umgekehrte Stück in ihre normale Entwicklungsbahn hineingewachsen.

Experiment I₁₈. Indiesem gleichartig zusammengesetzten Exemplar liessen sich die einzelnen Stufen der Durchwanderung der Anlage der Seitenorgane durch das umgekehrte Stück verfolgen. Zwei Tage nach der Operation erstreckte sich der dunkel pigmentierte Strich nur ein Drittel vom Wege über das helle Mittelstück, während er am nächsten Tag das ganze Feld durchlief. Dies geschah aber nur auf der einen Seite; auf der anderen ist die dunkle Seitenorgananlage nie im hellen Feld erschienen. Nach fünf Tagen wurde das Tier eingelegt. Die Frontalschnittserie von diesem Exemplar zeigt die Beziehungen der Seitenlinie sehr deutlich. Die Reihe Sinnesorgane lässt sich leicht, beinahe bis zur Schwanzspitze, verfolgen, jedoch kommen Unregelmässigkeiten vor. Es finden sich im proximalen Teil des Mittelstückes einige atypische Organe, die am Lateralisstamm ganz von der

Epidermis getrennt liegen. Weiter distalwärts im Mittelstück sind die Sinnesorgane normal in der Epidermis gelagert. Offenbar hatte die Anlage beim Auswachsen eine Zeit lang ihren Mutterboden verlassen, um dann später wieder in ihre richtige Lage zu gelangen. Eine weitere Eigentümlichkeit besteht darin, dass zahlreiche Ganglienzellen am Anfang des Seitennerven, d. h. vom Vagusganglion bis zum kaudalen Ende des dritten Myotoms gelagert sind. Die Schnittpräparate sind ferner darin lehrreich, dass sie zeigen, weshalb die Seitenlinie auf der anderen (linken) Seite des Tieres nicht weiter als bis zum Kopfstück gewachsen war. Es hat sich nämlich an der Grenze zwischen Kopf- und Mittelstück eine Hautfalte gebildet, die wohl ein rein mechanisches Hindernis darstellt. Hier findet sich eine Anzahl atypisch entwickelter Sinnesorgane, die, nachdem das weitere Wachstum verhindert war, sich aus den dort angehäuften Zellen der Anlage entwickelt haben (Fig. 25).

Fünf Fälle dieser Art, wo *Sylvatica*-Kopf und -Schwanz mit *Palustris*-Mittelstück zusammengesetzt waren, wurden untersucht; wenn man die beiden Körperseiten berücksichtigt, sind es somit zehn Fälle. Von diesen zeigten fünf, dass die Anlage der Seitenorgane über das umgekehrte Mittelstück hinaus wuchs. Bei den negativ ausfallenden Fällen fand sich, wenigstens zum Teil, eine offenbare Ursache des Verhaltens. So war bei dem eben beschriebenen Exemplar das Hindernis rein mechanisch. In einem anderen Fall¹⁾ war das Tier sehr krankhaft und zeigte tiefgreifende Degenerationserscheinungen in allen Geweben; hier hatte die Anlage der Sinnesorgane auf beiden Seiten eine fast vollständige Histolyse erlitten.

β) Auswachsen der Anlage aus einem im Schwanz implantierten Hinterkopf.

Von einem Embryo (*R. sylvatica*) wird der dorsale Teil des Vagusgebiets, von einem anderen Embryo derselben Art ein Stück aus der Schwanzwurzel herausgeschnitten. Ersteres Stück, welches Ohrblase, Vagusganglion, Anlage der Seitenorgane, sowie ein kleines Stück des Markes und Teile von einigen Myotomen enthält, wird dann in die Lücke des Schwanzes eingeheilt, was ohne Schwierigkeit gelingt. Am nächsten Tag (Textfig. 27)

¹⁾ I. 6.

wird die Seitenorgananlage des Hauptkomponenten auf einer Seite des Embryo zerstört, um ihr Auswachsen und einen etwaigen Zusammenstoß mit der Anlage des implantierten Stückes zu verhindern. Dieser Versuch wurde fünfmal gemacht.

Experiment X₁. — Dieses Versuchstier wurde drei Tage nach der Transplantation eingelegt und darauf an Frontalschnitten untersucht. Es erwies sich, dass sich eine beträchtliche Narbe an der rechten Seite, wo das Occipitalstück implantiert war, gebildet hatte, und dass die Anlage der Seitenorgane nicht darüber hinaus gewachsen war. Auf der anderen Seite, wo die Anlage der Seitenlinie des Haupttiers nicht zerstört wurde, sind die Anlagen von beiden Komponenten ausgewachsen und stossen an der Grenze zusammen. Das Verhältnis der Nervenfasern zu der Sinnesanlage ist normal auf beiden Seiten

Experiment X₂. — Dieses Exemplar wurde schon zwei Tage nach der Operation eingelegt. Frontalschnitte zeigen, dass die Anlage der Seitenlinie des implantierten Stückes sehr schwach entwickelt ist und sich nicht bis zur Verwachsungsgrenze erstreckt. Das transplantierte Stück war in diesem Fall sehr klein, schloss auf der rechten Seite die Ohrblase nicht ein.

Experiment X₃. — Die Befunde bei diesem Embryo, der gleichfalls nach Verlauf von zwei Tagen konserviert wurde, gleichen denen des ersten Falles. Die Seitenlinie der einen Seite ist stark entwickelt, ist jedoch durch eine Narbe an der Grenze im Chordage-webe am weiteren Wachstum verhindert oder wenigstens angehalten. Es hat den Anschein, als wenn die Zellen der Seitenanlage sich hier stark anhäufen, und es ist als Möglichkeit zu betrachten, dass, wenn das Tier länger am Leben gehalten worden wäre, die Anlage das Hindernis doch überwunden hätte. Auf der anderen Seite, wo die Seitenanlage des Hauptkomponenten nicht herausgeschnitten wurde, erstreckt sich dieselbe nicht bis zur Verwachsungsgrenze. Die Anlage des implantierten Stückes ist nicht über die Grenze gewachsen, sondern ist an ihrem weiteren Vordringen durch Ungenauigkeiten der Heilung verhindert worden.

Experiment X₄. — Dieser Versuch lieferte ein positives Ergebnis. Das Aussehen des Embryo nach Zerstörung des Vagus-ganglions und der Anlage der Seitenlinie vom Hauptkomponenten wird in der Textfigur 27 wiedergegeben. Die Larve wurde noch

acht Tage nach der Operation am Leben gehalten. Sie entwickelte sich normal, nur in der Rückenflosse, wo das Stück eingepflanzt

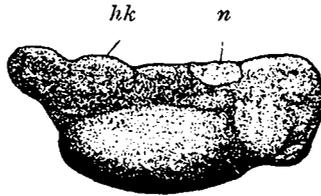


Fig. 27.

Experiment Xs. Unmittelbar nach der Zerstörung der Seitenlinie, einundzwanzig Stunden nach der Einpflanzung des Hinterkopfstückes (h.k.), n. = Narbe die bei der Entfernung der Anlage der Seitenlinie entstanden ist. $\times 9,5$.

ist, ist ein Defekt vorhanden (Textfig. 28). Da die Kontinuität des Rückenmarks durch die Operation unterbrochen war, so sind die Schwanzbewegungen schwach und wenig zweckmässig.

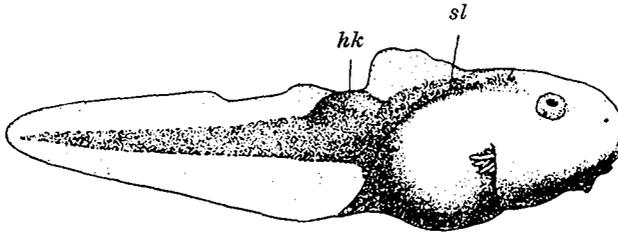


Fig. 28.

Experiment Xs. Sieben Tage später. h. k. = eingepflanzter Hinterkopf; sl. = Seitenlinie. $\times 9,5$.

Das Studium der Schnittpräparate zeigt folgendes: Das eingehheilte Stück besteht aus einem Teil des Medullarrohrs, den Ohrblasen beider Seiten, beiden Vagusganglien und dem dorsalen Teil von vier Myotomen. Die Medulla dieses Stückes ist an beiden Enden mit dem Rückenmark des Haupt-Komponenten vereinigt.

Das Vagusganglion des kleinen Stückes ist auf der rechten Seite (im Verhältnis zur Hauptlarve) normal entwickelt. Gerade auf dieser Seite wurde die Anlage der Seitenorgane der Hauptlarve zerstört. Der n. lateralis (des implantierten Stückes) erstreckt sich wie ein normaler bis in das Gewebe des Hauptbestandteiles hinein und lässt sich dann bis zur Kopfnarbe verfolgen. An diesem Nervenstamm entlang findet sich eine Reihe von normal

differenzierten Sinnesorganen. Diese Reihe endigt in einem etwas unregelmässigen Haufen in der Nähe der Kopfnarbe (Textfig. 28). Sie nimmt die gewöhnliche Stellung der Seitenlinie ein. Aus diesem Verhalten ist es klar, dass die Anlage der Seitenlinie des kleinen implantierten Stückes einfach in der gewöhnlichen Bahn des Hauptkomponenten, aber in umgekehrter Richtung, d. h. nach dem Kopf zu gewachsen ist. Der Abstand des kleinen Stückes von dem vorderen Ende der Seitenorganreihe beträgt die Länge von ca. sieben Metameren.

γ. Auswachsen der Anlage von einem Embryo auf die Schwanzwurzel eines anderen und von dort aus nach dem Kopf des letzteren zu.

Von einer Anzahl Embryonen im frühen Transplantationsstadium (Textfig. 1) wurden die Anlage der Seitenorgane und der dorsale Teil des Vagusganglions durch einen keilförmigen Ausschnitt im Hinterhaupt entfernt. Ein Stück des Markes wird auch dabei herausgeschnitten und der Zusammenhang zwischen Gehirn und Rückenmark unterbrochen. Dieses verhindert aber nicht die weitere Entwicklung des Embryo. Die Methode erweist sich als eine bessere wie die im vorigen Abschnitt beschriebene, um Seitenorgananlage und Ganglion zu entfernen. Nach Heilung der Kopfwunde wird der Schwanz des Embryo an der Basis abgeschnitten, und von einem normalen Embryo wird der Schwanz entfernt. Der normale wird als Hauptkomponent bezeichnet, während der erstere, von dem das Vagusgebiet entfernt wurde, Nebenkompnent zu nennen ist. Die beiden Embryonen werden dann Ende gegen Ende zusammengeheilt (Textfig. 29).

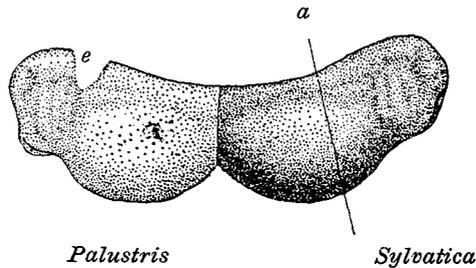


Fig. 29.

Schematische Darstellung der Ausführung von Experiment K und KQ.
 e = Einschnitt zur Entfernung der Anlage der Seitenlinie des Palustris-Komponenten. Die Linie (a) zeigt wo der Kopf bei der Ausführung vom Experiment KQ abgeschnitten wird.

Hierdurch werden die normalen Wachstumsbahnen von beiden Bestandteilen aneinander gebracht, sodass im Verlauf ihrer Entwicklung die Seitenlinie des Hauptkomponenten an das distale Ende der Bahn des anderen Komponenten geleitet wird.

Wegen der späten Laichzeit von *R. palustris* im verflossenen Jahr wurden für die ersten dieser Versuche lediglich *Sylvatica*-Embryonen benutzt, obgleich die Untersuchung solcher Zusammensetzungen wegen Mangel an Farbenunterschieden etwas umständlicher ist. Drei solche Fälle liegen vor.

Experiment K₁₀. — In diesem Fall wurde der Embryo drei Tage nach der Operation eingelegt. Da die Differenzierung noch nicht weit genug vorgeschritten war, um die Seitenorgane von der Oberfläche zu zeigen, so wurde die Untersuchung an Frontalschnitten vorgenommen. Es ergab sich, dass sich die beiden Körperseiten ungleich verhielten. Auf der linken Seite des Nebenkomponten ist der laterale Teil vom Vagusganglion vollständig entfernt und es finden sich keine Spuren weder vom Seitennerv noch von Sinnesorganen in der Nähe vom Kopf dieses Komponenten. An der rechten Seite des Hauptkomponenten, die der linken des anderen entspricht, erstreckt sich die Reihe Seitenorgane normalerweise bis zur Verwachsungsgrenze und von dort an verläuft sie in der normalen Bahn des anderen Embryo, bis sie neben dem achten Myotom (von der Verwachsungsgrenze gerechnet) endigt. Die einzelnen Sinnesknospen sind normal differenziert. Im Bereiche des ebengenannten Segments findet sich das noch undifferenzierte wachsende Ende der Anlage. Es ist wohl anzunehmen, dass, wenn der Embryo länger gelebt hätte, die Anlage noch bis zur Kopfnarbe gewachsen wäre. Es sind sechs Myotome zwischen dem Ende der Anlage und dem Kopf vorhanden. Der Endteil der Anlage sieht im übrigen etwas dick und angehäuft aus, als wenn er gegen einen grösseren Widerstand als im normalen Fall kämpfte. Auf der anderen Körperseite, d. h. der linken vom Haupt-, der rechten vom Nebenkomponten, ist der dorsale Teil des Vagusganglions und die Anlage der Sinnesorgane offenbar nicht vollständig durch den Kopfschnitt entfernt worden. Einige Ganglienzellen sind noch in dem betreffenden Teil des Vagus vorhanden und diese entsenden Nervenfasern, die den Seitennerv des Nebenkomponten bilden. Der Seitennerv vom Hauptembryo verläuft normal, und

erstreckt sich bis in den anderen Embryo hinein, wo er sich wie auf der anderen Körperseite kopfwärts fortsetzt. Er ist hier mit den entsprechenden Nerven des anderen Komponenten kontinuierlich, obgleich die Verbindung recht schwach ist.

Die Seitenlinie erstreckt sich von Kopf zu Kopf. In der Gegend des fünften Segments des Nebenkompenten findet sich eine Anhäufung von Zellen und atypisch differenzierten Sinnesorganen, die die Stelle bezeichnet, wo die Anlagen der beiden Komponenten zusammengestossen sind. Wie zu erwarten war, ist die Anlage des Hauptkomponenten beträchtlich weiter ausgewachsen, als die des anderen, die nur ein Bruchteil der ursprünglichen ganzen Anlage ist.

Experiment Ks. — Am sechsten Tage nach der Operation war der Verlauf der Seitenlinie in diesem Fall am lebenden Embryo zu beobachten. Auf der rechten Seite liess sie sich kontinuierlich vom Hauptkomponenten bis zur Kopfnarbe des anderen hin verfolgen. Auf der anderen Seite scheint die Sinnesorganreihe an der Verwachsungsgrenze mit einer kleinen Gruppe von Organen aufzuhören. Die an Frontalschnitten vorgenommene Kontrolle bestätigte und ergänzte diese Beobachtungen. Erstens war es leicht zu konstatieren, dass der dorsale Teil vom Vagusganglion durch den Kopfschnitt vollständig entfernt war und dass keine Spuren eines vom Nebenkompenten herstammenden Seitennerven vorhanden waren. Der rechte Seitennerv lässt sich ohne Schwierigkeit vom Kopf des Hauptkomponenten fast bis zur Hinterkopfnarbe des anderen verfolgen. Der Nerv wird nach und nach sehr dünn und es fällt auf, dass die einzelnen Sinnesknospen nicht so nahe bei einander liegen, wie im normalen Fall. Die vorhandenen sind aber vollkommen normalen Aussehens. Es ist auch noch zu sehen, dass die Sinnesorgane in der Nähe der Verwachsungsgrenze beträchtlich dichter aneinander gedrängt sind als sonst. Die Schnittserie zeigt, dass sich auf der linken Seite ein grosser Haufen Sinnesorgane an der Verwachsungsgrenze vorfindet, und dass der grösste Teil des Seitennerven hier endigt. Es lässt sich nämlich ein dicker Ast hier in die Epidermis hinein verfolgen. Es ist aber auch klar, dass ein sehr zarter Ast dieses Nerven sich weiter in den Nebenkompenten erstreckt, und es lassen sich hier auch einige normal entwickelte Sinnesknospen nachweisen. Diese müssen bei der Untersuchung

des lebenden Tieres übersehen worden sein. Dieser Versuch lässt sich so deuten, dass die auswachsende Anlage der Seitenlinie auf beiden Seiten an der Grenze gegen ein Hindernis stiess, das auf der rechten Seite zum grössten Teil überwunden wurde, das aber auf der linken das weitere Wachstum der Anlage fast vollständig gehemmt hatte.

Experiment K7. — Dieser Fall wurde ausschliesslich am lebenden Tier untersucht. Fünf Tage nach der Zusammensetzung war der Verlauf der Seitenorgane leicht zu verfolgen. Auf beiden Körperseiten erstreckt sich eine einfache Reihe Sinnesorgane der normalen Bahn am Hauptkomponenten entlang und setzt sich ohne Unterbrechung oder sonstige Unregelmässigkeiten in die normale Bahn des zweiten Embryo bis zu dessen Kopfnarbe fort. Angesichts der regelmässigen Anordnung der Sinnesorgane ist es fast ausgeschlossen, dass irgend welche davon aus der etwa nicht ganz zerstörten Anlage des Nebenkomponenten herkommen. Wenn solche vorhanden wären, so hätten sie ohne Zweifel Störungen im Verlauf der vom Hauptkomponenten auswachsenden Organe hervorgerufen.

In einer zweiten Reihe Versuche dieser Art wurden normale *Sylvatica*-Embryonen mit Vagus- und Sinnesorgananlagen ermangelnden *Palustris*-Embryonen zusammengeheilt. Dies hat offenbar den Vorteil, dass schon am lebenden Tier der Verlauf der Seitenorgane zu beobachten ist, ohne dass etwaige Verwechslungen mit aus dem Nebenkomponenten herkommenden Organen vorkommen können.

Fünf Versuche¹⁾ wurden zunächst gemacht, worin die Schwänze der Embryonen einfach quer hinter dem After abgeschnitten wurden. Diese verliefen merkwürdigerweise alle negativ, d. h. die Anlage der Seitenorgane ist nicht über die Verwachsungsgrenze gewandert, sondern sie hat sich an dieser Stelle in einen unregelmässigen Haufen Sinnesorgane differenziert.

Späterhin habe ich dann noch vier weitere Fälle untersucht, wobei beide Larven kürzer, d. h. vor dem After, abgeschnitten wurden. Ausserdem wurden etwas ältere *Sylvatica*-Embryonen gebraucht. Durch diese Maassregeln wird die Bildung von Hautfalten an der Verwachsungsgrenze vermieden und die aus-

¹⁾ K₁₁ — K₁₅.

wachsende Sinnesorgananlage des *Sylvatica*-Embryo erreicht den anderen Komponenten, ehe dessen Gewebe zu weit differenziert sind. Es ist nämlich wahrscheinlich, dass der Grad der Gewebsdifferenzierung, der Wachstumsbahn entlang, von Einfluss auf das Wachstum der Seitenorgananlage ist (Vergl. p. 126).

Von den vier derartigen Fällen ergaben zwei positive Resultate ¹⁾. Schon nach Verlauf von sechsundzwanzig Stunden — die Temperatur war inzwischen recht hoch gewesen — zeigte sich die pigmentierte *Sylvatica* - Sinnesorgananlage als dunkler Strich, der sich von der Verwachsungsgrenze bis zur Hinterkopfnarbe erstreckte. Am nächsten Tage traten die einzelnen Sinnesorgane sehr deutlich hervor (Textfig. 30). Dies war das Verhalten in

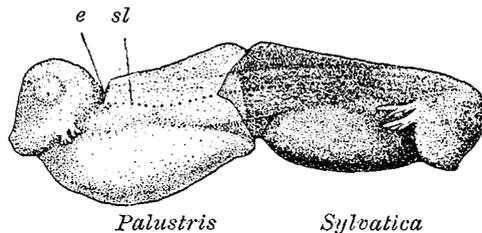


Fig. 30.

Experiment K₁₇. Zweiundfünfzig Stunden nach der Verwachsung. sl. = Seitenlinie; e. = Narbe der Wunde zum Zweck der Entfernung der Seitenorgananlage. × 9,5.

zwei von den Fällen. Im dritten zeigten sich die *Sylvatica*-Sinnesorgane überhaupt nicht am *Palustris*-Körper. Doch in diesem Fall waren die beiden Embryonen nicht sehr genau aneinandergepasst. Der vierte Fall zeigte auf einer Seite einige dunkel pigmentierte Sinnesorgane in der hellen *Palustris*-Haut; sie erstreckten sich aber nicht bis zum Kopfe hin.

d) Auswachsen der Anlage in eine umgekehrte Wachstumsbahn ohne Zusammenhang mit dem Vagusganglion.

Bei der Ausführung dieses Experiments, werden zunächst zwei Embryonen, ein *Palustris*-Embryo, dessen Vagusregion entfernt worden ist, und ein normaler *Sylvatica*-Embryo, wie im soeben beschriebenen Versuch, vereinigt (Textfig. 29). Am nächsten Morgen, d. h. ehe die Anlage der Seitenorgane über

¹⁾ K₁₆ und K₁₇.

die Verwachsungsgrenze gewachsen ist, wird der Kopf des *Sylvatica*-Komponenten eben hinter dem Vornierenwulst quer abgeschnitten (Textfig. 29 bei a), wodurch das Vagusganglion entfernt wird. Das Ende der wachsenden Anlage der Seitenlinie liegt aber im Körper des *Sylvatica*-Komponenten hinter der Durchschneidungsstelle. In den ersten Versuchen wurden die zusammengesetzten Embryonen in diesem Zustand gelassen, starben aber in allen Fällen ab. Um widerstandsfähigere und sozusagen vollständigere Individuen zu erzeugen, wurde dann in den weiteren Versuchen ein *Palustris*-Schwanzstück an der Stelle des abgeschnittenen Kopfes angeheilt. Dadurch bekommt man einen Embryo mit einem umgekehrten Mittelstück, das die Anlage der Sinnesorgane enthält (Textfig. 31).

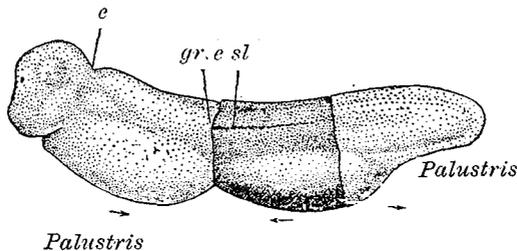


Fig. 31.

Schematische Darstellung der Ausführung von Experiment K Q. Vergl. auch Fig. 29. sl. = Seitenlinie; e. = Narbe die bei der Entfernung der Anlage der Seitenlinie des *Palustris*-Komponenten entstanden ist; gr. e. = Epidermis-Grenze.

Der Versuch wurde zwölfmal wiederholt, brauchbare Resultate wurden in sechs Fällen erzielt. Bei den anderen sechs starben entweder die Embryonen oder waren wegen ihres allgemein krankhaften Zustandes zu verwerfen.

Experiment K Q₄. — Die Zusammensetzung der zwei Embryonen wurde in diesem Fall sofort ausgeführt, nachdem das Vagusganglion und die Sinnesorgananlage des *Palustris*-Komponenten durch den Hinterkopfschnitt entfernt wurde, ohne auf die Zuheilung der dadurch entstandenen Wunde zu warten. Am nächsten Tag, als noch keine Spuren von einem dunklen Strich im hellen *Palustris*feld vorhanden waren, wurde der *Sylvatica*-Kopf durch einen *Palustris*-Schwanz ersetzt. Einen Tag später war auch noch nichts von der dunklen Seitenlinie zu sehen, jedoch, am nächsten Tag, d. h. drei Tage nach der ersten Operation, zeigte

sich an der linken Seite des Palustris-Körpers eine Reihe von *Sylvatica*-Sinnesorganen, die sich fast bis zur Kopfnarbe erstreckten, wo sie gegen das Ende ihres Verlaufs dorsalwärts bogen und die dorsale Myotomkante erreichten. Rechts erstreckten sich die

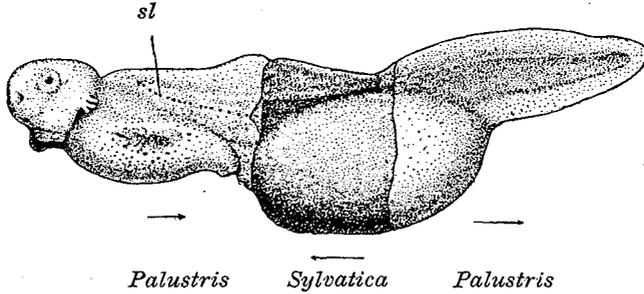


Fig. 32.

Experiment KQ4. Zwei Tage nach der Abschneidung des Kopfes des *Sylvatica*-Komponenten (Vergl. Fig. 29). $\times 9,5$.

*Sylvatica*organe um den halben Weg von der Verwachsungsgrenze bis zur Kopfnarbe. Zu dieser Zeit wurde die Larve eingelegt und später mittelst einer Frontalschnittserie untersucht. Was die dunkel pigmentierten *Sylvatica*-Sinnesknospen anbetrifft, so bestätigen die Schnitte die am lebenden Exemplar gemachten Angaben. Diese Sinnesorgane lassen sich vom *Sylvatica*-Mittelstück bis in den *Palustris*-Bestandteil verfolgen. Sie sind zum grössten Teil normal differenziert. Der letzte der Reihe findet sich links im Bereich des dritten Myotoms. Der dazu gehörige Seitennerv ist auf beiden Seiten äusserst mangelhaft entwickelt, ungefähr wie bei den anderen Versuchen (p. 72), wo das Vagusganglion entfernt wurde. Der Rest des Nerven erstreckt sich auch nicht bis zum Ende der Sinnesorganreihe. Die Schnitte zeigen, dass die Kopfwunde leichter war, als beabsichtigt. Beide Gehörblasen sind vorhanden, sowie ein grosser Teil vom lateralen Vagusganglion. Sinnesorgane, die offenbar aus dem *Palustris*-Komponenten entstammen, sind auch vorhanden, sind aber unregelmässig differenziert und angeordnet. Sie bilden nur die dorsale Reihe, und werden von einem Nervenstamm, der aus dem Vagusganglion entspringt, versorgt. Dieser Stamm wird linkerseits durch ein beträchtliches Faserbündel verstärkt, welches von der Schnittfläche der Medulla entspringt¹⁾. Die Hauptreihe der

¹⁾ Vergl. Experiment. Q7, p. 77.

Sinnesorgane dieses Komponenten ist gar nicht entwickelt, ihre Bahn ist von den oben beschriebenen vom *Sylvatica*-Komponenten herstammenden Organen eingenommen. Zwischen diesen und der oben genannten, dem *Palustris*-Bestandteil zugehörenden dorsalen Reihe Organe, besteht keine Verbindung.

Experiment KQ₅. — Dieser Fall wurde gleich dem vorhergehenden operiert und zwar noch am selben Tag. Der weitere Verlauf war auch ganz ähnlich. Drei Tage nach der ersten Operation fand sich auf einer Seite eine Reihe dunkler Sinnesorgane, die sich in einer gebogenen Linie bis zur *Palustris*-Kopfnahe erstreckte, wo sie dort in einer kleinen Schleife endigte. Auf der anderen (rechten) Seite nimmt die Seitenlinie des *Sylvatica*-Komponenten zwei Drittel der Strecke bis zum Kopf ein. Die Frontalschnitte durch dieses Exemplar weisen manches von Interesse auf. Da die Verhältnisse auf den beiden Seiten recht verschieden sind, so wird es zweckentsprechend sein, sie getrennt zu behandeln. Auf der linken Seite ist es klar, dass nicht nur der dorsale Teil vom Vagusganglion und die ganze Seitenorgananlage, sondern auch die Gehörblase durch den Kopfschnitt vollständig entfernt wurden. Die *Sylvatica*-Sinnesorgane sind leicht zu konstatieren, indem sie eine Reihe bilden, die vom *Sylvatica*-Mittelstück an kontinuierlich ist. Der Nerv hat dieselbe Beschaffenheit wie in den anderen Fällen, wo der Vagus abgeschnitten wurde, d. h. es finden sich im proximalen Teil einige verkümmerte Fasern und einige Scheidezellen. In diesem Fall wird aber der vom *Sylvatica*-Mittelstück herstammende Seitennerv durch einen Nerv verstärkt, der aus dem *Palustris*-Kopfstück entammt und zwar aus dem *Facialis*. Dieser Ast ist nicht so stark als der normale Seitennerv und er verzüngt sich nach dem Schwanz zu. Es lässt sich aber ein äusserst feiner Strang kontinuierlich in den vom *Sylvatica*-Komponenten kommenden Seitennervenrest hinein verfolgen. Einige von den *Sylvatica*-Sinnesorganen liegen im Bereich des vom *Palustris*-*Facialis* entspringenden Nerven, jedoch ist es nicht durch direkte Beobachtung nachzuweisen, ob dieser Nerv die Sinnesknospen tatsächlich innerviert. Auf der rechten Seite des *Palustris*-Komponenten sind die Verhältnisse insofern anders, als die Gehörblase, sowie auch ein grosser Teil von dem lateralen Vagusganglion erhalten geblieben ist. Auch muss die Anlage der Seitenorgane beim *Palustris*-Embryo

nicht vollständig zerstört worden sein, denn es finden sich einige vom Palustris herstammende Sinnesknospen im proximalen Teil des Palustris-Komponenten. Die Sylvatica-Sinnesorgane erstrecken sich in einer Reihe, die die normale Bahn innehält, bis zu einer Verdickung in der Haut, die neben dem dritten Myotom liegt. Diese Verdickung ist offenbar dadurch entstanden, dass die Sinnesorgananlagen der beiden Komponenten hier zusammengestossen sind; die Palustris-Organe finden sich nämlich kopfwärts davon. Der kräftige vom Palustris-Vagusganglion entspringende Seitennerv verläuft bis zur obengenannten Hautverdickung, wo er zum grösseren Teil endigt. Einige Fasern gehen aber weiter der Reihe der Sylvatica-Sinnesorgane entlang und verlieren sich dann schliesslich im Nervenrest, der aus dem Sylvatica-Komponenten herkommt. Dieser Nerv hat dasselbe verkümmerte Aussehen, wie bei den anderen Embryonen, denen das Vagusganglion genommen worden ist.

Die übrigen vier Fälle wurden lediglich am lebenden Tier untersucht. Der eine¹⁾ verhielt sich an beiden Körperseiten wie die soeben beschriebenen. Bei zwei Fällen sind jedoch die Sylvatica-Sinnesorgane nur auf der einen Körperseite ausgewachsen, und in einem Fall²⁾ waren sie offenbar nicht in der normalen Bahn geblieben, sondern haben sich in einer unregelmässigen Anordnung differenziert. In einem anderen Fall³⁾ ist die Anlage auf der rechten Seite um ca. zwei Drittel vom Wege bis zum Kopf ausgewachsen. Im vierten Fall⁴⁾ war die Anlage der einen Seite schon recht weit über die Grenze gewachsen, ehe der Sylvatica-Kopf abgeschnitten wurde und demgemäss ist das Resultat nur auf der anderen Seite von Gültigkeit. Hier erstrecken sich die Sinnesorgane halbwegs bis zum Kopf hin.

Wenn man die Ergebnisse der sechs Versuche, also neun Fälle im ganzen, da die Verhältnisse sich bei jedem Exemplar bis auf die eben genannten Ausnahmen auf den beiden Körperseiten wiederholen, zusammenstellt, so ergibt sich dieses: die Seitenorgananlage ist nach Entfernung des sie innervierenden Vagusganglion in die normale Wachstumsbahn in umgekehrter Richtung ausgewachsen, und zwar durch die ganze mögliche Strecke bis zum Kopf in drei Fällen, durch zwei Drittel dieser Entfernung in dreien, und durch die Hälfte der Entfernung in

¹⁾ KQ₂, ²⁾ KQ₆, ³⁾ KQ₁₀, ⁴⁾ KQ₃.

zweien, in zwei Fällen ist sie gar nicht ausgewachsen und in einem hat sie sich atypisch entwickelt.

ε. Besprechung der Resultate.

Angesichts der obigen Versuche über zusammengesetzte Organismen mit umgekehrten Teilstücken kann nicht daran gezweifelt werden, dass die Anlage der Seitenlinie imstande ist, auch kopfwärts, statt wie beim normalen Embryo nach dem Schwanz zu, zu wachsen. Die normale Wachstumsbahn ist in beiden Richtungen durchgängig. Bei vielen Versuchen ist zwar kein positives Resultat erzielt worden, sondern die Anlage ist an der Grenze des umgekehrt orientierten Gewebes stehen geblieben. Die negativen Ergebnisse beeinträchtigen aber den obigen Schluss ebensowenig, wie bei den schon besprochenen Versuchen über dorso-ventrale Umkehrung, denn in diesen wie in jenen Fällen lässt sich das Anhalten der auswachsenden Anlage durch zufällige Hindernisse wie Narben und Faltenbildungen erklären, die in der Wachstumsbahn auftreten.

In mehreren Fällen, wo das Auswachsen der Seitenlinie in umgekehrter Richtung geschah, war es aber klar, dass die Sinnesorgane oft nicht so stark an Zahl wie normal auftraten, und dass nicht immer die ganze Bahn durchwachsen wurde. Dieser Befund lässt sich in einzelnen Fällen durch bestimmte Hindernisse erklären, z. B. durch einen Zusammenstoß zwischen der umgekehrt auswachsenden Anlage und dem Rest der Anlage vom anderen Komponenten, die zufällig nicht ganz zerstört wurde (Experiment K₁₀, p. 113). Es gibt ausserdem Hindernisse, wogegen die wachsende Anlage zu kämpfen hat, die aber bei Versuchstieren mit umgekehrten Teilstücken nicht zu vermeiden sind. Es sind wenigstens zwei Bedingungen, die hierbei notwendigerweise hemmend wirken müssen. Die erste ist die schon vielfach besprochene schwanzwärtz gerichtete Verschiebung der Epidermis, denn diese findet gerade während der Zeit statt, wo die Anlage der Seitenlinie in dieselbe Richtung wächst. Letztere schwimmt also bei der normalen Entwicklung mit dem Strom. Wenn sie nun nach dem Kopfe zu wächst, wie sie es in den betreffenden Versuchen tut, so muss sie gegen diese Verschiebung der Epidermis arbeiten. Das andere störende Element ist das allmähliche Vorschreiten

der Differenzierungsvorgänge in den verschiedenen Gebilden vom Kopfe nach dem Schwanze zu, wie es bekanntlich bei den Wirbeltierembryonen vorkommt, denn das Auswachsen der Seitenlinie hängt gewissermassen vom Differenzierungsstadium der Wachstumsbahn ab (p. 126). Bei der normalen Entwicklung wächst die Anlage in dieselbe Richtung, wie die Differenzierungswelle in den verschiedenen daran liegenden Geweben. Mit anderen Worten bewegt sich die Anlage von dem höher nach dem weniger differenzierten Teil der Wachstumsbahn zu. Wenn nun die Anlage in umgekehrte Richtung wächst, so muss sie allmählich in eine Gegend geraten, wo die Gewebe sich weit über das normale hinaus differenziert haben. Es findet sich also eine ungezwungene Erklärung für die etwaige Mangelhaftigkeit in der Ausbildung der Seitenlinie, die durch ihre Wachstumsbahn in umgekehrter Richtung gewachsen ist.

Bei den Larven mit umgekehrtem Mittelstück (Experiment I₁₂) ist ein richtender Einfluss der annähernd normalen Gestalt vom Gesamtorganismus auf die Entwicklung der Seitenlinie nicht ausgeschlossen; wie oben nachgewiesen, weichen nämlich solche Embryonen nur wenig von der normalen Form ab. Dagegen kann in den Fällen, wo die Seitenlinie aus einem ganz kleinen, am Schwanze implantierten Kopfstück wächst, und vor allem in den an letzter Stelle beschriebenen Versuchen (KQ), wo die Seitenlinie aus einem umgekehrten Stück nach dem Kopfe zu wächst, sogar ganz ohne Zusammenhang mit dem Vagusganglion, der Einfluss des Organismus als Ganzes, wenn solche Einflüsse überhaupt existieren, nicht zu Gunsten, sondern nur gegen das Auswachsen gewirkt haben.

Die Versuche zeigen somit, in welchem hohem Grad die Entwicklungsvorgänge der Seitenlinie von der Umgebung und von der Gestalt des Organismus unabhängig sind. Die Gewebsteile, die die normale Wachstumsbahn bilden, üben durch ihre Orientierungsweise im Embryonalkörper keinen Richtungsreiz auf das Auswachsen der Anlage aus. Die Polarität der Zellen der Umgebung hat nichts mit diesem Entwicklungsvorgang zu tun, ebenso ist es ausgeschlossen, dass das Auswachsen der Seitenlinie durch Chemotaxis zustande kommt, denn es liegt im Wesen eines derartigen Reizes, dass er in einer bestimmten Richtung anzieht oder abstösst.

4. Wachstum und Differenzierung der Seitenlinie in atypischer Lage.

Unter atypischer Lagerung der Seitenlinie verstehe ich das Auftreten von Seitenorganen an Körperstellen, die ausserhalb der normalen Linien liegen, wo also bei normalen Individuen niemals Sinnesknospen vorkommen. Wenn solche atypisch gelegene Sinnesorgane auftreten, so heisst das, dass die Anlage der Seitenlinie bei ihrer Entwicklung sich in eine fremde Gegend vorgedrängt haben muss.

Das schlagendste Beispiel von einem derartigen Ereignis ist schon oben bei der Entwicklung der Seitenlinie auf invertierten Schwänzen besprochen worden (p 95). Es wurde hier in einer Anzahl Fälle nachgewiesen, dass die Seitenlinie an der ventralen, statt wie im normalen Falle, an der dorsalen Myotomkante auswächst (Textfig. 18).

Noch ein wichtiger Fall vom Auswachsen in eine atypische Gegend zeigte sich bei einem Embryo mit umgekehrtem Mittelstück (Experiment 118). Es handelt sich hier um die Ablenkung der Anlage der dorsalen Sinnesorganreihe, durch eine bei der Verwachsung entstandene Hautfaltenbildung. In diesem Fall hat sich nämlich zwischen dem Kopf- und Mittelstück eine Einknickung in dem dorsalen Flossensaum gebildet. Aus der Frontalschnittserie dieses Embryo ist es ersichtlich, dass die Anlage der rechten Seite durch diese Einknickung medialwärts gelenkt worden ist und schräg durch die Rückenflosse bis zur anderen Seite verläuft (Fig. 26). Hier spaltet sich die Anlage, wovon der eine Teil sich weiter ventralwärts erstreckt, ohne sich weiter schwanzwärts zu wenden. Der andere schwächere Teil verläuft nur eine kurze Strecke nach dem Schwanze zu, nachdem er wieder von der linken Körperseite abschweift. Die Sinnesorgane (at. so) sind nicht typisch differenziert. Der Nerv (s. n.) folgt der Anlage bis zur anderen Seite der Flosse. Es ist auch klar, dass Sinnesorgananlage und Nerv eine Achsendrehung erfahren haben, indem der Nerv jetzt zwischen Epidermis und Anlage liegt, anstatt innerhalb der letzteren zu sein.

Auch wurden Experimente besonders für den Zweck angestellt, direkt zu prüfen, in wie weit die Fähigkeit, sich in atypische Gegenden zu begeben, der Anlage der Seitenlinie zuzuschreiben sei. Es wurde nämlich durch Verwachsungen versucht, die

Anlage zu Körperstellen eines anderen Embryo zu führen, von wo aus die normale Wachstumsbahn desselben nicht unmittelbar zu erreichen war.

In einer Versuchsreihe wurde der eine Embryo in den Bauch eines anderen eingepflanzt, auf ähnliche Weise wie im Experiment T₇ (p. 101), aber mit dem Unterschied, dass der erste Embryo weiter kopfwärts und dabei nicht so tief implantiert wurde. Fünf Versuche dieser Art wurden gemacht, und zwar drei mit der Kombination *Sylvatica-Palustris*, wo der Rücken des eingepflanzten *Sylvatica*-Embryo nach dem Schwanz des *Palustris*-Komponenten zugekehrt wurde. Bei den zwei anderen wurde die Bauchseite des eingepflanzten Embryo, der hier *Virescens*-Art war, nach dem Schwanz des anderen zugekehrt. Sämtliche Versuche ergaben negative Resultate, die aber von Bedeutung sind

Experiment T₁. In diesem Fall heilten die zwei Embryonen genau zusammen, ohne dass beträchtliche Narbenbildungen zustande kamen. Nach Verlauf von vier Tagen, währenddessen beide Embryonen sich fast wie normal ausgebildet hatten, zeigte sich eine bedeutende Verschiebung der Epidermis des *Sylvatica*-Komponenten auf die ventrale Schwanzflosse des anderen hin. (Vergl. Experiment T₇, Fig. 23). Jedoch waren hier keine Spuren von Sinnesorganen aufzufinden. Die Untersuchung von Schnitten zeigt, dass die Sinnesorganreihe in einem an der Verwachsungsgrenze gelegenen Haufen endigt. Auf der einen Seite liegt das Ende der Seitenanlage sogar ganz unter der Epidermis innerhalb des Mesenchyms.

Bei einem von den anderen Fällen¹⁾, wo der Rücken des implantierten Embryo schwanzwärts gekehrt war, verlief das Experiment ebenso. Dieselbe Verschiebung der Epidermis fand statt. Schnitte zeigten ebenfalls, dass die Sinnesorgane an der Verwachsungsgrenze in einen Haufen endigten.

In eine zweite Reihe gehören einige Versuche, wo ein schwanzloser Embryo am Kopf eines anderen gepflanzt wurde. Bei dem ersten²⁾ dieser Experimente war ein *Sylvatica*-Embryo, dessen Schwanz an der Wurzel abgeschnitten war, an die Fläche einer kleinen, im Scheitel befindlichen Wunde eines *Palustris*-Embryo

¹⁾ T₁.

²⁾ O₁.

angeheilt. Auch hier wuchs die Seitenorgananlage nur bis zur Grenze hin, wo sich nach Verlauf von drei Tagen ein kleiner, unregelmässiger Haufen *Sylvatica*-Sinnesknospen vorfand. Ein anderer Fall¹⁾, wo ein *Palustris*-Embryo auf einen *Sylvatica*-Embryo gesetzt wurde, wurde mittelst Schnittpräparaten untersucht. Die Sinnesorganreihe des *Palustris*-Komponenten lässt sich eine ganz kurze Strecke über die Grenze verfolgen und zwar rechts nach vorn und links nach hinten. Die Reihe endigt bald und es lässt sich nichts Positives daraus schliessen. Ausserdem können sehr leicht Verwechslungen mit dem auf dem Kopf befindlichen, normal vorkommenden Sinnesorgan vorkommen.

Es sind noch andere, schon oben beschriebene Versuche zu berücksichtigen, die mit der Fähigkeit der Seitenorgananlage, in atypische Gegenden auszuwachsen, in Zusammenhang stehen. Diese sind die zahlreichen Versuche über Änderung in der Richtung der normalen Bahn und die verschiedenen Umkehrungsversuche, die negativ ausfielen, d. h. diejenigen, wo das Wachstum der Sinnesorgananlage an der Verwachsungsgrenze unterblieb. Bei keinem von diesen Experimenten, wo die Anlage nicht von dem einen Komponenten in die normale Bahn des anderen geführt wurde, mit Ausnahme des oben beschriebenen, ist die Anlage in einer fremden Bahn ausgewachsen. Wenn sie diese Fähigkeit in einem hohen Grad besässe, so wäre es anzunehmen, dass z. B. bei der Einpflanzung eines Embryo in den Rücken des anderen die Anlage der Sinnesorgane quer über letzteren wachsen würde. Es hat aber stets an einem solchen Resultat gefehlt.

Es ist dann klar, nach allen den in diesem Abschnitt angeführten Versuchen, dass die Seitenorgananlage nur in sehr vereinzelt Stellen auswachsen und sich normal differenzieren kann. Ausser den normalen Wachstumsbahnen ist nur eine andere Bahn aufgefunden worden, d. h. die der ventralen Myotomkante entlang gelegene, wo die Anlage diese Fähigkeit besitzt. Es wurde aber schon oben darauf hingewiesen, dass in Bezug auf die Topographie diese Bahn der normalen an der dorsalen Myotomkante gelegenen vollständig gleicht (Fig. 24). Die anderen verschiedenen Körperstellen, wo die Anlage nicht weiter

hineinwächst, unterscheiden sich durch ebensolche topographische Beziehungen von der normalen Bahn. Diese Umstände sind von besonderer Wichtigkeit, indem sie darauf hinweisen, dass das Vorgebildetsein der normalen Bahn auf die physischen Eigenschaften derselben zurückzuführen ist, obgleich die verschiedenen natürlichen Bahnen unter sich Unterschiede aufweisen.

Über das zeitliche Bestehen der Wachstumsbahn während des Entwicklungsverlaufs.

Es ist ja aus einigen von den schon beschriebenen Versuchen zu ersehen, dass die Fähigkeit der Seitenorgananlage, auszuwachsen, nicht von einem ganz bestimmten Entwicklungsgrad der umliegenden Gewebe abhängt. Wäre das Gegenteil der Fall, so wäre es zum Beispiel unmöglich, dass die Anlage jemals in umgekehrter Richtung auswüchse, denn die Differenzierung des Körpers schreitet bekanntlich vom Kopf aus in kaudaler Richtung vor. Auch würde das Auswachsen der Anlage nur höchst selten von einem Teilstücke eines zusammengesetzten Embryo in das andere stattfinden, weil es fast ausgeschlossen ist, zwei ganz genau gleich alte Embryonen zu einem Versuch zu bekommen. Immerhin ist nicht daraus zu schliessen, dass die Wachstumsfähigkeit ganz unabhängig von der Ausbildung der die Bahn bildenden Gewebe sei. Der folgende Versuch zeigt im Gegenteil, dass die Altersverschiedenheit nicht allzugross sein darf.

Von einem *Palustris*-Embryo im frühen Transplantationsstadium wird die Anlage der Seitenorgane herausgeschnitten (Textfig. 29). Nach Verlauf von zwei Tagen wird der Kopf und

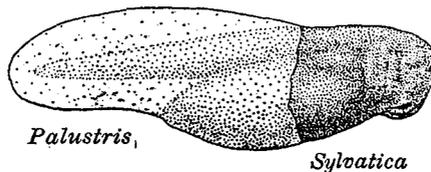


Fig. 33.

Experiment M'. Vierundeinhalb Stunden, nach der Zusammensetzung.
(Siehe Experiment M'.) $\times 9,5$.

der Vorderteil des Körpers quer abgeschnitten und dann durch den Kopfteil eines jungen *Sylvatica*-Embryo ersetzt. Es entsteht

durch dieses Verfahren ein gewissermassen normal gestaltetes Individuum (Textfig. 33), von dem der Hinterkörper und Schwanz aber ca. zwei Tage älter ist, als das die Seitenorgananlage enthaltende Kopfstück. Am nächsten oder am übernächsten Tage, je nach der Temperatur, erreicht die auswachsende Sinnesorgananlage die Grenze zwischen den beiden Bestandteilen, d. h. sie kommt in Berührung mit Gewebsteilen, die achtundvierzig Stunden weiter in ihrer Differenzierung sind. Wie verhält sich nun die auswachsende Anlage?

Der Versuch wurde zehnmal gemacht, aber nur fünfmal mit brauchbaren Ergebnissen. In keinem einzigen von diesen ist die Anlage weiter in ihrer üblichen Bahn gewachsen. In vier Fällen, bei einem jedoch nur auf einer Körperseite, hörte das Wachstum an der Verwachsungsgrenze auf. An dieser Stelle fand sich nämlich nach Verlauf von drei bis vier Tagen ein kleiner Haufen Sinnesorgane, genau wie in vielen schon oben beschriebenen Versuchen, wo das weitere Wachstum der Anlage verhindert wurde. Auf der rechten Seite von einem Exemplar und auf beiden Seiten eines zweiten zeigte sich ein interessantes, abweichendes Verhalten.

Experiment M's. — In diesem Versuch heilten die beiden Teilstücke sehr genau zusammen. Die weitere Entwicklung verlief normal, aber die Altersverschiedenheit der beiden Teilstücke zeigte sich die ganze Zeit und es fand keine Verschiebung der Epidermis statt, wie in den vielen Fällen, wo beide Teilstücke gleich alt sind. Nach zwei Tagen kam die dunkle *Sylvatica*-Seitenanlage der rechten Seite zum Vorschein. Sie erstreckte sich nämlich als dunkler Strich von der Hautgrenze bogenförmig durch den dorsalen Flossensaum bis zu einem hinter dem After gelegenen Punkt, wo sie in einer kolbenförmigen Anschwellung endigte. Die Pigmentierung war sehr stark, die Linie ausserst klar zu sehen. Einen Tag später erstreckt sich die Seitenlinie noch weiter kaudalwärts (Textfig. 34) und die einzelnen Sinnesorgane sind deutlich zu erkennen. Es ist jetzt zu sehen, dass die Seitenlinie kurz vor der Verwachsungsgrenze plötzlich dorsalwärts biegt, bis sie den Flossensaum erreicht. Die Untersuchung von Frontalschnitten durch diesen Embryo, der zu dieser Zeit eingelegt wurde, bestätigt diese Befunde. Die Sinnesorgane sehen normal aus; der Seitennerv ist gut ent-

wickelt und sein Verlauf entspricht genau dem der Sinnesorgan-kette. Die Schnitte zeigen auch, dass der dorsale Zweig der Seitenlinie (Textfig. 34, *dsl*) entwickelt ist, dass sie aber kurz vor der Stelle, wo die Hauptreihe in die Rückenflosse hineinbiegt, endigt.

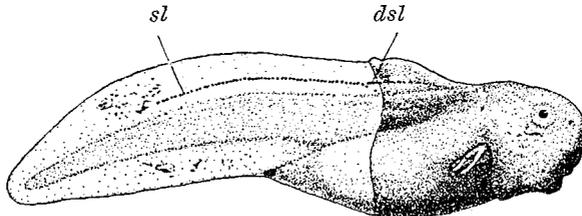


Fig. 34.

Experiment M'. Drei Tage nach der Zusammensetzung (Vergl. Fig. 33).
sl. = Hauptseitenlinie in der normalen Lage der dorsalen Seitenlinie
dsl. = dorsale Seitenlinie (nach den Schnitten eingetragen).

Experiment M'. — Die Entwicklung von diesem Exemplar war nicht so glatt, wie im vorigen Fall. Die Larve wurde nach und nach wassersüchtig und schien sehr schwächlich zu sein. Nach Verlauf von drei Tagen zeigte sich die Seitenlinie trotzdem im Palustris-Hinterstück. An beiden Seiten ist sie, wie im vorigen Fall, dorsalwärts abgelenkt und wendet sich im Flossensaum weiter distalwärts; jedoch ist sie an einer Seite nur eine kurze Strecke gewachsen und an der anderen nur bis zur Ebene des Afters. Einen Tag später war sie nicht weiter gewachsen, was sich wohl durch das allgemein schwache Befinden des Organismus erklären lässt.

Wenn man die Ergebnisse der Versuche zusammenfasst, so ist es ersichtlich, dass die Seitenlinie in sieben Fällen an der Grenze des höher differenzierten Bestandteils angehalten wurde und dass sie in den drei übrigen dorsalwärts gelenkt worden ist, wobei sie die Rückenflosse erreicht, um da weiter zu wachsen. Die Ablenkung der Anlage dorsalwärts ist offenbar als Folge einer günstigen Narbenbildung anzusehen. Das Interessanteste an der Sachlage ist aber, dass die von der Hauptseitenlinie eingeschlagene Bahn diejenige ist, die bei normalen Embryonen von der später sich entwickelnden dorsalen Seitenlinie eingenommen wird. Wenn nun die Altersverschiedenheit der beiden Teilstücke in Betracht gezogen wird, so ergibt

sich, dass zu dem Zeitpunkt, wo die Anlage der Hauptseitenlinie die dorsale Bahn erreichte, letztere sich in demselben Differenzierungszustand befand, als zur Zeit des Auswachsens der dorsalen Anlage bei normalen Embryonen, während die Differenzierung der Hauptbahn weit über die normale vorgeschritten ist. Es ist auch nicht ohne Belang, dass in dem einen Fall, wo die Larve kräftig entwickelt war und die Seitenlinie sich weit in den hinteren Bestandteil erstreckte (Experiment M³), das Auswachsen der Anlage doch an der Stelle aufhört, wo normalerweise die dorsale Seitenlinie endigt.

Eine zweite Reihe Versuche wurde angestellt, um zu ermitteln, ob die Wachstumsbahn der Seitenlinie schon zu einer Entwicklungsperiode besteht, die der Zeit des normalen Auswachsens beträchtlich vorausgeht. Zu diesem Zweck wurde das Kopfstück eines älteren *Sylvatica*-Embryo mit dem Hinterkörper eines *Palustris*-Embryo, der noch nicht das Transplantationsstadium (Textfig. 2) erreicht hatte, zusammengesetzt. Der Altersunterschied der zwei Bestandteile beträgt in diesen Fällen ca. zwei Tage. Die Versuche verliefen recht ungünstig; es waren nur zwei, die brauchbare Resultate lieferten.

Experiment M⁴. — In diesem Fall war die Seitenlinie erst zwei Tage nach der Operation im *Palustris*-Komponenten zu erkennen, und dann nur an einer Seite. Am nächsten Tag waren die einzelnen Sinnesorgane deutlich gesondert. Die Seitenlinie erstreckte sich aber nicht durch die Hälfte des Schwanzes und erreichte nicht die dorsale Myotomkante. In den drei nächsten Tagen, während die Larve noch unter Beobachtung war, ist die Seitenlinie nicht weiter gewachsen. An der anderen Seite ist sie überhaupt nicht über die Verwachsungsnarbe, die übrigens ganz beträchtlich war, hinausgekommen.

Experiment M¹. — Die Seitenlinie zeigte sich in diesem Fall an der einen Seite schon am Tage nach der Zusammensetzung. Einen Tag später hatte sie die Ebene des Afters erreicht. Am nächsten Tage erstreckte sie sich knapp halbwegs bis zur Schwanzspitze und zeigte die normale Biegung nach der dorsalen Myotomkante zu. Die einzelnen Sinnesorgane waren differenziert, waren aber an der Verwachsungsgrenze etwas unregelmässig angeordnet. An der linken Körperseite hörte die Seitenlinie eben kaudalwärts

von der Myotomnarbe, in der die Palustris-Myotome bedeckenden Sylvatica-Epidermis auf.

Der Verlauf dieser Versuche deutet entschieden darauf hin, dass die Anlage der Seitenlinie in einem weniger als normal differenzierten Gewebe auf ungewöhnlichen Widerstand trifft, der sich in einer Verzögerung und schliesslich in der Verhinderung des Auswachsens äussert. Die Wachstumsbahn scheint aber in den früheren Stadien einigermassen vorgebildet zu sein.

Diese letzten Versuche sind aber kaum einwandfrei und sollten in grösserem Massstabe wiederholt werden, ehe man bestimmte Schlüsse zieht. Ich führe sie jetzt an, weil sie in Zusammenhang mit der ersteren Reihe Versuche zu zeigen scheinen, dass die normalen Wachstumsbahnen nur während einer gewissen Entwicklungsperiode für die Anlage durchgängig sind. Dies ist ja auch nicht zu verwundern, denn die Beschaffenheit der Epidermis und der Myotome, die die nächste Umgebung der sich entwickelnden Seitenlinie bilden, ändert sich in hohem Grade während der drei Tage der Entwicklung, um welche es sich bei den betreffenden Versuchen handelt.

6. Über die eigene Wachstumsenergie der Anlage der Seitenlinie.

Bei der Besprechung der vorhergehenden Versuche ist die Wachstumsbahn und die sonstige Umgebung der Seitenlinie wohl in den Vordergrund getreten, sodass man vielleicht den Eindruck bekommen hat, dass der Anlage der Seitenlinie selber bloss eine passive Rolle in der Entwicklung zukäme. Dies wäre indessen ganz irrtümlich. In diesem Abschnitt sollen deshalb einige Erscheinungen besprochen werden, die unzweideutig zeigen, dass die Anlage der Seitenlinie bei der Entwicklung sehr aktiv ist.

Wir haben schon gesehen, dass die Seitenlinie bei der normalen Entwicklung sich gleichmässig in einer Richtung ausdehnt, und sich dann schliesslich in eine einfache Reihe Sinnesorgane umbildet. Wie verhält sie sich nun, wenn ihr Hindernisse in den Weg gestellt werden? Die am häufigsten vorkommenden Hindernisse sind die Narbenbildungen, die an der Verwachsungsgrenze bei zusammengesetzten Embryonen auftreten. Manchmal werden solche Hindernisse jedenfalls überwunden, aber manchmal verursachen sie das Stehenbleiben der sich entwickelnden Anlage.

Wenn dieses letztere vorkommt, bleibt die Anlage nicht einfach stehen und bildet sich in eine einfache Reihe Sinnesknospen um, sondern sie häuft sich ganz beträchtlich gegen das Hindernis (Fig. 24) und bildet dort einen Haufen Sinnesorgane in unregelmässiger Anordnung (Textfig. 17 u. 21), wie oben schon oftmals zur Erwähnung gekommen ist¹⁾. Eine andere Art Hindernis tritt bei gewissen Versuchen mit cranio-kaudaler Umkehrung auf, und zwar in Fällen, wo das beabsichtigte Zerstören der Anlage der Seitenlinie bei dem einen Komponenten nicht gelungen ist, sodass zwei sich entgegenwachsende Anlagen bei dem zusammengesetzten Tier vorhanden sind²⁾. Wenn nun die zwei Anlagen im Laufe ihres Auswachsens zusammentreffen, so wandern sie nicht aneinander vorbei, sondern sie bilden einen dicken Haufen Sinnesorgane, meistens atypisch entwickelt. Dieser Vorgang zeigte sich besonders günstig bei einem Versuch der zu einem anderen Zweck angestellt wurde, der aber an dieser Stelle kurz beschrieben werden soll.

Experiment FKs. — Dieses Experiment hat insofern Ähnlichkeit mit den K-Experimenten, als zwei Embryonen mittelst ihres Schwanzstummels zusammengesetzt werden (Textfig. 29). Es unterscheidet sich aber von diesem erstens darin, dass bei beiden Bestandteilen die Vagusgegend intakt gelassen wird, und zweitens, dass der eine Bestandteil selber ein zusammengesetztes

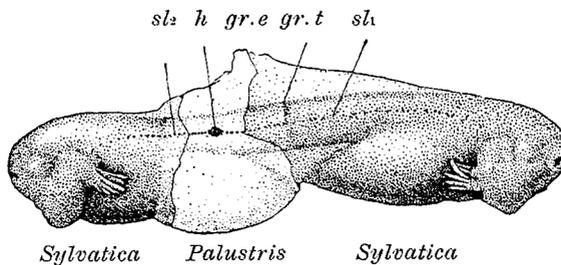


Fig. 35.

Experiment FKs. Vier Tage nach der Zusammensetzung. *sl*₁ = Seitenlinie des *Sylvatica*-Komponenten; *sl*₂ = Seitenlinie des zusammengesetzten Komponenten; *h* = Haufen der durch den Zusammenstoss der beiden Seitenlinien zustande gekommen ist; *gr.e* = Grenze zwischen der Epidermis der zwei Komponenten; *gr.t* = Verwachsungsgrenze in der Muskulatur. $\times 9,5$.

¹⁾ Vergl. Exp. Inv. A₁₂, p. 94, Exp. V₁₀, p. 99, Exp. I_{1*}, p. 109 usw.

²⁾ Vergl. Exp. K₁₀, p. 114.

Individuum mit Sylvatica-Kopfhälfte und Palustris-Schwanzhälfte ist¹⁾ (Fig. 1 u. Textfig. 35). Wir haben also hier ein doppeltes Tier mit zwei Seitenorgananlagen, die bestimmt sind, einander entgegen zu wachsen. Die Ausdehnung der Anlage bei dem einfachen Komponenten erfolgte etwas schneller als bei dem anderen, sodass die erste über die Verwachsungsgrenze am Schwanzstummel in das helle Palustris-Hinterstück des zusammengesetzten Komponenten gewachsen war, ehe sie die Anlage vom letzteren traf. Wie drei Tage nach der Zusammensetzung zu konstatieren war, stiessen die beiden Anlagen mitten im Palustris-Stück zusammen (Textfig. 35). Hier häuften sie sich gegenseitig an und bildeten eine ovale dunkle Masse, die durch die helle Palustris-Haut deutlich durchschien. Diese Masse bildete sich in zum Teil atypisch differenzierte Sinnesorgane um.

E. Allgemeine Besprechung der Versuche.

Aus dem Studium der Entwicklung von normalen Embryonen, und noch klarer aus dem Verlauf des Grundversuchs (Exp. F₄₂, p. 66) geht es hervor, dass die Anlage der Seitenlinie im Kopf entsteht und erst später die entfernten Gegenden des Rumpfes und Schwanzes durch Wanderung erreicht; nachher bildet sich die Anlage in eine einfache Reihe Sinnesorgane um, wobei die einzelnen vorher undifferenzierten Zellen die spezifischen Eigenschaften von Sinneszellen oder Umhüllungszellen annehmen. Die Strecke, die die Anlage durchwandert und die später von den definitiven Sinnesorganen eingenommen wird, hat bei dem normalen Embryo konstante Beziehungen mit den übrigen Körperteilen; sie ist die „normale Wachstumsbahn“ zu bezeichnen. Wodurch wird diese Bahn bestimmt, und woher erhält die Anlage die Bewegungsfähigkeit und späterhin die Differenzierungsfähigkeit? Diese sind die drei Fragen, worüber die Versuche Aufschluss zu geben haben, und die der Reihe nach berücksichtigt werden sollen.

1. Die Wachstumsbahn.

Bei der Betrachtung der Wachstumsbahn ist zunächst zu fragen, ob überhaupt die Berechtigung vorliegt, von einer Bahn zu reden, d. h. ob es ein Gebilde gibt, das wie ein Geleise

¹⁾ Vergl. Exp. F₄₂, p. 66.

den Weg der Anlage bestimmt; denn es ist denkbar, dass die Richtung des Auswachsens, die kleinen Biegungen eingeschlossen, ganz und gar durch die Anlage selber bedingt wäre. Der geeignetste Weg, um dies zu prüfen, ist durch das künstliche Hervorrufen von ungewöhnlichen Biegungen oder Knickungen in der Körperachse. Dies wurde auf einfachste Weise durch das Herausschneiden eines keilförmigen Stückes aus dem Embryonalkörper mit nachträglicher Zuheilung der Wunden ausgeführt (Exp. W, p. 83); eine zweite Methode bestand in der Einheilung einer überzähligen Schwanzknospe in den Rücken eines Embryo (Exp. B, p. 84); eine dritte im Einsetzen eines Embryo mittels des Schwanzstummels in den Rücken eines anderen Individuums (Exp. V, p. 86). Durch diese Eingriffe werden die zwei getrennten Teile der normalen Bahn, die den zwei Bestandteilen der Zusammensetzung angehören, unter Winkelstellung in Verbindung gebracht, sodass die Bahn geknickt aber doch kontinuierlich wird. Es hat sich aus allen drei Versuchsreihen ergeben, dass die Anlage ihrer normal gewohnten Bahn folgt, selbst wenn diese von aussen her bis zu einem Winkel von über 90° geknickt ist. Der mögliche Einwand, dass es nicht die unmittelbare Umgebung, sondern der Einfluss des Gesamtorganismus sei, der in diesen Fällen richtend auf das Auswachsen wirke, wird durch die Verschiedenartigkeit der drei Versuche eliminiert; denn im ersten Experiment (W) ist das Objekt ein einfaches Individuum mit bloss gekrümmter Körperachse, im zweiten (B) wächst die Anlage auf einen überzähligen Schwanz beim Vorhandensein des natürlichen, und im dritten (V) wächst die Anlage aus einem Embryo in einen anderen hinein. Das weitere Wachsen der Anlage ist allerdings in manchen Fällen durch Narbenbildungen an der Verwachsungsgrenze verhindert worden. Das gleiche ist auch in einer Reihe Versuche geschehen, wo ein Embryo in einen anderen so eingesetzt wurde, dass die normalen Bahnen der zwei Komponenten nicht kontinuierlich waren, und die Anlage der Seitenlinie die Bahn des anderen Embryo nicht erreichen konnte, ohne durch ungewohntes Gebiet zu wachsen. Abgesehen von ganz kurzen Strecken ist die Anlage in keinem von diesen Fällen einfach weiter in die ursprüngliche Richtung gewachsen, ohne auf die Änderung in der Bahnrichtung oder die Unterbrechung der Bahn zu achten. Die Alternative zum Beibehalten der gewohnten aber durch äussere

Eingriffe veränderten Bahn ist also, mit einigen gleich zu besprechenden Ausnahmen, das Stehenbleiben der Anlage in der Nähe der Stelle des Eingriffs. Es geht daraus hervor, dass die Bahn durch die unmittelbar darum liegenden Gewebsteile bestimmt wird.

Durch andere Versuche ist es immerhin gelungen, eine Körperstelle zu finden, wo sich bei normalen Froschlarven Seitenorgane nie finden, wo aber die Anlage auswachsen kann, wenn sie durch kleine Unebenheiten aus der normalen Bahn dahin gelenkt wird. Diese Strecke liegt an der ventralen Myotomkante des Schwanzes (Exp. Inv. A₃, p. 95 und Exp. T₇, p. 101) und es ist von Wichtigkeit, dass hier die topographischen Beziehungen der Teile denen des distalen Abschnitts der normalen Bahn ganz ähnlich sind. Ein weiteres aber vereinzelt Beispiel vom Auswachsen in atypischer Lage gab es bei einem Versuch mit umgekehrtem Mittelstück (Exp. I₁₈, p. 123). Hier wurde die Anlage der dorsalen Seitenlinie durch eine Narbenbildung an der Verwachsungsgrenze bis zur anderen Körperseite abgelenkt, wobei aber eine atypische Differenzierung der Sinnesorgane stattfand. Bei einem anderen Experiment ist es vorgekommen, dass die Anlage der Hauptseitenlinie, die zufällig in der Nähe der Verwachsungsgrenze dorsalwärts gelenkt wurde, in die Bahn der dorsalen Seitenlinie des Schwanzstückes ausgewachsen ist (Exp. M₃, p. 128 u. 129).

Dass die Bahnen nur während einer gewissen Entwicklungsperiode für die auswachsende Anlage durchgängig sind, oder in anderen Worten, dass die Bahnen auch zeitlich bestimmt sind, geht aus den Versuchen hervor, wo zwei Teilstücke, ganz verschiedenen Alters zusammengesetzt wurden. Im ersten von diesen Experimenten wurde ein Kopfstück mit einem etwa zwei Tage älteren Schwanzstück zusammengeheilt. In keinem einzigen derartigen Fall ist die Anlage der Hauptseitenlinie in ihre normale Bahn über die Verwachsungsgrenze vorgedrungen, sondern sie ist meist dort stehen geblieben. Bei zwei Exemplaren jedoch ist die Anlage, wie oben erwähnt, um eine kurze Strecke dorsalwärts gelenkt worden, wodurch sie die dorsale, im Flossensaum gelegene Bahn erreichte, und dort weiter gewachsen ist, in einem Fall (Exp. M₃, p. 128) bis zum Ende des normalen Verlaufs der dorsalen Linie. Das Auswachsen in die fremde Bahn wird offen-

bar durch den Umstand ermöglicht, dass die dorsale Seitenlinie bei normalen Embryonen beträchtlich später auswächst als die Hauptseitenlinie; letztere findet demgemäss die dorsale Bahn in dem Stadium vor, in welchem diese Bahn sich befindet, wenn die dorsale Anlage sie beim normalen Embryo durchwächst. Im umgekehrten Experiment, wo ein älteres Kopfstück mit einem bedeutend jüngeren Schwanzstück zusammengesetzt wurde, ist das Auswachsen in die normale Bahn zwar in zwei Fällen (Exp. M¹ und M⁴, p. 129) zustande gekommen, jedoch unter beträchtlicher Verzögerung, wobei die Anlage nicht das Ende der Bahn erreichte. Diese Versuche sind nicht zahlreich oder variiert genug, um die Dauer des Bestehens der Bahnen genau abzugrenzen; sie zeigen immerhin, dass solche Grenzen doch zu ziehen sind. Wenn man berücksichtigt, dass während der Entwicklungsperiode, in die die betreffenden Versuche hineinfallen, eine beträchtliche Umwandlung in der morphologischen Beschaffenheit der Bahn stattfindet, so ergibt sich, dass die zeitliche Abgrenzung eben durch den Grad der Differenzierung der Bahnen bedingt wird.

Bei der Beantwortung der Frage, wie die Bahn durch die umliegenden Teile bestimmt wird, sind verschiedene Erscheinungen zu berücksichtigen, wovon die bei den Umkehrungsversuchen auftretenden von besonderer Wichtigkeit sind.

Durch das Anheilen einer Schwanzknospe in invertierter Lage (dorso-ventrale Umkehrung) am Schwanzstummel eines Embryo wurde der distale Teil der Wachstumsbahn insofern geändert, dass die Biegungen, die in der normalen Bahn vorkommen (p. 93), im Verhältnis zum Kopf und Körper des Embryo umgekehrt sind, während die Anlage der Seitenlinie, die vom Kopfe her stammt, ihre normale Orientierung behält. In einem derartigen Versuch (Exp. Inv. A₈, p. 97) ist die auswachsende Anlage, die durch die Verwachsungsnarbe ventralwärts gelenkt wurde und dabei die normale Bahn des angeheilten Schwanzes erreichte, in diese Bahn ausgewachsen, die invertierten Biegungen derselben genau verfolgend (Textfig. 20).

Die Experimente über die kranio-kaudale Umkehrung der Wachstumsbahn zeigen, dass die Anlage der Seitenlinie auch die Fähigkeit besitzt, die normale Bahn in umgekehrter Richtung zu durchwachsen. Im einfachsten Fall (Exp. I, p. 107) wurde ein umgekehrtes Mittelstück in den Körper eines Embryo eingesetzt

und das Auswachsen der Anlage wurde dadurch nicht verhindert. Durch das Einpflanzen eines umgekehrten Hinterkopfstückes, einschliesslich der Anlage der Seitenlinie, in den Schwanz eines anderen Individuums wurde es erzielt, dass die Seitenlinie aus dem eingepflanzten Stück bis zum Kopf des anderen Bestandteils hin wuchs (Exp. X₅, p. 110). Ähnliches ergab sich bei den Versuchen, wo zwei Embryonen, wovon dem einen die Anlage der Seitenlinie entfernt war, mittelst ihrer Schwanzstummel zusammengeheilt wurden (Exp. K, p. 112). Die normale Wachstumsbahn lässt somit die Anlage in beiden Richtungen durch.

Die verschiedenen Ablenkungen aus der normalen Bahn, die die wachsende Anlage bei gewissen Versuchen erfährt, werfen auch Licht auf die Frage, wie die unmittelbare Umgebung die Bahn vorbildet. In erster Linie kommen die Erscheinungen in Betracht, die bei den Versuchen mit invertierten Schwänzen auftreten. Hier wurde es gefunden, dass die Anlage der Seitenlinie an der Verwachsungsnarbe entweder dorsalwärts (Exp. Inv. A₃, p. 95) oder, seltener, ventralwärts (Exp. Inv. A₈, p. 97) abgelenkt wird, und zwar nicht an der Stelle, wo die invertierte Epidermis anfängt, sondern proximal davon, in der Gegend der Narbe in den Myotomen (p. 104), wo durch die Unregelmässigkeiten in den Myotomen kleine Unebenheiten in der Epidermis hervorgerufen werden. In einem anderartigen Fall (Exp. I₁₈, p. 123) ist die Anlage durch eine Hautnarbenbildung zur entgegengesetzten Körperseite gelenkt worden, während in einem Versuch die Anlage der Hauptseitenlinie zur Bahn der dorsalen Linie geleitet worden ist (Exp. M, ₃, p. 128).

Wenn man nun alle die soeben angeführten Tatsachen berücksichtigt, so lässt sich daraus folgern, dass das Vorgebildetsein der Wachstumsbahn durch ihre physische Beschaffenheit und topographischen Beziehungen bedingt ist. Die einzige Tatsache, die gegen diese Auffassung sprechen könnte, ist, dass die verschiedenen natürlichen Bahnen am Kopfe und am Rumpfe eben in Bezug auf ihre Topographie von einander abweichen. Dieses bietet aber keine wesentliche Schwierigkeit, und andererseits gibt es eine ganze Reihe Erscheinungen, die sich nur durch diese Auffassung in ungezwungener Weise erklären lassen. Diese sind: dass künstliche Knickungen in der Körperachse eine entsprechende Änderung der Wachstumsrichtung der Seitenlinie

verursachen; dass die einzige atypisch gelegene Strecke, wo die Anlage auswächst und sich normal differenziert, nämlich die ventrale Kante der Schwanzmyotomen, der normalen Bahn der Hauptseitenlinie in Bezug auf Topographie vollständig gleicht; dass die Hauptseitenlinie, wenn dahin gelenkt, den Weg der dorsalen Linie einschlagen kann; dass eine invertierte Bahn das Auswachsen der Anlage normal leitet; dass die Bahn in beiden Richtungen durchgängig ist; und schliesslich, dass sichtbare Unregelmässigkeiten an der Wachstumsbahn die Anlage ablenken können oder sie in ihrem Wachstum ganz verhindern. Einige von diesen Vorkommnissen liessen sich auch etwa durch die Annahme des Vorhandenseins einer spezifischen Substanz in der Bahn erklären, die der Anlage das Durchwachsen erleichtern könnte. Diese Annahme ist jedoch nicht imstande, die Ablenkungen zu erklären und wohl auch nicht das Auswachsen in eine atypische Bahn. Die Versuche führen somit zum Schluss, dass die Wachstumsbahnen eine Art Geleise bilden, welches zum Leiten der Anlage bei ihrem Auswachsen dient.

2. Die Bewegungserscheinung.

Dass eine gewisse Bewegungsenergie der Anlage selber innewohnt, ist nicht zu bezweifeln. Dies ergibt sich aus den Erscheinungen, die auftreten, wenn die wachsende Anlage gegen rein mechanische Hindernisse stösst. Wenn sich bei zusammengesetzten Embryonen Hautfalten oder sonstige Unregelmässigkeiten an der Verwachsungsgrenze bilden und die Anlage dort in ihrem Auswachsen verhindert wird, so bleibt sie nicht einfach stehen, sondern die Zellen der Anlage schieben sich übereinander und bilden eine beträchtliche Anhäufung (Exp. I₁₈ u. s. w.). Auch wenn bei Doppelbildungen (Exp. K₁₀, p. 113 und Exp. FK₅, p. 131) zwei sich entgegenwachsende Anlagen zusammentreffen (Textfig. 35), bildet sich ebenfalls eine grosse Anhäufung von Zellen, die sich dann in meistens atypisch differenzierte Sinnesorgane umbildet.

In Anbetracht der heutigen Bestrebung, ontogenetische Bewegungserscheinungen durch Reizwirkungen zu erklären¹⁾, wäre es nun nicht fernliegend, das Auswachsen der Seitenlinie

¹⁾ Vergl. R o u x (1893), H e r b s t (1894) und D r i e s c h (1896).

als das Reagieren auf einen Reiz aus der Umgebung aufzufassen. Durch eine Reihe Versuche wird jedoch die Hinfälligkeit dieser Vermutung erwiesen.

In erster Linie dächte man ans Nervensystem, besonders an das Vagusganglion, als die reizgebende Quelle, die die betreffende Bewegung im Gange hält. Das Entfernen des Ganglions, sogar des ganzen Kopfes von einem jungen Embryo verhindert indessen das Auswachsen der Anlage nicht (p. 72). Wegen der innigen topographischen Beziehungen der Anlage der Seitenlinie zum Vagusganglion in den frühen Entwicklungsstadien ist es allerdings nicht gelungen, das Ganglion zu entfernen, ehe die ersten Vagusfasern sich mit der Sinnesplatte verbinden. Aus der Ermittlung, dass es nicht das Nervensystem ist, das die Anlage zur Fortführung seines Wachstums reizt, wäre es nun nicht zulässig, ohne weiteres zu schliessen, dass das Nervensystem das Auswachsen nicht ursprünglich auslöst. Letzteres wird jedoch weniger wahrscheinlich angesichts des experimentellen Nachweises¹⁾, dass bei der Einleitung der Entwicklungsvorgänge im Muskelsystem, die ungefähr gleichzeitig mit dem Anfang des Auswachsens der Seitenlinie stattfindet, eine solche Auslösung nicht nötig ist.

Die verschiedenen Umkehrungsversuche zeigen, dass die Bewegung der Anlage ebenfalls nicht von der Wirkung von Reizen abhängt, die irgendwie durch die Orientierungsweise der umgebenden Gewebsteile bedingt sind. Als Quellen von derartigen taktischen Reizen wären nicht bloss die polaren Anziehungs- bzw. Abstossungskräfte der Gewebsteile zu nennen, wenn solche überhaupt existieren, sondern auch gewisse chemische und mechanische Zustände, die im Laufe der normalen Entwicklung auftreten. Bekannte Faktoren letzter Art sind die schwanzwärts gerichtete Verschiebung der Epidermis und das Vorschreiten der Differenzierungsvorgänge in dieselbe Richtung, wodurch es bedingt wird, dass die Seitenlinie beim normalen Embryo immer von einem höher in ein niedriger differenziertes Gewebe hineinwächst. Ein taktischer Reiz muss jedoch nach einer bestimmten Richtung wirken, was aber hier nicht der Fall ist,

¹⁾ Harrison (1903).

denn die Anlage der Seitenlinie bewegt sich nach dem Kopfe zu (Exp. X, p. 109 und Exp. K, p. 112), wenn sie, kopfwärts gerichtet, in den Schwanz implantiert wird; es ist nicht anzunehmen, dass die bloße Umkehrung der Umgebung eine positive „Taxis“ in eine negative umwandle.

Allerdings scheinen die genannten Faktoren einen gewissen hemmenden Einfluss auf die Wachstumserscheinung auszuüben (p. 122). Dies erklärt sich jedoch ohne Hilfe von Reizwirkungen. Einige Versuche deuten nämlich mit Bestimmtheit darauf hin, dass die Bewegungsfähigkeit der Anlage doch von dem absoluten Differenzierungszustand der Bahn abhängig ist. Die Tatsachen, dass die Anlage bei dem Auswachsen in eine umgekehrte Bahn allmählich in eine Gegend gelangt, wo die Umgebung viel weiter als normal differenziert ist, und dass sie sich dabei gegen die Strömungsrichtung der sich verschiebenden Epidermis bewegt, genügen also, um die Verzögerung der Entwicklung in solchen Fällen zu erklären.

Die schon besprochenen Versuche eliminieren somit in den entsprechenden Fällen die Wirkung der Gesamtorganisation des Embryonalkörpers, des Nervensystems, der Polarität der umliegenden Gewebsteile, sowie anderer möglichen Quellen von taktischen Reizen als treibende Einflüsse bei der normalen Bewegung der Anlage der Seitenlinie. Ein weiteres Experiment (KQ, p. 117), wo die Anlage aus einem umgekehrten Mittelstück nach dem Kopfe zu wächst, ohne dass der Seitennerv intakt ist, schliesst sämtliche genannten Einflüsse simultan aus. Dieser Versuch in Verbindung mit demjenigen, wo die Anlage in einer ganz fremden Bahn auswächst (Exp. Inv. A₃, p. 95), beweist die vollständige kausale Unabhängigkeit der Bewegungserscheinung von der Umgebung. Die Ursache dafür ist demgemäss in der Anlage selber zu suchen.

Wenn nun die Experimente eine verneinende Antwort zur Frage von Reizwirkungen beim Auswachsen der Seitenlinie geben, so liegt es mir doch fern, die Existenz von richtenden Reizen überhaupt aus diesem Grund in Abrede stellen zu wollen. Es verdient jedoch hervorgehoben zu werden, dass mit wenigen Ausnahmen die experimentelle Begründung für die Zurückführung der so häufig in der tierischen Ontogenese auftretenden Bewegungserscheinungen auf die taktische bzw. trophische Reizbar-

keit der betreffenden Teile noch fehlt. Als solche Ausnahmen gelten nach *Loeb* (93) die Wanderung der Chromatophoren des Dottersacks auf die Blutgefäße zu bei *Fundulus*-Embryonen¹⁾ und nach *Driesch* (96) die Bewegungen der Mesenchymzellen bei Echinoderm-Larven²⁾. In seiner anregenden Arbeit über die Bedeutung der Reizphysiologie für die Ontogenese hat *Herbst* (94) eine Reihe ontogenetischer Vorgänge in Betracht gezogen, die er als möglicherweise durch Richtungsreize verursacht ansieht. Der Beweis, dass das Auswachsen der Seitenlinie, das eines der auffallendsten Beispiele einer ontogenetischen Wanderung darstellt, doch ohne Hilfe von Richtungsreizen geschieht; zeigt aber, wie vorsichtig man sein muss bei der Deutung solcher Bewegungsvorgänge als Reizwirkungen.

3. Die Differenzierungserscheinungen.

Auch auf die Differenzierungsvorgänge in der Anlage der Seitenlinie sind die umgebenden Gewebsteile von wenig Einfluss. So ist eine formbildende Wirkung seitens des Nervensystems durch die oben angeführten Versuche ausgeschlossen. Die einzelnen Sinnesorgane bilden sich normal aus, auch wenn das Vagusganglion oder gar der ganze Kopf vom Organismus frühzeitig entfernt wird. Dies trifft für sämtliche Einzelheiten der Differenzierung zu, nämlich die Anordnung der Zellen in den einzelnen Sinnesknospen, die Sonderung der Sinneszellen und Umhüllungszellen, die Anordnung des Pigments und die Bildung der kegelförmigen Fortsätze der Sinneszellen und der Sinneshaare. Die Bedeutung dieser Ermittlung ist schon oben (p. 79) unter Berücksichtigung der früheren Angaben ausführlich

¹⁾ Durch den Zusatz von Kalisalzen zum Seewasser wird nach *Loeb* der Kreislauf des Blutes bei *Fundulus*-Embryonen gehemmt, obgleich die Blutgefäße sich normal entwickeln. In solchen Fällen bleibt jedoch das Wandern der Pigmentzellen zu den Gefäßwänden aus, was durch den Mangel eines vom strömenden Blut ausgehenden Reizes zu erklären ist.

²⁾ *Driesch* hat durch Schütteln die Mesenchymzellen bei Echinus-Embryonen zerstreut und beobachtet, dass sie wieder zu ihrer ursprünglichen Lage zurückwandern, was nur durch die Wirkung von Reizen, die von gewissen Stellen im Ektoderm ausgehen, zu erklären ist. Die typische Anordnung der Mesenchymzellen bei der normalen Ontogenese ist nach *Driesch* ebenfalls dadurch zu erklären.

behandelt worden. Es sei hier nur darauf hingewiesen, dass die Einflüsse, die auf die ontogenetischen Vorgänge im Nervensystem wirken, andere sein müssen als die, die für die Erhaltung der Funktionsfähigkeit notwendig sind.¹⁾

Die anderen Experimente, die die Unabhängigkeit der Bewegungserscheinung von äusseren Einflüssen zeigen, beweisen auch, dass die Differenzierung der Organe ebenfalls von solchen Einflüssen unabhängig ist. So geht die Differenzierung normal vor sich in umgekehrt orientiertem Gewebe; die Sinnesorgane bilden sich auch in der atypisch gelegenen Bahn an der ventralen Myotomkante normal aus und das Gleiche gilt für die Anlage der Hauptseitenlinie, wenn sie die Bahn der dorsalen Linie einnimmt (Exp. M₃, p. 128).

Andererseits ist es offenbar notwendig, dass die Anlage Platz haben muss, um sich auszudehnen, wenn die einzelnen Sinnesknospen sich normal differenzieren sollen; denn in den Fällen, wo das Wachstum der Anlage gehemmt wird und sie sich anormal anhäuft, differenzieren sich die Sinnesorgane meist ganz atypisch (Exp. I₁₈, p. 123 und Fig. 25 und 26).

4. Schluss.

Aus dem Verlauf der Versuche geht es also hervor, dass die Strecke, die die Anlage der Seitenlinie bei ihrer Entwicklung durchwandert, durch die unmittelbare Umgebung vorgebildet ist, dass aber die Anlage selber vermöge ihrer eigenen Energie auswächst und sich differenziert. Das Vorgebildetsein der Wachstumsbahn lässt sich indessen nicht ohne weiteres als eine spezifische Zweckmässigkeitseinrichtung auffassen, denn die Bahn kann unter Umständen, wie die Versuche zeigen, auf ganz andere als die normale Weise von der Anlage benutzt werden und es gibt mindestens eine mögliche Bahn, die normalerweise nicht durchwachsen wird. Die Bahn ist bloss als der Weg des geringsten Widerstands anzusehen, worin die Anlage wächst, weil es ihr dort am leichtesten ist. Wenn die Bahn somit durch Führung der auswachsenden Anlage auch zur Bestimmung der Anordnung des ausgewachsenen Seitenorgansystems beiträgt, so ist doch das Spezifische in der Entwicklung die Entfaltung der Anlage selber,

¹⁾ Vergl. R o u x (1894). Gesamm. Abhand. Bd. II, p. 979.

was lediglich ihrem hochgradigen Selbstdifferenzierungsvermögen¹⁾ zuzuschreiben ist. Damit ist der Sitz der Ursache des Auswachsens und der späteren Differenzierung der Anlage für diejenige Entwicklungsperiode, womit die Versuche zu tun haben, festgestellt.²⁾ Dies sagt allerdings nichts über die Wirkungsweise der inneren Ursachen der Differenzierung; denn die Selbstdifferenzierung ist bloss ein „topographischer Begriff“, aber, wie R o u x hervorhebt, gerade in der Lokalisation der Ursachen von Entwicklungsvorgängen liegt eine Vorbedingung zum kausalen Aufschluss darüber.³⁾

Mit der Bezeichnung der Entwicklung der Seitenlinie als Selbstdifferenzierung wird selbstverständlich nicht behauptet, dass die Anlage der Seitenorgane schon im Keim als gesondertes

¹⁾ Driesch (99, p. 834) verweist auf die Verwirrung, die durch die kritiklose Anwendung des Wortes „Selbstdifferenzierung“ entsteht. Es sei daher an die ursprüngliche, von R o u x (Gesamm. Abh., II., p. 15) gegebene Definition dieses Begriffs erinnert. „Somit bedeutet Selbstdifferenzierung eines „Systemes“ von Teilen, dass entweder die Veränderung in ihrer Totalität, oder doch die „spezifische Natur“ der vor sich gehenden Veränderung durch die Energien des Systemes selber bestimmt wird.“

²⁾ Hierin erblicke ich nicht bloss etwas Negatives, wie Driesch (Ergebnisse d. Anat. u. Entwickl., Bd. 8, p. 836) überhaupt im Begriff der Selbstdifferenzierung, sondern eine positive Ermittlung, die durch das experimentelle Eliminieren von anderen Möglichkeiten erlangt worden ist. Sie sagt nicht nur, dass die betreffenden Entwicklungsvorgänge von diesem oder jenem nicht abhängen, sondern sie lokalisiert die Ursache der Erscheinungen in eine ganz bestimmte Stelle, nämlich in die Anlage selbst. Vergl. R o u x, 1902a, p. 649 und 1902b, p. 661.

³⁾ R o u x (Gesamm. Abh., Bd. II, p. 14) schreibt hierüber: „... Dies ist die Frage: Ist die Entwicklung des ganzen befruchteten Eies resp. einzelner Teile desselben ‚Selbstdifferenzierung‘ dieser Gebilde resp. Teile oder das Produkt von ‚Wechselwirkungen mit ihrer Umgebung‘? Eventuell, welches ist der Anteil jeder dieser beiden Differenzierungsarten in jeder Entwicklungsphase des ganzen Eies und seiner einzelnen Teile? In der Beantwortung dieser Frage liegt meiner Ansicht nach der Schlüssel zur kausalen Erkenntnis der embryonalen Entwicklung.“ p. 16, 17: „Jeder Forscher, der sich eingehend mit Entwicklungsmechanik befassen wird, wird finden, dass er bei der kausalen Beurteilung jedes sichtbaren Entwicklungsgeschehens immer wieder zunächst auf diese Frage stösst; und keine spezielle Untersuchung, welche wir auf diesem Gebiete vornehmen können, kann uns wirklichen kausalen Aufschluss geben, wenn sie nicht wenigstens bis zur Lösung dieser Frage in Bezug auf den untersuchten Vorgang fortgeführt worden ist.“

System gebildet ist und dass sie sich aus dem Ei überhaupt ohne Anstoss von aussen her entwickelt.¹⁾ Die Behauptung gilt, wie schon hervorgehoben, bloss für die zum Experimentieren benutzten Entwicklungsstadien, wo bei den jüngsten die Schwanzknospe eben zum Vorschein kommt. Die Wechselwirkungen der Embryonalteile, die es bestimmen, dass gewisse Zellen zur Seitenlinie werden, müssen zu einer früheren Entwicklungsperiode, wahrscheinlich einer beträchtlich früheren, tätig sein. Über die Natur von diesen Faktoren liegen bis jetzt keine experimentellen Data vor. Doch darüber und vor allem über den Zeitpunkt, wann die Eigenschaften der Seitenlinie endgültig den Zellen aufgeprägt werden, werden wohl solche Versuche wie die von Spe-mann (1902) Aufschluss geben können.

Die definitive Verteilung der Potenzen an die verschiedenen Zellgruppen des Embryo fällt jedenfalls in eine frühere Entwicklungsperiode als die sichtbare Differenzierung der Teile. In der im Kopf gelegenen und sichtlich noch undifferenzierten Epidermis-Verdickung, die die Anlage der Seitenlinie bei den zu den Verwachsungsversuchen gebrauchten Embryonen darstellt, sind die Eigenschaften der Seitenlinie potentiell vorhanden. Die Vorgänge, die man bei der Verfolgung der Entwicklung zu beobachten bekommt, sind der Ausdruck der verwickelten aber verborgenen Struktur der einfach aussehenden Anlage. Die einzelnen aktiven Erscheinungen sind dann nicht mehr auf die Wechselbeziehungen mit der Umgebung zurückzuführen.

Verzeichnis der zitierten Abhandlungen.

- Allis, Jr., E. P., 1889: The Anatomy and Development of the Lateral Line System in *Amia Calva*. *Journal of Morphology*. Vol. 2.
 Apáthy, St., 1892: Kontractile und leitende Primitivfibrillen. *Mitteil. Zool. Station Neapel*, Bd. 10.

¹⁾ Wie Roux angibt (Gesamm. Abh., II, p. 14) kann es „Selbstdifferenzierung im Sinne der Änderung des Bewegungszustandes eines einzelnen Körpers ohne äussere Einwirkung zufolge des Galilei'schen Beharrungsgesetzes nicht geben.“ Vergl. auch in dieser Beziehung Roux (1896), p. 334.

- Derselbe, 1896: Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. *Mitteil. Zool. Station Neapel*, Bd. 12.
- Arsheton, Richard, 1896: Notes on the Ciliation of the Ectoderm of the Amphibian Embryo. *Quart. Journ. Micr. Science*. Vol. 38.
- Balfour, F. M., 1878: A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes. Mem. Edition, Vol. I. London 1885.
- Beard, John, 1885: The System of Branchial Sense Organs and their Associated Ganglia in Ichthyopsida. *Quart. Journ. Micr. Science*, Vol. 26.
- Born, G., 1897: Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. *Archiv f. Entwicklungsmechanik*, Bd. 4.
- Clapp, Cornelia M., 1898: The Lateral Line System of *Batrachus Tau*. *Journal of Morphology*, Vol. 15.
- Corning, H. K., 1899: Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. *Morph. Jahrb.*, Bd. 27.
- Dohrn, A., 1891: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, 17. Nervenfasern und Ganglienzellen. *Histogenetische Untersuchungen. Mitteil. Zool. Station Neapel*, Bd. 10.
- Derselbe, 1901: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, 19. Vagus und Lateralis bei Selachier-Embryonen, 20. Die Schwann'schen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung. Erwiderung an A. von Kölliker. *Mitteil. Zool. Station Neapel*, Bd. 15.
- Driesch, Hans, 1896: Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von *Echinus microtuberculatus*. *Archiv f. Entwicklungsmechanik*, Bd. 3.
- Derselbe, 1899: Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. *Ergebniss. Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, Bd. 8, 1898.
- Derselbe, 1900: Studien über das Regulationsvermögen der Organismen, 4. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. *Archiv f. Entwicklungsmechanik*, Bd. 10.
- Godlewsky, Emil, 1902: Die Entwicklung des Skelett- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. *Archiv f. mikrosk. Anatomie*, Bd. 60.
- Goette, Alexander, 1875: Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- Harrison, R. G., 1898: The Growth and Regeneration of the Tail of the Frog Larva. *Archiv f. Entwicklungsmechanik*, Bd. 7.
- Derselbe, 1901: Über die Histogenese des peripheren Nervensystems bei *Salmo salar*. *Archiv f. mikrosk. Anatomie*, Bd. 57.
- Derselbe, 1903: On the Differentiation of Muscular Tissue when Removed from the Influence of the Nervous System. *Proc. Ass. Am. Anat. American Journal of Anatomy*, Vol. 2.
- Herbst, Curt, 1894: Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. I. Die Bedeutung der Richtungsreize. *Biol. Zentralbl.*, Bd. 14.
- Derselbe, 1901 a: Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stellen von Augen. V. Weitere Beweise für die Abhängigkeit des Regenerates von den nervösen Zentralorganen. *Archiv f. Entwicklungsmechanik*, Bd. 13.

- Derselbe, 1901 b: Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.
- His, W., 1886: Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. Abhandl. math. phys. Klasse, Kgl. Sächs. Gesell. Wiss., Bd. 13.
- Kölliker, A., 1885: Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 43.
- Leydig, Franz, 1850: Über die Schleimkanäle der Knochenfische. Archiv f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1850.
- Loeb, Jacques, 1893: Über die Entwicklung von Fischembryonen ohne Kreislauf. Pflügers Archiv, Bd. 54.
- Malbranc, M., 1875: Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 26.
- Mall, F. P., 1896: Reversal of the Intestine. Johns Hopkins Hospital Reports, Vol. 1.
- Meyer, Semi, 1897: Durchschneidungsversuche am Nervus Glossopharyngeus. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 48.
- Morgan, T. H., 1895: The Formation of one Embryo from two Blastulae. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 2.
- Derselbe, 1901: Regeneration. New York, 1901.
- Peabody, James E., 1897: The Ampullae of Lorenzini of the Selachii. Zoological Bulletin, Vol. 1.
- Platt, Julia B., 1894: Ontogenetische Differenzierung des Ektoderms in Necturus. I. Studie. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 43.
- Dieselbe, 1896: Ontogenetic Differentiations of the Ectoderm in Necturus. Study 2. On the Development of the Peripheral Nervous System. Quart. Journ. Micr. Science, Vol. 38.
- Raffaele, F., 1900: Ricerche intorno alle sviluppo della linea e del nervo laterale negli Anfibi. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 17.
- Randolph, Harriet, 1900: Chloretone (Acetonchloroform): an Anaesthetic and Macerating Agent for Lower Animals. Zool. Anzeiger, Bd. 23.
- Retzius, Gustaf, 1898: Zur Kenntnis der Lorenzinischen Ampullen der Selachier. Biol. Untersuchungen, N. F., Bd. 8.
- Roux, W., 1885: Einleitung zu den „Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo“. Zeitschr. f. Biol., Bd. 21. Auch in gesamm. Abhandl., Bd. 2.
- Derselbe, 1893: Über die Selbstordnung der Furchungszellen. Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. 2.
- Derselbe, 1894: Die Methode zur Hervorbringung halber Froschembryonen und zum Nachweis der Beziehung der ersten Furchungsebenen des Froscheies zur Medianebene des Embryo. Anat. Anzeiger, Bd. 9. Auch in gesamm. Abhandl. Bd. 2.
- Derselbe, 1896: Über den Anteil von Auslösungen an der individuellen Entwicklung. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 4.
- Derselbe, 1902 a: Über die Selbstregulation der Lebewesen. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 13.

- Derselbe, 1902 b: Referat über Curt Herbst, Formative Reize in der tierischen Ontogenese, Ibid.
- Schaper, Alfred, 1893: Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Erste Mitteilung. Haben künstlich aufgelegte Defekte des Zentralnervensystems oder die vollständige Elimination desselben einen nachweisbaren Einfluss auf die Entwicklung des Gesamtorganismus junger Froschlarven. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 6.
- Schultze, F. E., 1861: Über die Nervenendigung in den sogenannten Schleimkanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen athmenden Amphibien. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., 1861.
- Derselbe, 1870: Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 6.
- Semper, C., 1875: Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arbeiten zool. zoot. Inst. Würzburg, Bd. 2.
- Spemann, Hans, 1902: Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei. II. Archiv. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 15.
- Szymonowicz, Ladislaus, 1897: Ueber den Bau und die Entwicklung der Nervenendigungen im Entenschnabel. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 48.
- v. Vintschgau, M. und Hönigschmied, J., 1877: Nervus glosso-pharyngeus und Schmeckbecher. Pflügers Archiv, Bd. 14.
- Vöchting, H., 1892: Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie, Tübingen 1892.
- Van Wijhe, J. W., 1882: Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhand. koninkl. Akad. Wetenschappen. 22 Deel.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III—V.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

- ag* = Acusticus-Ganglion.
at so = Sinnesorgane der Seitenlinie, die atypisch differenziert sind.
ax = Achsenzylinder-Fortsatz.
bl = Bläschen an der Spitze eines sich entwickelnden Sinnesorgans.
bm = Basalmembran der Epidermis.
cb = Cutisblatt.
ch = Chorda dorsalis.
d = Darm.
dk = Deckschicht der Epidermis.
ek = Ende des auswachsenden Achsenzylinder-Fortsatzes.
ep = Epidermis.

- fl z* = Flimmerzelle.
gr = Grundsicht der Epidermis.
gz = Ganglienzelle.
hf = Hautfalte, die bei der Verwachsung entstanden ist.
iv = Intersegmentale Verdickung der Epidermis.
lg = Lateralganglion.
med = Medullarrohr.
my = Myotom.
ob = Gehörblase.
p = Pigmentschicht der Epidermis.
sch z = Schwann'sche Scheidezelle.
sh = Sinneshaar.
sl = Seitenlinie.
sn = Seitennerv s. n. lateralis.
sp = Seitenplatten.
sz = Sinneszelle.
tr g = Trigemini-Ganglion.
u z₁ = Umhüllungszelle (innerer Reihe) der Sinnesorgane.
u z₂ = Umhüllungszelle (äusserer Reihe).
ver = Verwachsungsgrenze.
vg = Vagusganglion.
w f = Wurzelfaser einer Vagusganglienzelle.

Tafel III.

Sämtliche Figuren auf dieser Tafel sind nach lebenden Frosch-embryonen bzw. Larven gemalt.

- Fig. 1—4. Verlauf des Grundversuchs (Experiment F₄₂); vorderer Teil des Tieres, *Rana sylvatica*; hinterer Teil, *Rana palustris*. × 19.
- Fig. 1. Zusammengesetzter Embryo, zwei Stunden nach der Heilung. Am Bauch ist die Wunde noch etwas offen.
- Fig. 2. Derselbe Embryo, sechsundzwanzigeinhalb Stunden nach der Zusammensetzung. Die Bauchwunde ist hier vollständig geschlossen. Die Haut des Vorderstücks hat sich am Rücken etwas über das Hinterstück verschoben. Der vom dunklen Bestandteil ausgehende dunkle Strich ist die Anlage der Seitenlinie.
- Fig. 3. Derselbe Embryo, einundfünfzig Stunden nach der Zusammensetzung. Weitere Verschiebung der Haut des Vorderstücks. Die dunkle Seitenlinie erstreckt sich bis auf den Schwanz und endigt etwas verdickt. Anfängliche Aufhellung der Schwanzflosse.
- Fig. 4. Dasselbe Individuum, etwas über vier Tage nach der Zusammensetzung. Die Seitenlinie (Hauptreihe) erscheint jetzt als eine Reihe schwarz pigmentierter Punkte. Vierundachtzig davon sind innerhalb der *Palustris*-Epidermis vorhanden. In der Rückenflosse zeigt sich die dorsale Reihe, aber nicht so deutlich.

- Fig. 5. Oberflächenbild der Epidermis vom Bauch eines zusammengesetzten Embryo im Stadium von Fig. 2. ver = Grenze zwischen *Sylvatica*- und *Palustris*-Epidermis. Die mit dunklen Zellen bedeckte gelbe Zone (a) stellt denjenigen Teil vom *Palustris*-Dotter dar, der von der verschobenen *Sylvatica*-Epidermis überdeckt ist. Die rundlichen Zellen sind Flimmerzellen. $\times 200$.
- Fig. 6. Oberflächenbild von drei Sinnesorganen der Seitenlinie mit umliegendem Teil der Epidermis von einer normalen *Sylvatica*-Larve, Länge, ca. 10 mm, Alter, vier bis fünf Tage älter als das Transplantationsstadium. Das mittlere der drei Sinnesorgane ist bei tiefer, die beiden anderen bei oberflächlicher Einstellung gezeichnet. $\times 325$.
- Fig. 7. Oberflächenbild von drei Sinnesorganen einer *Palustris*-Larve, die etwas älter war, als die *Sylvatica*-Larve. Das an der rechten Seite der Figur befindliche Sinnesorgan ist bei tiefer Einstellung gezeichnet $\times 325$.
- Fig. 8. Oberflächenbild von drei Sinnesorganen der Seitenlinie einer zusammengesetzten Larve im Stadium von Fig. 4. Die Sinnesorgane haben alle Merkmale von *Sylvatica*-Organen, sind aber von *Palustris*-Epidermis umgeben. $\times 325$.

Tafel IV.

- Fig. 9. Aus einem Frontalschnitt durch einen Embryo von *R. sylvatica*, 3,3 mm lang (Textfig. 1). $\times 75$.
- Fig. 10. Teil von einem Querschnitt durch die Vagusgegend eines Embryo von *R. sylvatica*, 4 mm lang (Textfig. 2). $\times 75$.
- Fig. 11. Vagusganglion und Anlage der Seitenlinie aus einem Frontalschnitt durch einen Embryo von *R. palustris*, 4 mm lang (Textfig. 3). $\times 613$.
- Fig. 12. Vagusganglion und Anlage der Seitenlinie aus einem Sagittalschnitt durch einen Embryo von *R. palustris*, 3,8 mm lang. Die eine Zelle (g z) ist nach einem daneben liegenden Schnitt hinein gezeichnet worden. $\times 613$.
- Fig. 13. Teil eines Frontalschnittes durch einen Embryo von *Amblystoma punctatum*, ca. 6 mm lang. $\times 52$.
- Fig. 14. Teil des Vagusganglions und der Anlage der Seitenlinie aus demselben Schnitt wie Fig. 13. $\times 525$.

Tafel V.

- Fig. 15. Teil eines Frontalschnittes durch einen Embryo von *R. virescens*, 4 mm lang (Textfig. 4). $\times 75$.
- Fig. 16. Anfangsstadium eines Sinnesorgans der Seitenlinie aus einem Frontalschnitt eines Embryo von *R. virescens*, 5,2 mm lang (Textfig. 5). $\times 613$.
- Fig. 17. Weiter differenziertes Sinnesorgan aus einem Frontalschnitt durch eine *Virescens*-Larve, 6,5 mm lang (Textfig. 6). $\times 613$.
- Fig. 18. Noch weiter differenziertes Sinnesorgan aus einem Frontalschnitt einer *Sylvatica*-Larve, sechs Tage älter als das Transplantationsstadium. Experiment Ks. $\times 613$.

- Fig. 19. Sinnesorgan aus einem Frontalschnitt durch eine Larve von *R. sylvatica*, 15,5 mm lang: nach einem in Pikro-Osmium-Säure konservierten und nachträglich mit Gerbsäure gebeiztem Präparat. $\times 613$.
- Fig. 20. Sinnesorgan einer Larva von *R. palustris* desselben Alters wie die *Sylvatica*-Larve, wonach Fig. 18 gezeichnet wurde. $\times 613$.
- Fig. 21. Sinnesorgan aus dem Schwanz eines zusammengesetzten Embryo (Experiment M₁₀) derselben Art, wie der in Fig. 1-4 abgebildete, fünf Tage nach der Verwachsung eingelegt. Das Sinnes-Organ ist *Sylvatica*-Ursprungs; die Haut gehört zum *Palustris*-Komponenten. Mit Fig. 18 und 20 zu vergleichen. $\times 613$.
- Fig. 22. Sinnesorgan aus einem zusammengesetzten Embryo (Exp. M₀₈). Der Embryo wurde drei Tage nach der Zusammensetzungsoperation, zwei Tage nach dem Abschneiden des Kopfes (Entfernung des Vagusganglions) konserviert. $\times 613$.
- Fig. 23. Sinnesorgan, parallel zur Hautoberfläche getroffen; aus einem Sagittalschnitt durch einen 15 mm langen Embryo von *R. sylvatica* (C₃), $\times 613$.
- Fig. 24. Aus einem Frontalschnitt durch einen zusammengesetzten Embryo (Experiment M₀₈). Stück der Epidermis an der Verwachsungsgrenze (ver) und Reste des proximalen Teils vom Seitennerven. $\times 613$. (Vergl. Fig. 22.)
- Fig. 25. Aus einem Frontalschnitt durch einen zusammengesetzten Embryo (Experiment I₁₀). Verhinderung des Auswachsens der Seitenlinie durch Hautfaltenbildung an der Verwachsungsgrenze. $\times 153$.
- Fig. 26. Aus einem Frontalschnitt durch die Rückenflosse desselben Exemplars. Ablenkung der dorsalen Seitenlinie durch Narbenbildung an der Verwachsungsgrenze. $\times 153$.