

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Ueber experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defect.

Von

Hans Spemann.

(Aus dem zoologischen Institut zu Würzburg.)

Hierzu Taf. 23 u. 24 und 24 Abbildungen im Text.

Unter den Doppelbildungen, welche sich durch mediane Schnürung von *Triton*-Keimen erzielen lassen, kommen ausser solchen, bei denen die beiden Vorderenden wohl ausgebildet und von annähernd gleicher Grösse sind, nicht selten auch andere vor, bei denen das eine Vorderende mehr oder weniger defect ist. Die umstehenden Fig. A und B mögen das vorläufig anschaulich machen. Bei später Schnürung scheint diese ungleiche Entwicklung sogar die Regel zu sein; unter den kürzlich (1903, 1) von mir veröffentlichten Fällen von Schnürung nach Beginn der Gastrulation befand sich nur ein einziger (p. 608, fig. 21), bei dem beide Vorderenden wohl gleich gut entwickelt waren. Die besondern Bedingungen aufzuklären, unter welchen diese Defectbildungen entstehen, erscheint von vorn herein als wünschenswerth; denn da die Folgerungen aus all diesen Experimenten fast bloss durch Ausschluss gewonnen werden, so ist es in besonderm Maass anzustreben, dass im ganzen Umkreis der in Betracht kommenden Thatsachen kein unaufgearbeiteter Rest übrig bleibt. Auch liess

sich schon Einiges feststellen, was der Analyse Erfolg verspricht und uns erlaubt, wenigstens scharf umgrenzte, dem Experiment zugängliche Fragen aufzuwerfen.

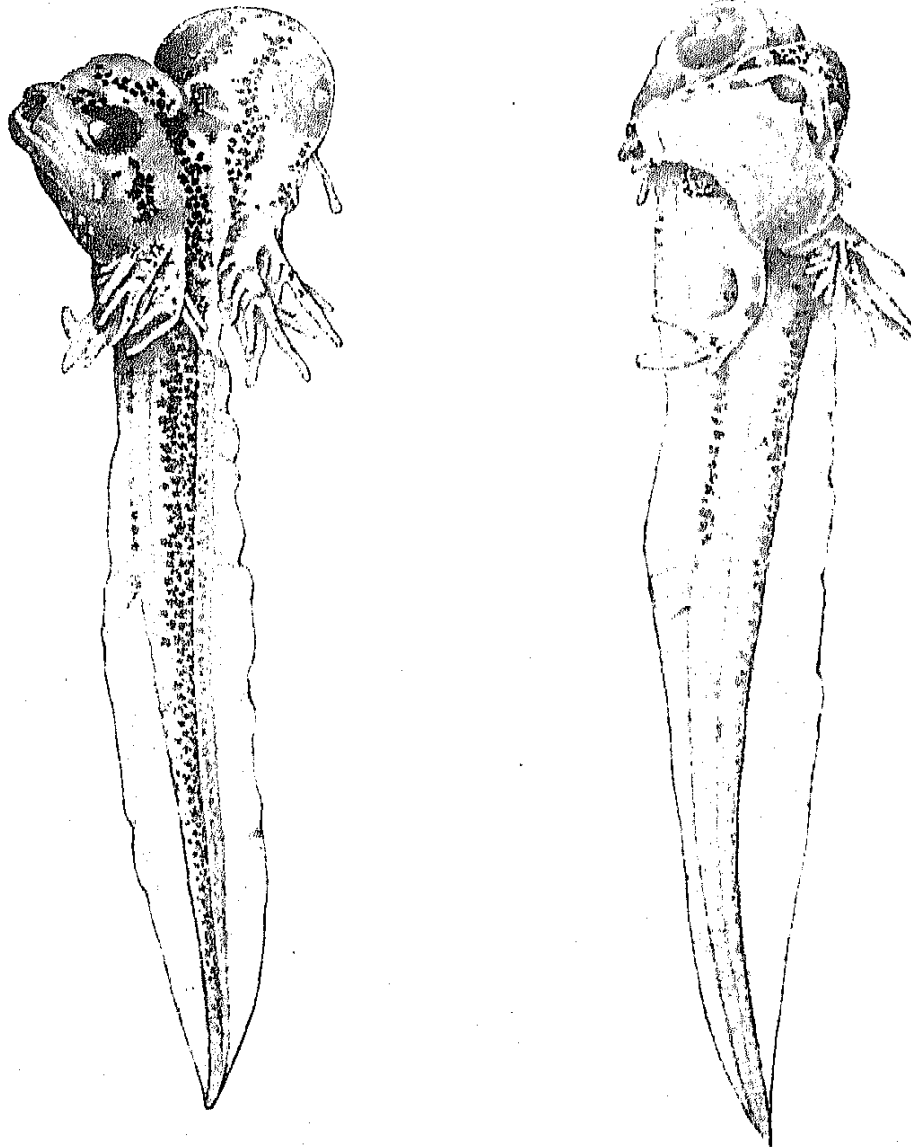


Fig. A.

Fig. B.

Larve von *Triton taeniatus* (01, 143) mit Verdoppelung des vordern Körperendes. Der rechte Kopf ist normal, der linke cyclopisch defect. Der defecte Kopf ist in Fig. A von links und etwas von vorn gesehen, in Fig. B von unten und vorn. Die Augen sind einander abnorm genähert, die Riechgruben verschmolzen (in Fig. A über der Mundöffnung), auch das Maul etwas verkümmert. Im Uebrigen ist der defecte Kopf vollkommen bilateral symmetrisch. 15 : 1.

Die erste dieser Thatsachen ist die, dass die meisten der entstandenen Defectbildungen sich in eine Reihe ordnen lassen, die vom

normalen Zustand durch Uebergänge zum höchsten Grad des Defects führt; die Formen sind also nicht gesetzlos, sondern sie folgen einem bestimmten Typus, der in den mittlern Fällen als Cyclopie bezeichnet wird, in den schwächsten als Cebocephalie, in den stärksten als Triocephalie.

Wichtiger noch ist die zweite Thatsache, dass sich schon eine der Ursachen angeben lässt, durch welche die Defectbildung bedingt ist; sie entsteht nämlich meist bei nicht genau medianer, sondern etwas schräger Schnürung, und zwar entwickelt sich das defecte Vorderende auf derjenigen Hälfte des Keims, von welcher das Vorderende der Hauptsymmetrieebene abgewandt ist. Mit der Darstellung und Discussion dieser letztern Thatsache will ich beginnen.

Wie nach genau medianer und frontaler, so lässt sich auch nach schräger Schnürung die Medianebene des Keims zu Beginn der Gastrulation erkennen, und zwar an der Stellung des Urmunds. Mehrere derartige Keime habe ich schon im Zweizellenstadium gezeichnet; bei ihnen bildete die erste oder die zweite Furche mit der Ligatur einen Winkel, welcher dem entsprach, den im Gastrulastadium Ligatur und Medianebene mit einander einschlossen. Drei Beispiele mögen das erläutern.

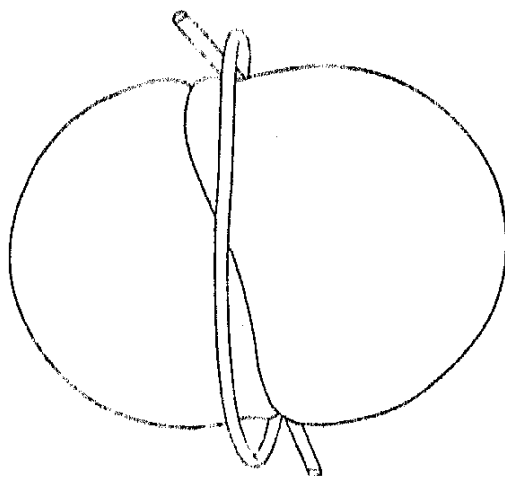


Fig. C.

Entwicklung unter schräger Schnürung, Zweizellenstadium (14./5., 2,40 Nm.), Ansicht vom animalen Pol; erste Furche und Ligatur bilden mit einander einen spitzen Winkel. 27:1.

Das erste Object (01, 64) wurde am 14./5., 2,40 Nm. im Zweizellenstadium eingeschnürt, nicht genau längs der ersten Furche, sondern im spitzen Winkel zu ihr, Fig. C, dann sofort stark nach-

geschnürt; am Abend, 6,45 Nm. wurde noch einmal nachgeschnürt. Am nächsten Tag begann die Gastrulation; Fig. D zeigt die Gastrula

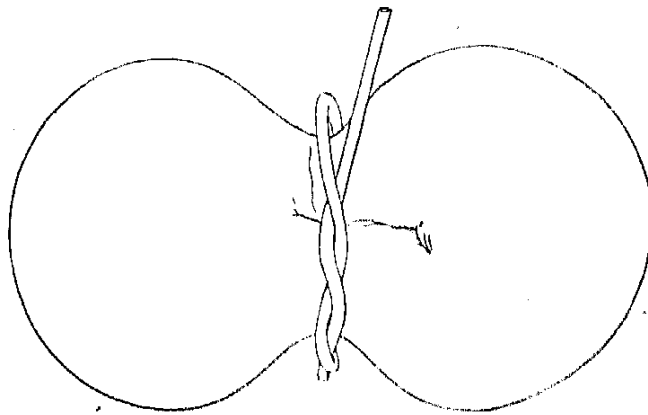


Fig. D.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. C nachgeschnürt. Beginn der Gastrulation (15./5., 3.20 Nm.); Ansicht vom vegetativen Pol. Medianebene und Ligatur bilden mit einander einen spitzen Winkel, von annähernd derselben Grösse wie in Fig. C. 27 : 1.

vom 15./5., 3.20 Nm. Die Medianebene, d. h. die Ebene, welche den Urmund symmetrisch theilt, bildet mit der Ebene der Ligatur einen spitzen Winkel von annähernd derselben Grösse wie derjenige, um

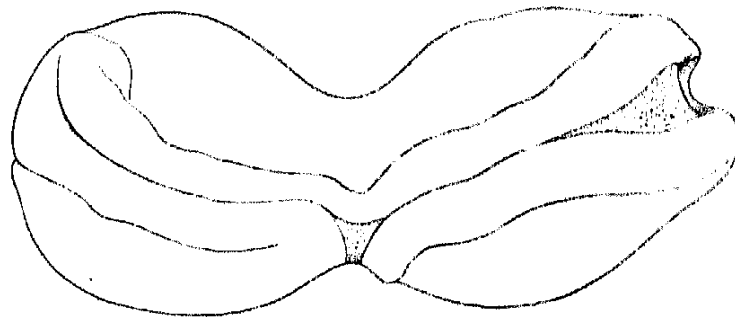


Fig. E.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. C und D. beim Schluss der Medullarwülste (17./5., 12.20 Nm.). Weitgehende vordere Verdoppelung; das rechte Vorderende normal ausgebildet, die Wülste vorn noch nicht ganz zusammengedrückt; das linke Vorderende erheblich schmätziger, das Medullarrohr in ganzer Länge geschlossen. 27 : 1.

den die erste Furchungsebene auf Fig. C von der Schnürungsebene abweicht; um die beiden Figuren vergleichen zu können, muss man in Betracht ziehen, dass Fig. C den Keim in der Ansicht von oben,

Fig. D von unten wiedergibt, wie ohne Weiteres an der Lage des Knotens zu erkennen ist. Nach 2 Tagen, am 17./5., 12.20 Nm., zeigte sich als Folge der starken Schnürung eine weit gehende Verdoppelung des Vorderendes, Fig. E; von den Medullaranlagen war die linke deutlich schwächer als die rechte, ihre Wülste schon ganz zusammengerückt, während die der rechten noch klafften. Der Vergleich mit der Gastrula der Fig. D lehrt, dass die besser ausgebildete Medullaranlage sich auf derjenigen Hälfte des Keims befindet, welche mehr von dem Zellenmaterial dorsal von der obern Urmundlippe besitzt. Als die Doppelbildung nach weitem 5 Tagen, am 22./5., 9 Vm., conservirt wurde, hatte das rechte Vorderende einen ganz normalen Kopf mit kurzen Kiemenstummeln und Kieferbogenfortsätzen; der Kopf des linken Vorderendes dagegen war sehr defect, namentlich die Spitze des Hirns; Kiemenstummeln waren deutlich, die Kieferbogenfortsätze in der Mitte zu einem verschmolzen.

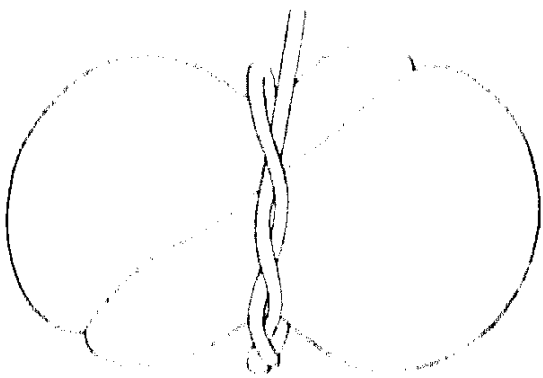


Fig. F.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Zweizellenstadium (6./6., 3.30 Nm.), Ansicht vom vegetativen Pol; erste Furchung und Ligatur bilden mit einander einen Winkel von etwa 45°. 27 : 1.

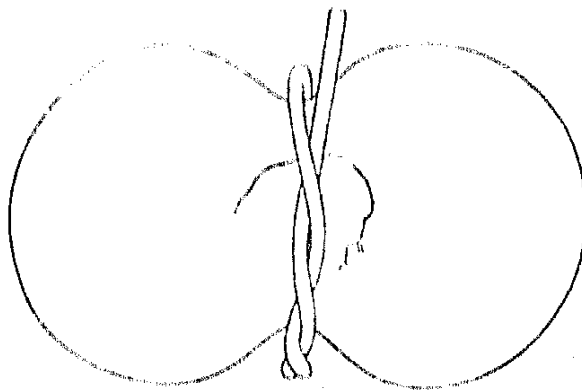


Fig. G.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. F, Urmund Uförmig (7./6., 3.30 Nm.). Medianebene und Ligatur bilden mit einander immer noch einen Winkel von etwa 45°. 27 : 1.

Das nächste Object (01, 81) soll nur zeigen, wie die Richtung des Urmunds mit der Lage der ersten Furchungsebene übereinstimmt. Die letztere bildet mit der Ligatur einen Winkel von etwa 45°, Fig. F; um etwa denselben Betrag weicht nachher die Medianebene, die den Uförmigen Urmund symmetrisch theilt, von der Ligatur ab, Fig. G. Am Embryo war später das rechte Vorderende normal, das linke defect.

Wird der Winkel zwischen Ligatur und Medianebene noch grösser, nähert er sich 1 R, so wird auf der minder begünstigten

Seite gar kein eigentliches Vorderende mehr gebildet. Bei schwacher Schnürung macht sich überhaupt keine Störung der Entwicklung bemerklich, gerade wie bei schwacher frontaler Schnürung; bei starker Schnürung wird nur ein kleiner Höcker abgespalten, der wieder verstreichen kann. Einen derartigen Fall (01, 65) zeigen die Fig. H—K. Das Object wurde behandelt wie das erst erwähnte,

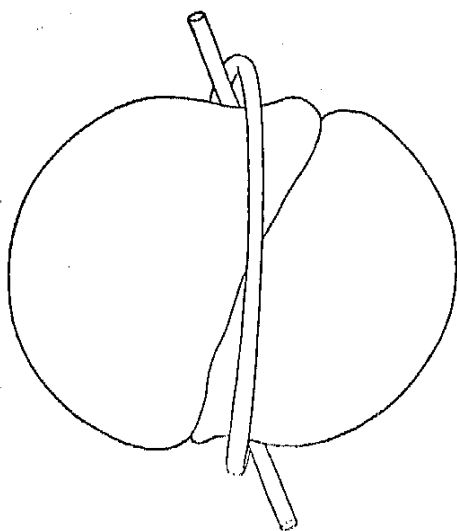


Fig. H.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Zweizellenstadium (14./5., 3.10 Nm.), Ansicht vom animalen Pol; erste Furchung und Ligatur bilden mit einander einen spitzen Winkel. 27 : 1.

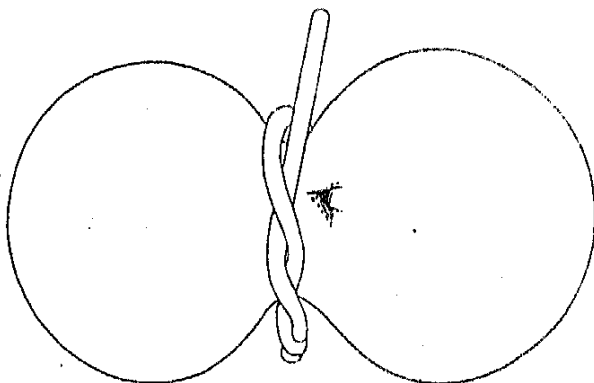


Fig. J.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. H, nachgeschnürt; Beginn der Gastrulation (15./5., 3.35 Nm.); Ansicht vom vegetativen Pol. Medianebene steht ungefähr senkrecht auf der ersten Furchungsebene. 27 : 1.

am 14./5., 3.10 Nm. im Zweizellenstadium eingeschnürt, im spitzen Winkel zur ersten Furchungsebene, wie Fig. H. in der Ansicht von oben zeigt, dann sofort und später, 6.50 Nm. noch einmal nachgeschnürt. In Fig. J ist die Gastrula dargestellt, in der Ansicht von unten (man beachte wieder die Lage des Knotens). Die Medianebene lässt sich hier nicht sehr deutlich erkennen; es scheint aber, dass sie senkrecht zur ersten Furchungsebene steht. Ganz sicher wird das durch die Lage der Medullarwülste; sie liegen schräg bis

quer unter der Ligatur, Fig. K. Wäre die Schnürung weniger stark gewesen, so hätte sie die Entwicklung kaum wesentlich beeinflusst; so aber zeigt der linke Medullarwulst einen kleinen Höcker, den man als äusserst rudimentäres linkes Vorderende auffassen kann.

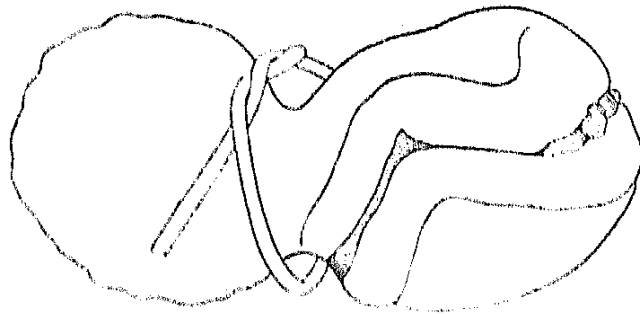


Fig. K.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. H und J, beim Schluss der Medullarwülste (17.5., 12.50 Nm.) Entsprechend der fast queren Schnürung keine deutliche Verdoppelung des Vorderendes, sondern bloss kleiner Höcker links. 27 : 1.

Aus den oben mitgetheilten Thatsachen lässt sich zunächst ersehen, mit welcher Zähigkeit der Tritonenkeim die schon im Augenblick der Schnürung, also im Zweizellenstadium, vorhandene bilaterale Symmetrie festhält, trotz der weit gehenden Deformation seiner Gestalt durch die Ligatur. Schon früher (1901/2, p. 236) besprach ich zwei derartige Fälle, über die mir aber erst vom Gastrulastadium an Zeichnungen vorlagen, so dass ich nicht mit Sicherheit entscheiden konnte, ob die schräge Stellung der Gastrula durch schräge Schnürung bewirkt worden war oder durch Zellverlagerungen; jetzt kann ich das, was ich damals nur für sehr wahrscheinlich hielt, durch die Beobachtung bestätigen. Die geschnürten *Triton*-Keime verhalten sich also in diesem Punkt gerade so wie die zwischen Glasplatten gepressten Froscheier, bei denen nach den Versuchen von O. HERTWIG (1893) und G. BORN (1893) die Veränderung der Gestalt wohl auf die Richtung der Zelltheilungen, nicht aber der Medianebene von Einfluss ist, und unterscheiden sich wesentlich von den Seeigeleiern, bei denen nach BOYER'S (1901, p. 160) Beobachtungen mit der Gestalt auch die Richtung der Medianebene abgeändert werden kann.

Ferner folgt aus diesen Fällen, denen sich eine Anzahl anderer anreihen liesse, dass zwischen schräger Schnürung und Defectbildung eine ursächliche Beziehung besteht, derart, dass sich das defecte Vorderende auf derjenigen Hälfte des

Keims entwickelt, von der die Medianebene des virtuellen Embryos abgewendet ist. Dieser Schluss wird dadurch nicht erschüttert, dass der cyclopische Defect ausnahmsweise auch an beiden Köpfen auftritt, wie ich weiter unten mittheilen werde; denn es wird ja nicht die auch sonst unhaltbare Behauptung aufgestellt, dass die bei schräger Schnürung eintretenden Entwicklungsbedingungen die einzigen seien, unter denen cyclopische Defectbildung entstehen kann. Dagegen liegt eine unzweifelhafte Schwierigkeit in der Thatsache, dass bei schräger Schnürung auch beide Köpfe normal ausgebildet werden können; ich habe das freilich nur ein einziges Mal beobachtet, in dem früher mitgetheilten Fall (1901, 2, p. 236, fig. 7—9), dessen weitere Entwicklung ich kürzlich (1903, 1, p. 558; tab. 17, fig. 6, tab. 18, fig. 4—6) näher beschrieben habe. Ich schiebe es auf die äusserst schwache Schnürung, dass die Verdoppelung trotz der schrägen Ligatur so regelmässig wurde. Diese Fälle müssen natürlich bei der schliesslichen Erklärung der Defectbildung mit in Rechnung gezogen werden, doch scheinen sie mir das allgemeine Ergebniss nicht zu beeinträchtigen, dass zwischen schräger Schnürung und ungleicher Ausbildung der beiden Vorderenden die oben formulirte Beziehung besteht.

Welcher Art nun im Einzelnen der ursächliche Zusammenhang ist, warum auf der minder begünstigten Seite des Keims ein kleineres Vorderende entsteht und warum aus diesem ein defectes Hirn statt eines normalen von verkleinerten Dimensionen, diesen Fragen treten wir zweckmässiger Weise erst näher, wenn wir den Bau der Defectbildungen im spätern Entwicklungsstadium an einigen Beispielen kennen gelernt haben. Wir beginnen am besten mit einem ausgesprochenen, aber nicht extremen Fall von Cyclopie.

Das zu beschreibende Object (00, 124) war im Zweizellenstadium eingeschnürt worden; es entwickelte sich im Laufe von 11 Tagen zu einer Doppelmissbildung vom Typus des Janus parasiticus asymmetros. Schon in der äussern Ansicht liess sich erkennen, dass der (vom Hauptembryo aus gerechnet) rechte Vorderkopf im Wesentlichen normal ist, mit 2 Augen und Riechgruben in normaler Lage, der linke dagegen defect, und zwar in der für die Cyclopie charakteristischen Weise (Fig. L). Die beiden Augen, statt durch Vorderhirn und Riechgruben von einander getrennt zu sein, stossen in der Mittellinie mit ihren ventralen Theilen zusammen, so dass der fötale Augenspalt des einen Auges in den des andern über-

geht. Ueber diesem Doppelauge liegt die einheitliche Riechgrube. — Der Embryo wurde in schräger Richtung geschnitten (Taf. 23, Fig. 2—5), aus der Serie wurde nach KASTSCHENKO's Methode eine Reconstruction der Oberfläche des Doppelhirns und seiner Adnexa hergestellt (Taf. 23, Fig. 1).

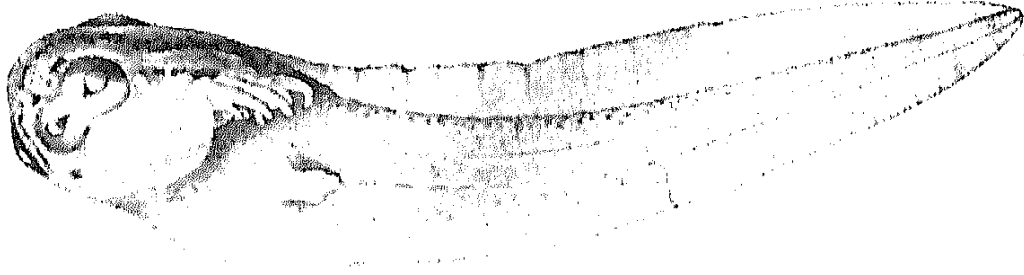


Fig. 1.

Larve von *Triton laciniatus* (00, 124) mit sehr schwacher Verdoppelung des vordern Körperendes; der rechte Kopf (fast ganz verdeckt) ist normal, der linke cyclopisch defect. An der Figur sieht man das cyclopische Doppelauge mit getrennten Linsen, darüber die einheitliche Riechgrube. 15:1. Vgl. Taf. 23, Fig. 1—5.

Die beiden Vorderköpfe schauen nach fast genau entgegengesetzten Seiten (Fig. 1). Die Vorderhirne sind völlig getrennt, ebenso die Paraphysen der Zwischenhirne; die Hinterenden dieser letztern oder erst die Vorderenden der Mittelhirne treffen auf einander. Von der Vereinigungsstelle geht es wieder nach vorn und hinten aus einander; nach hinten zu einem normal aussehenden Mittel- und Hinterhirn mit normalen Hörblasen, nach vorn zu einem Medullarstummel, der sich erst stark verjüngt, dann wieder kolbig anschwillt und an seinem distalen Ende zwei Hörblasen von verschiedener Grösse angelagert hat. Die beiden Componenten der Doppelmissbildung sind also in der für den Janus charakteristischen Weise übers Kreuz verbunden; man kann sich den Medullarstummel aus zwei Längshälften zusammen gesetzt denken, von denen die eine zum rechten, die andere zum linken Kopf gehört. Ueber diese von mir oft beobachteten und auch schon mehrfach erwähnten Bildungen denke ich später ausführlicher zu berichten.

Von den beiden Vorderköpfen ist der rechte wohl entwickelt, wie schon die äussere Ansicht zeigte. Das Vorderhin (Fig. 1—4 *V. H.*) ist regelrecht in die beiden Bläschen gegliedert (Fig. 1 u. 2); rechts und links liegt ihnen das Epithel der normalen, offenen Riechgruben an (Fig. 1, 3, 4 *fov. olf.*), an die der Nerv von hinten tangential

heran tritt (Fig. 1, *N. olf.*). Die Augen (Fig. 1—5 *oc.*) sind annähernd normal, das linke (innenständige) ist kleiner als das rechte (ausenständige), seine Linse etwas in die Retina eingedrückt (Fig. 4); beide Augen hängen in normaler Weise durch den *N. opticus* (Fig. 1 *N. opt.*) mit dem Zwischenhirn zusammen. Zwischen die beiden Vorderhirnbläschen schiebt sich die Paraphyse des Zwischenhirns ein (Fig. 1, 2 *pp*).

Von diesem normalen Vorderabschnitt des Hirns lässt sich der cyclopisch defecte der andern Hälfte dadurch ableiten, dass man sich an der Medullarplatte, aus der er entstand, einen medianen Streifen ausgefallen denkt. Man kann dabei zweckmässiger Weise eine reconstruirte Ventralansicht (Taf. 1, Fig. 10) und Seitenansicht (1902, tab. 17, fig. 4) zu Hilfe nehmen. Die in der Verwachsungsnaht der Medullarwülste gelegene Paraphyse wird von dem Ausfall nicht betroffen (Taf. 23, Fig. 1 u. 2 *pp*¹), dagegen ist das Vorderhirn ungegliedert (Fig. 1—3 *V. H.*¹), und der basale Theil des Zwischenhirns sammt den Augenstielen fehlt, so dass die Augen mit ihren ventralen Hälften zusammenstossen (Taf. 1, Fig. 1, 4, 5 *oc*¹). In Folge dessen gehen die fötalen Augenspalten, die sich auf der Ventralseite der primären Augenblase bilden (1902, tab. 17, fig. 2 u. 4), in einander über, wie schon von aussen zu sehen war (Fig. L auf S. 437). In den Winkel zwischen ungegliedertem Vorderhirn und Doppelaugel ist die einheitliche Riech„grube“ eingelagert (Fig. 1—3 *fov. olf*¹), ein nach aussen abgeschlossenes Bläschen, welches seine Zusammensetzung aus zwei Componenten ausser durch seine mediane Lage auch dadurch verräth, dass es zwei Riechnerven besitzt (Fig. 1, *N. olf*¹). Die Vorstellung, dass mediane Theile der Medullarplatte und folglich des Hirnbodens ausgefallen sind, soll zunächst nur dazu dienen, die Auffassung der allgemeinen Formverhältnisse zu erleichtern, ohne über ihr Zustandekommen etwas auszusagen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir es in diesem Falle mit derjenigen Art von Defectbildung zu thun haben, welche als Cyclopie oder Cyclencephalie bezeichnet wird. Man vergleiche, um sich dessen zu vergewissern, nebenstehende Abbildung eines menschlichen Cyclopien mit Fig. L auf S. 437 und Fig. 1 auf Taf. 23 und nehme dazu die Beschreibung, welche unter andern MARCHAND in seiner zusammenfassenden Arbeit über Missbildungen (1897, p. 108) giebt: „In der am meisten ausgebildeten Form ist nur ein in der Mitte des Gesichts gelegenes Auge in einer einfachen Orbita vorhanden, die Nase fehlt, an Stelle derselben findet sich ein fleischiger Rüssel ober-

halb des Auges mit einem einfachen oder doppelten Nasenloch an der Spitze. Der Schädel ist abnorm klein; das Gehirn zeigt ein ziemlich normal entwickeltes Mittel- und Hinterhirn, aber ein einfaches Grosshirn, indem beide Grosshirnhemisphären zu einer hufeisenförmigen Masse ver-

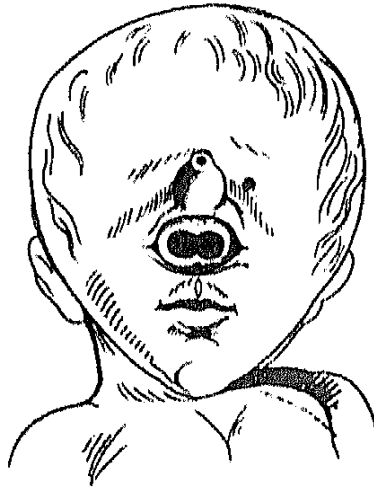


Fig. M.

Typischer Fall von Cyclopie beim Menschen; aus
AUFRELD 1880, tab. 46, fig. 1.

schmolzen sind; die Windungen sind unregelmässig und vereinfacht; der Balken fehlt in Folge der Verwachsung der Hemisphären. Zu dem einfachen Bulbus geht ein einfacher N. opticus.“

Was nun bei meinem Object den feinern Bau zunächst des cyclopischen Auges betrifft, so können wir es uns aus zwei normalen Augen zusammengesetzt denken, von deren ventraler Fläche eine kleine Kuppe abgeschnitten wurde, der Art, dass die fötalen Augenspalten in einander übergehen und die Augenaxen einen Winkel von etwa 70° mit einander bilden (Taf. 23, Fig. 5). Wie am wohl ausgebildeten Kopf der andern Seite das innenständige Auge kleiner ist als das aussenständige (Fig. 1 und 4), so am defecten Kopf die innenständigen Componente des Doppelauges, Retina sowohl als Linse (Fig. 1 und 5). Die mediane Furche zwischen den beiden Componenten schneidet auf der Oberseite, wo die Riechgrube aufliegt, viel tiefer ein als auf der Unterseite. In der Oberflächenansicht erscheint sie im Allgemeinen dadurch etwas flacher, dass sich das Pigmentepithel von der Stäbchenschicht abgehoben hat (Fig. 5). Die Stäbchenschichten der beiden Augen gehen auf dem Schnitt, welcher die fötalen Augenspalten enthält, und ebenso auf einer grössern Anzahl von Schnitten darüber und darunter glatt in einander über (Fig. 5), auf wenigen Schnitten auch die reticulären

Schichten, die auf Fig. 5 noch getrennt sind. Die Ebene, welche die Mittelpunkte der beiden wohlausgebildeten Linsen enthält, annähernd dem Schnitt der Fig. 5 entsprechend, liegt etwas höher als der gemeinsame fötale Augenspalt, daher ist auf dem genannten Schnitt die Pars ciliaris retinae, welche jenen Spalt von oben her begrenzt, noch getroffen; zwei Schnitte tiefer verschwindet sie. Von grösstem Interesse ist der Verlauf des N. opticus. Durchmustert man die Schnittserie von oben nach unten, so schliesst sich an das unvollkommen gegliederte Vorderhirn (Fig. 1—3 *V. II'*) das äusserst defecte Zwischenhirn an (Fig. 4 *Z. II'*). Aus ihm entspringt ein unpaarer Nerv (Fig. 4 *N. opt. I'*), der dicht unter der Riechgrube hinweg auf die Medianfurche des Doppelauges zu verläuft und deutlich in die Pigmentschicht desselben eindringt. Auf dem nächsten Schnitt nach unten, wo das Pigmentepithel schon etwas von der Stäbchenschicht abgehoben ist, ist der Nerv wieder zu sehen, wenn auch äusserst dünn, und lässt sich so als eben noch wahrnehmbarer Strang in der Medianebene des Doppelauges verfolgen; nicht ganz bis zur innern Oberfläche der Retina, sondern bloss bis über die reticuläre Schicht hinaus. Von diesem Punkt aus verlaufen ziemlich starke Faserbündel nach rechts und links in der Richtung auf die Linsen zu und gelangen an die innere Oberfläche der Retina, wo sie sich verbreiten.

Ein Verständniss dieses Verlaufs des Opticus kann bloss aus der Entwicklung des Cyclopenauges gewonnen werden, welche sich jetzt, da eine sichere Methode zu seiner Erzeugung gegeben ist, exact wird feststellen lassen und sehr interessante Aufschlüsse verspricht. Vorläufig sind wir auf Hypothesen angewiesen. Zwei Erklärungsweisen sind möglich; beide sind auf die in der Natur vorkommenden Fälle von Cyclopie angewandt worden. Entweder waren die Anlagen der Augen des cyclopisch defecten Kopfes von Anfang an einheitlich, d. h. sie stellten eine äusserlich zusammenhängende Masse dar, wenn sie auch ihrer innern Entwicklungstendenz nach zwei Augen oder Teilen von ihnen entsprachen; oder aber, die Anlagen waren äusserlich getrennt und sind erst nachträglich mit einander verschmolzen, als primäre oder secundäre Augenblase. Diese letztere Ansicht wurde schon von MECKEL (1826) vertreten, ob noch früher, weiss ich nicht; neuerdings scheint sie manchen Autoren, z. B. v. HIPPEL (1900, p. 98) durch die bekannten BORN'schen Verwachsungsversuche eine besonders haltbare Stütze gewonnen zu haben. Ich habe gegen die gar zu

ausgiebige Verwendung dieser Annahme das Bedenken geltend gemacht (1903, 1, p. 564), dass die grosse Regelmässigkeit, welche die verdoppelten Gebilde manchmal zeigen, bei Annahme einer secundären Verwachsung, die doch nicht ohne einen gewissen deformirenden gegenseitigen Druck eintreten kann, nicht wohl verständlich wäre. Hierin stimmte ich, wie ich nachträglich sehe, mit FISCHER (1903) überein, der sich kurz vor mir folgendermaassen geäussert hatte (p. 289): „Ist dagegen der beiden Körpern gemeinsame Theil ganz regelmässig gebaut, d. h. sind gleichartige Theile mit einander in der Weise verschmolzen, dass sie zusammen zwar ein Zwillingsindividuum, aber von regelmässigster Form, darstellen, so liegt keine Verwachsung in dem frühern Sinne des Aufeinanderwachsens und spätern Verschmelzens vor, sondern hier waren schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium die zur Bildung der betreffenden Körpertheile bestimmten, aber noch nicht zu bestimmten Organen differenzirten Zellmassen beider Embryonalanlagen in eine einzige Masse zusammengefloßen, aus der sich dann das spätere Verschmelzungsproduct von vornherein in ganz regelmässiger Weise herausdifferenzirte.“ Gegen die Verwerthung der BORN'schen Versuche macht derselbe Autor den sicher berechtigten Einwand (p. 288): „dass bei diesen Versuchen Wundflächen an einander gelegt wurden, deren Verwachsung gewiss sehr viel leichter möglich ist als diejenige zweier embryonaler Körper“, was wohl auch für einzelne Organanlagen wie zwei primäre Augenblasen wahrscheinlich ist. Jedenfalls aber darf man sich nicht bei dieser Annahme beruhigen, so lange die ihr entgegenstehende mindestens den gleichen Grad von Wahrscheinlichkeit besitzt.

Obwohl die sichere Entscheidung der Frage erst durch die lückenlose Untersuchung der Entwicklung gebracht werden kann, ist es vielleicht zweckmässig, sich jetzt schon klar zu machen, wie diese Entwicklung wohl verlaufen müsste, wenn, wie ich für äusserst wahrscheinlich halte, das Doppelauge im Wesentlichen nicht aus der Verschmelzung zweier getrennter Anlagen hervorgehen sollte, sondern aus einer von Anfang an zusammenhängenden Anlage. Denkt man sich das cyclopische Doppelauge entstanden durch irgendwie bedingte mangelhafte Ausbildung median gelegener Theile der Medullarplatte und des Medullarrohres, so werden bei geringer Ausdehnung des Defects die Augenstiele und -nerven nicht zu beiden Seiten der Basis des Zwischenhirns entspringen, sondern in ihrer Mitte; einen derartigen Fall habe ich kürzlich beschrieben (1903, 1 tab. 21, fig. 10).

Bei stärkerem Defect werden die Augentiele und -nerven von der Mittellinie her kürzer sein, die Augen näher zusammen stehen; sowie sie aber einander so weit genähert sind, dass sie mit ihrer normaler Weise ventralen, jetzt medianen Fläche an einander grenzen oder gar zusammenhängen, dürfte gar kein freier Augentiel und -nerv mehr entstehen, wenn man jede nachträgliche Verwachsung ausschliessen will, und bei noch höherem Grad der Einheitlichkeit müsste der Fall eintreten können, dass sich die primäre Augenblase bei der Umwandlung in den Augenbecher ganz vom Hirn abschmürt, und ohne nervösen Zusammenhang mit dem Hirn frei im umgebenden Bindegewebe liegt. Auf diese letztere Möglichkeit komme ich gleich zurück. Wie verhält es sich aber mit dem Opticus des Doppelauges, welches aus zwei fest verbundenen, aber deutlich zu unterscheidenden Componenten besteht, wie das vorhin beschriebene? Wir sahen, der Opticus ist hier ein ziemlich langer, ringsum freier Nervenstrang der das Tapetum nigrum und die Retina an der ideellen Grenze ihrer beiden Componenten, also median, durchsetzt und sich dann auf die rechte und linke Hälfte vertheilt. Bei rein ventraler Verschmelzung der Augenbecher und bei Ausschluss einer nachträglichen Verwachsung ist diese Thatsache nicht zu erklären; das Auge dürfte dann wohl überhaupt keinen Opticus besitzen. Will man also nachträgliche Verwachsung ausschliessen — und die Regelmässigkeit des Gebildes legt das nahe —, so ist man zu der Annahme gedrängt, dass die Verschmelzung keine streng ventrale ist, dass demnach die fötalen Augenspalten in jüngern Entwicklungsstadien einen etwas andern Verlauf hatten als jetzt. Ich vermute, dass sich von der Stelle ab, wo die quer gerichteten Spalten der beiden Augen zusammentreffen, ein gemeinsamer Spalt in der Medianebene nach unten erstreckte, wie es die nebenstehenden schematischen Figg. N u. O in der Oberflächenansicht und auf dem Medianschnitt zeigen. Diese Annahme stützt sich nicht bloss auf jene allgemeinen Erwägungen, sondern es lässt sich auch eine specielle Beobachtung für sie geltend machen. Es scheint nämlich noch ein Rest jener medianen Spalte erhalten zu sein. An dem Schnitt durch das Doppelauge, Taf. 23, Fig. 5 *oc*¹, zeigt sich die Retina in der Medianebene stark eingebogen, mehr als das Pigmentepithel, in Folge dessen sich beide Theile von einander abheben. Auf den untersten Schnitten nun ist diese Einziehung noch tiefer und schärfer, und von hier aus erstreckt sich ein enger Canal in der Medianebene nach aussen und oben, erst mit deutlichem Lumen, von radiär angeordneten Zellen

umstellt, dann undeutlich werdend, nur noch an der Stellung der Zellen zu erkennen. So lässt er sich durchverfolgen bis an den Punkt, an den mehr von oben her, auch in der Medianebene, der Opticus hinzieht. Ich wüsste kaum eine andere Erklärung für diesen Canal als die schon angedeutete, dass er nämlich der Rest eines beiden

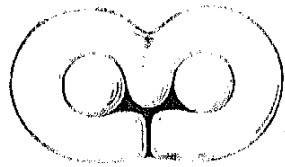


Fig. N.



Fig. O.

Augen gemeinsamen fötalen Augenspalttes ist. Der Opticus wäre dann von unten her tiefer ins Innere der Retina versenkt, wie das ja beim Coloboma retinae in der Regel der Fall ist.

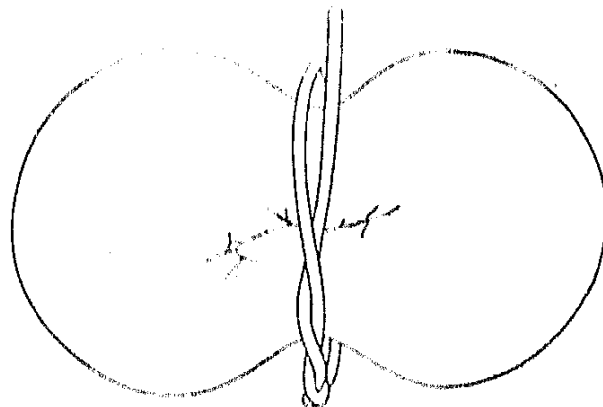


Fig. P.

Entwicklung unter schräger Schnürring. Beginn der Gastrulation (12./6. 10.35 Vm.).
Medianebene und Ligatur bilden mit einander einen spitzen Winkel. 27:1.

Ehe ich nun auf weitere Einzelheiten, namentlich die eigenthümliche Form der einheitlichen Riechgrube, näher eingehe, will ich über einen Fall noch hochgradigern Defects berichten, bei dem das Cyclopaenaug in seiner äussern Form wie in seiner innern Structur kaum noch eine Spur davon aufweist, dass es einem verschmolzenen rechten und linken Auge entspricht. Der betreffende Keim (01, 94) wurde am 11./6. 01, 10.15 Vm. längs der ersten Furche mässig stark eingeschnürt. Am nächsten Tag begann die Gastrulation; der Urmund stand 10.35 Vm. schräg zur Ligatur, wie die Fig. P

zeigt, also so, dass die Medianebene des Keims nach links von der Ligatur abwich. Auf dieser Seite war demnach mit Sicherheit das normal ausgebildete Vorderende zu erwarten, auf der andern Seite das mehr oder weniger defecte. Zunächst war davon natürlich

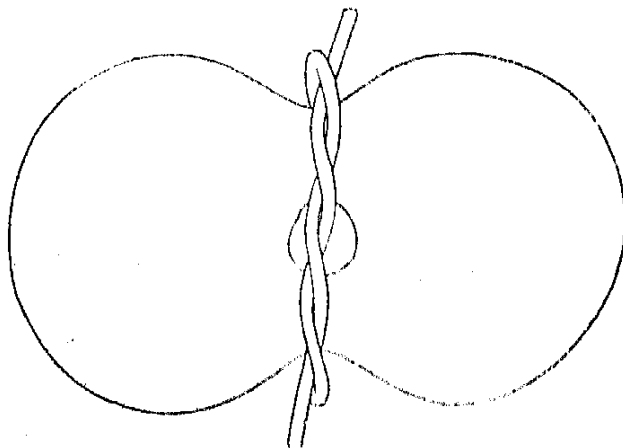


Fig. Q.

Entwicklung unter schräger Schnürring. Dasselbe Object wie Fig. P, Urmund kreisförmig, ziemlich klein (12./6. 9.30 Nm.); ist in diesem Entwicklungsstadium nicht von einem median oder frontal geschnürten zu unterscheiden. 27:1.

nichts weiter zu bemerken; als der Urmund kreisförmig geworden war, Fig. Q, sah der Keim aus wie ein median geschnürter und

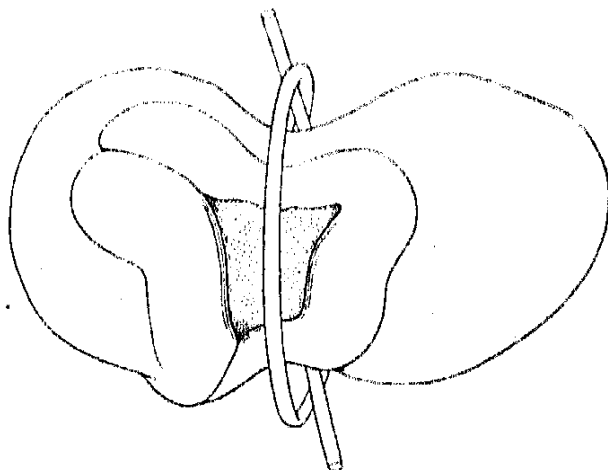


Fig. R.

Entwicklung unter schräger Schnürring. Dasselbe Object wie Fig. P u. Q, Medullarwülste im Schluss begriffen (14./6. 3.40 Nm.). Schwache vordere Verdoppelung; das linke Vorderende normal ausgebildet, das rechte beträchtlich kleiner. 27:1.

unterschied sich auch von einem frontal geschnürten nur wenig. Als aber am nächsten Tag die Medullarwülste auftraten, war mit aller Deutlichkeit zu erkennen, dass von den beiden Vorderenden das linke grösser war als das rechte, Fig. R, und als 8 Tage später, am 22./6.

10.30 Vm., der ziemlich weit entwickelte Embryo conservirt wurde, zeigte schon die Oberflächenansicht, dass der linke Kopf normal entwickelt war, mit Augen, Riechgruben, Kieferbogenfortsätzen in der richtigen Anordnung, der rechte dagegen stark defect, Fig. S, mit nur einem

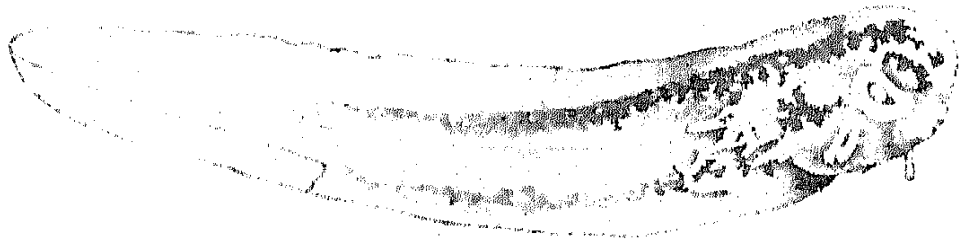


Fig. S.

Larve von *Triton taeniatus*, dasselbe Object wie Fig. P—R, nach 11 tägiger Entwicklung. Sehr schwache vordere Verdoppelung, das linke Vorderende normal, das rechte cyclopisch defect. Vom linken Kopf ist in der Figur bloss das rechte Auge zu sehen und der rechte Kieferbogenfortsatz; vom rechten Kopf das einheitliche Cycloperauge, darüber die einheitliche Riechgrube, darunter die beiden dicht zusammengeführten Kieferbogenfortsätze. 15:1. Vgl. Taf. 23, Fig. 6—9.

Auge, einer Riechgrube und zwei dicht neben einander stehenden Kieferbogenfortsätzen. Noch deutlicher wurde das durch die Untersuchung auf Schnitten und die Reconstruction, Taf. 23, Fig. 6—9. Was die äussere Oberfläche anlangt, so sind die Kiemen beschaffen wie bei einem normalen Embryo dieses Alters; die Kieferbogenfortsätze dagegen entsprechen wie immer in Zahl und Anordnung den Augen, Fig. 6 und 9. Die beiden Stummel unter dem einheitlichen Auge entspringen gemeinsam und sind auch in ihren distalen Theilen stellenweise mit einander verlöthet. Die Missbildung ist, wie namentlich Fig. 6 deutlich zeigt, eine gewöhnliche Duplicitas anterior, ohne den für den Janus charakteristischen, im Gabelungswinkel entspringenden Medullarstummel. Die Trennung geht nicht weit nach hinten, schon das Mittelhirn ist einfach, ebenso natürlich das Hinterhirn mit den Hörblasen, Fig. 6 und 9. Linkes Vorder- und Zwischenhirn sind mit ihren Adnexen wohl entwickelt. Das Vorderhirn ist regelrecht in die beiden Bläschen gegliedert, von denen das rechte (innenständige) etwas kleiner ist als das linke. Die Augen sind etwa gleich gross, sie hängen durch gut ausgebildete Sehnerven mit ihrem Zwischenhirn zusammen. Zwischen Vorderhirn und Augen wie normal die Riechgruben; auch Epiphyse und Paraphyse normal.

Im Gegensatz hierzu ist der rechte Kopf stark defect. Das Vorderhirn ist wieder unvollkommen gegliedert (Taf. 23, Fig. 6 und

7 *V. H*¹), die Riechgrube ein allseitig geschlossenes Bläschen mit engem Lumen (Fig. 6 und 7 *fov. olf.*¹), über dem Auge gelegen; das Auge selbst ganz einheitlich, fast nicht von einem normalen zu unterscheiden (Fig. 6 und 8); kurz, ein typischer Cyclops, aber in allen Theilen höhern Grades als der vorhin beschriebene.

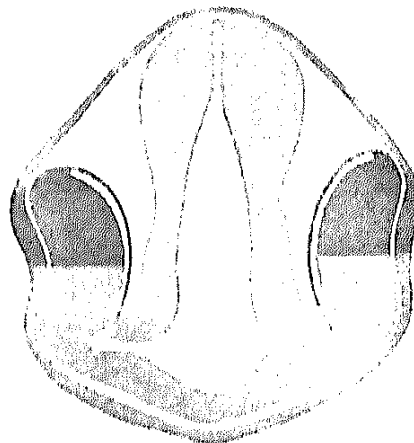
Um etwas ins Detail zu gehen, so unterscheidet sich der Bau des cyclopischen Auges nur in wenigen Punkten, unter denen allerdings einer sehr wichtig ist, von dem eines normalen. Was die gröbern Formverhältnisse anlangt, so ist der äussere Contur mit der leichten Einbuchtung auf der obern Seite (Fig. 8 auf S. 445) abnorm, ebenso die Oeffnung des Augenbeckers etwas zu breit (Taf. 23, Fig. 8). Die Linse dagegen scheint ganz normal (Fig. 8). Die reticuläre Schicht der Retina, welche bei den Augen des andern Kopfes eben bemerklich wird (Fig. 8 *oc*), fehlt beim Cycloopenauge; vielleicht bloss ein kleines Zurückbleiben in der Entwicklung, vielleicht aber auch ein sehr bedeutungsvoller Defect. Die interessanteste Eigenthümlichkeit dieses Auges ist aber das völlige Fehlen des Opticus; weder in der Retina noch am hintern Umfang des Tapetum nigrum noch auch am Hirn liess sich eine Spur von ihm entdecken. Dieselbe Beobachtung hatte ich schon früher gemacht (1903, p. 615). Zunächst ist nun wohl mit grosser Wahrscheinlichkeit auszuschliessen, dass der Opticus in jüngern Stadien vorhanden war und sich secundär zurückbildete. Einmal ist unser Stadium selbst noch sehr jung; die Rückbildung müsste sehr früh eingesetzt haben, um jetzt so vollständig abgelaufen zu sein, dass keine Spur eines Nerven mehr aufzufinden ist. Ferner sieht das Auge mit seiner Linse genau so gesund und lebenskräftig aus wie ein normales. Auch dass der Opticus abgerissen ist, lässt sich nicht wohl annehmen; denn wenn das Auge etwas vom Zwischenhirn abgedrängt worden sein sollte, was ja nach Fig. 6 und 8 nicht unwahrscheinlich ist, so wäre doch eher zu erwarten, dass der Opticus einem Zuge nachgegeben hätte; jedenfalls aber müsste man entweder am Auge oder am Zwischenhirn noch Spuren von ihm auffinden können.

So sicher es nun aber einerseits ist, dass jetzt keine Verbindung mit dem Hirn mehr besteht, und so wahrscheinlich, dass ein eigentlicher nervöser Zusammenhang niemals bestand, so gewiss ist es andererseits, dass die Augenblase aus dem primären Vorderhirn hervorging, dass also wenigstens in diesem Stadium beide Theile noch zusammenhingen. Wann wurden sie nun getrennt und wodurch?

Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass bei so hochgradiger Cyclopie die Augenblase sich während der Umwandlung in den Augenbecher ganz vom Hirn abschnüren kann. Wenn das Cycloperauge so einheitlich ist wie in dem vorliegenden Fall, so entsprechen seine beiden Componenten aus denen man es sich zusammen gesetzt denken muss, bei reiner oder vorwiegend ventraler Verschmelzung den dorsalen Theilen zweier normaler Augenbecher. Man kann sich das leicht an dem nebenstehenden Schnitt durch einen Kopf mit zwei normalen Augenbechern klar machen. Die Theile des Augenbechers und der Linsenanlage, aus denen sich das einheitliche Cycloperauge zusammensetzt, sind in dunklerm Ton gehalten. Nach den Anstichversuchen an der Medullarplatte von Froschembryonen (1903, 2) ist

Fig. T.

Querschnitt durch den Kopf einer *Triton*-Larve in der Höhe der Augenbecher und Augenstiele (vgl. 1903, 1, Taf. 18, Fig. 3). Dunkler sind diejenigen Theile des Augenbechers und der Epidermis, denen bei rein ventraler Verschmelzung das einheitliche cyclopische Auge und seine Linse entspricht.



es wahrscheinlich, dass schon in der Medullarplatte, um so mehr an der primären Augenblase das Material für die Retina irgendwie vorbestimmt ist; in dem Zeitpunkt, wo die Augenblase sich in den Augenbecher umwandelt, muss auch der später dorsale und ventrale Theil different geworden sein, sonst würde nicht der Augenstiel in der typischen Weise entstehen, wie es Fig. T zeigt. Ist das aber richtig, so setzt sich das Cycloperauge bei rein ventraler Verschmelzung schon im Stadium, wo die primäre Augenblase in den Augenbecher übergeht, aus 2 dorsalen Theilen zusammen und die Folge hiervon müsste sein, dass ihre Abgliederung vom Vorderhirn nicht Halt macht, wenn ein Augenstiel von der gewöhnlichen Stärke entstanden ist, sondern weiter geht bis zur völligen Abschneuerung der Augenblase. Ob sich das so verhält, wird sich durch die Beobachtung jüngerer Stadien entscheiden lassen; so weit mir solche bis jetzt zu

Gesicht kamen, sind sie meiner Deutung durchaus günstig, wie ich gleich näher ausführen werde.

Man wird vielleicht finden, dass die Erklärungen, welche ich bei den beiden Cycloopenaugen, dort für das Vorhandensein und hier für das Fehlen des Opticus gebe, sich in ihrer Tendenz widerstreben. Das scheint mir aber nicht der Fall zu sein. Denn einmal könnte eine gewisse Regulation in allen Fällen einsetzen, aber nur bei geringem Grad der Einheitlichkeit noch ausreichen, um die Entstehung eines Augenstiels zu sichern, während sie in so extremen Fällen, wo das Cycloopenauge ganz einfach ist, nicht im Stande wäre, die völlige Abschnürung der Augenblase vom Hirn zu verhindern. Dann aber dürften selbst Fälle vorkommen, wo ein ganz einheitliches Auge einen Opticus besitzt, ohne dass dadurch meine Erklärung für die Fälle, wo der Opticus schon in frühen Stadien fehlt, ausgeschlossen würde. Denn es könnte der Defect statt der ventralen Theile auch vorwiegend die lateralen treffen. Dann würde ein einheitlicher Augenbecher mit ventral gelegenen Augenstiel und fötalem Augenspalt entstehen können. Wohl zu unterscheiden von dieser Einäugigkeit, wo das eine Auge ein bilateral-symmetrisches Gebilde ist, dessen Symmetrieebene mehr oder weniger mit der des defecten Kopfes zusammenfällt, wäre die eigentliche *Monophthalmie*, bei der das eine vorhandene Auge dem linken oder rechten entspricht. Es ist wohl möglich, dass auch solche Fälle in Folge von Schnürung auftreten, dann nämlich, wenn aus irgend einem Grund der innenständige Medullarwulst des einen Vorderendes so schwächlich ist, dass er keine Augenblase zu bilden vermag.

Bevor wir nun in der Analyse weiter schreiten, möchte ich einige bei früherer Gelegenheit offen gelassene Fragen wieder aufnehmen, da sie jetzt erledigt werden können und zugleich meine soeben aufgestellte Hypothese weiter begründen helfen. Ich habe vor Kurzem (1903, 1) einige Fälle vorderer Verdopplung mitgeteilt (p. 607—617), durch Schnürung während der Gastrulation hervorgerufen. In diesen Fällen war fast ausnahmslos der eine Kopf defect, und zwar, wie ich jetzt sehe, durchweg in der für Cyclopie charakteristischen Weise. Ich habe diese Thatsache, die ich während der Abfassung jener Arbeit wohl vermuthet, aber noch nicht sicher erkannt hatte, schon in zwei kurzen Anmerkungen angedeutet, möchte aber doch mit ein paar Worten auf die einzelnen Fälle zurückkommen und einige ergänzende Bemerkungen hinzufügen.

Beim ersten dieser Fälle (1901, 2, p. 609—611, tab. 21, fig. 1—3)

habe ich nur nachzutragen, dass das cyclopische Auge, wie meine Hypothese verlangt, keinen Opticus besitzt; alles übrige der Erwähnung werthe ist schon in den beiden Anmerkungen auf p. 610 angeführt.

Von grossen Interesse ist dagegen der zweite Fall (01, 22; p. 611/612, tab. 21, fig. 4—6), weil er bis ins Einzelne dem Object entspricht, welches ich vorhin (S. 443—446, Taf. 23, Fig. 6—9) geschildert habe, und dabei beträchtlich jünger ist. Schon die äussere Form ist genau dieselbe. Die äussern Kiemen sind in beiden Fällen normal, ebenso die Kieferbogenfortsätze des linken Kopfes; die des rechten Kopfes dagegen sind dicht zusammengerückt und an ihrer Basis verwachsen. Die Verdopplung des Hirns geht gleich weit nach hinten; linkes Vorder- und Zwischenhirn mit Augen und Riechgruben sind in gleicher Weise normal, dieselben Theile des rechten Kopfes in gleicher Weise defect. Schon aus diesen Thatsachen lässt sich ein wichtiger Schluss ziehen. Es ist nicht anzunehmen, dass die Kieferbogenfortsätze des ältern Kopfes in jüngern Stadium weiter getrennt waren und erst im Lauf der Entwicklung so eng zusammen gerückt sind; hiezu scheint bei einem frei und oberflächlich gelegenen Organ jede Veranlassung zu fehlen. Ist das richtig, so sah also der ältere Kopf früher genau so aus wie der jüngere. Nun lehren aber andere Fälle (z. B. 1903, 1; tab. 21, fig. 9), dass der Verschmelzungsgrad der Augen und die Lage jener Fortsätze mit einander in fester Beziehung stehen. Also war auch das cyclopische Auge des ältern Falls in jenem jüngern Stadium nicht weiter verdoppelt als später, hatte also seine einheitliche Form schon in jenem Stadium erreicht. Dadurch wird es natürlich wieder etwas unwahrscheinlicher, dass diese Einheitlichkeit nicht schon in der ersten Anlage des Augenbechers vorgebildet war, sondern erst durch nachträgliche Verschmelzung aus zwei getrennten Bestandtheilen entstanden ist. — Ein Opticus ist bei diesem jüngern Object noch nicht ausgebildet; die Verbindung zwischen Augenbecher und Hirn wird durch den noch dicken Augenstiel vermittelt (tab. 21, fig. 5). Es ist daher von besonderer Wichtigkeit, dass schon bei diesem Object kein Zusammenhang zwischen dem cyclopischen Auge und dem Hirn mehr nachweisbar ist. Die beiden Organe sind dicht an einander gelagert, und die Schnittrichtung ist ziemlich parallel zur Berührungsfläche, so dass eine ganz einwandfreie Entscheidung schwer zu treffen ist; jedoch glaube ich mit Sicherheit sagen zu können, dass kein Augenstiel vorhanden ist. Nebenbei be-

merkt, habe ich auch ein noch jüngeres Object untersucht (99, 46), ohne einen Zusammenhang zwischen dem eben gebildeten Augenbecher und dem Hirn auffinden zu können; jedoch fehlt es mir bis jetzt noch an einem ganz schlagenden Beispiel aus dieser frühen Entwicklungsperiode, so dass ich meine Ansicht über das Fehlen des Opticus bloss als Hypothese äussern möchte.

Beim dritten hierher gehörigen Object (01, 30; p. 614/616, tab. 21, fig. 9—12) wurde schon angegeben, dass eine deutliche Verbindung zwischen cyclopischem Auge und Hirn nicht nachweisbar sei; mehr kann ich auch nach erneuter sorgfältiger Untersuchung der Schnittserie nicht sagen, da die betreffenden Theile so dicht an einander gepresst sind, dass eine etwa vorhandene Verbindung leicht der Beobachtung entgehen könnte.

Bei dem letzten der eben genauer beschriebenen Objecte (01, 30) ist ausser dem linken Kopf auch der rechte defect, freilich in viel geringerem Maass (1903, tab. 21, fig. 10). Auf die allgemeine Bedeutung dieses Vorkommens für die Erklärung des cyclopischen Defects werde ich später zurückkommen; jetzt interessirt uns der Fall deshalb, weil dieser geringe Grad des Defects dem normalen Verhalten am nächsten steht und daher das eine Ende einer Reihe bildet, welche über die Fälle von Cyclopie mit theilweise und ganz einheitlichem Doppelauge hinüber führt zu dem andern Extrem, wo die Augenblasen überhaupt nicht zur Anlage kommen.

Ein solcher Fall von Triocephalie (00, 143) ist auf Taf. 1, Fig. 10 und 11 dargestellt. Der Keim war am 20./6. 00 im Morula- bis Blastula-Stadium stark eingeschnürt worden. Es entstand eine weit nach hinten getrennte Doppelbildung, deren Hälften im Neurula-stadium, drei Tage nach der Schnürung, durch Druck mit einer Pincette vollends von einander gelöst wurden, nachdem die Ligatur vorher entfernt worden war. Aus der einen Hälfte entwickelte sich nun ein normaler Embryo mit lebhafter Blutcirculation, prompter Reaction auf alle Reize, raschen normalen Schwimmbewegungen. Beim Embryo der andern Hälfte war das Vorderende defect, schien keine Augen zu haben; ebenso fehlten äussere Kiemen und Blutcirculation. Das Thier bewegte sich weniger rasch, klappte bei Berührung oft bloss nach der einen Seite zusammen; seine ganze Oberfläche war nicht recht straff. 13 Tage nach Vornahme der Schnürung, am 3./7., wurden die beiden Embryonen conservirt. Die aus den Horizontalschnittserien hergestellten Reconstructionen sind

auf Taf. 23, Fig. 10 und 11 wiedergegeben. Der eine Embryo, Fig. 10, scheint von der Norm bloss in dem einen Punkt abzuweichen, dass sein linkes Auge etwas zu klein ist. Der andere Embryo dagegen, Fig. 11, hat ein hochgradig defectes Vorderende. Aeussere Kiemen und Kiemendeckel, beim andern Embryo wohl entwickelt, fehlen hier vollständig; an Stelle der Beinstummel mit den zwei schon sichtbaren Zehenanlagen finden wir noch kurze ungegliederte Höcker. Von den innern Organen sind vor Allem die vor dem Hinterhirn gelegenen Hirntheile mangelhaft ausgebildet. Statt des Mittel-, Zwischen- und Vorderhirns mit wohl entwickelten Augen, wie sie der andere Embryo aufweist, finden wir hier bloss eine ventralwärts gebogene Masse ohne weitere Gliederung. Aber auch das Hinter- und Nachhirn ist abnorm schmal, so dass die Hörblasen einander beträchtlich genähert sind; das ist charakteristisch für Triocephalie. Chorda und Urwirbel dagegen sind wohl entwickelt.

Von diesem Object habe ich leider die jüngern Stadien nicht gezeichnet; doch ist nach andern Fällen sicher, dass die Doppelneurula etwa ausgesehen hat wie die auf S. 432, Fig. E, abgebildete. Wie gross dagegen der Winkel sein muss, damit die verschiedenen Grade der Cyclopie und Triocephalie entstehen, und welchen Einfluss darauf das Maass der Schnürung hat, muss erst durch besondere Untersuchung festgestellt werden. Das streng Typische dieser Missbildungen berechtigt zu der Erwartung, dass hier ganz feste Beziehungen herrschen, deren Kenntniss uns über eine Anzahl wichtiger Fragen Aufschluss geben würde.

Damit werden wir nun endlich zu der Frage geführt, wie die Entstehung des cyclopischen Defects mit der schrägen Schnürung ursächlich zusammenhängt. Der Erörterung dieser Frage möge die Entwicklung jenes Embryos zu Grunde gelegt werden, an dessen defectem Kopf das cyclopische Auge völlig einheitlich war (S. 443—446, Fig. P—S; Taf. 23, 6—9). Dabei wird es zweckmässig sein, von dem letzten Stadium, dessen wesentliche Anlagen zur Entfaltung gekommen sind, auszugehen, und zunächst zu untersuchen, in welchem Stadium der Entwicklung die Vertheilung und Bestimmung dieser Anlagen stattgefunden hat. Ich möchte die Frage noch concreter fassen. Wenn man den entwickelten Doppelkopf der Fig. 6 auf Taf. 23 mit der Doppelneurula vergleicht, welche Fig. R auf S. 444 wiedergibt, so lassen sich die einzelnen Theile des wohl ausgebildeten linken Hirns auf bestimmte Regionen des gut entwickelten linken Vorderendes der Medullarplatte zurückführen, d. h. principiell wenig-

stens; im einzelnen ist diese „Topographie der organbildenden Keimbezirke in der Medullarplatte“ noch nicht ausgearbeitet. Jedenfalls aber können wir uns die Medullarplatte eingetheilt denken in Territorien von bestimmter prospectiver Bedeutung, und dieselbe Operation können wir mit dem cyclopisch defecten rechten Vorderende vornehmen; in beiden Fällen würde das Bild ein wesentlich verschiedenes werden. Die Frage, um die es sich handelt, ist nun die, ob diese Verschiedenheit eine rein ideelle ist oder ob ihr schon eine mehr oder weniger ins Einzelne gehende Verschiedenheit in der Entwicklungstendenz der einzelnen Zellengruppen entspricht.

Bei der erstern Auffassung, nach welcher die Vorderenden der Medullarplatte aus noch indifferentem Zellenmaterial beständen, würde man zunächst erwarten, dass das kleinere Vorderende sich zu einem normal proportionirten Kopf von verkleinerten Dimensionen entwickelte, nicht aber zu einem defecten Kopf, dem bestimmte Theile fehlen. Diesem Schluss kann man aber durch eine einfache Hilfsannahme entgehen. Es wäre möglich, dass die Augenbecher nicht unter ein gewisses Minimalmaass heruntergehen können, welches etwa zu der Dicke der Hirnwand in einem bestimmten Verhältniss stände; bei Ein- und Ausstülpungsprocessen, wie sie mit der Bildung des Hirns und der Augen verknüpft sind, wäre eine solche Annahme nicht unwahrscheinlich. Wenn nun die Menge des zur Verfügung stehenden Gesamtmaterials unter eine gewisse Grenze herunter sinkt, so wird es nicht mehr im richtigen Verhältniss auf die einzelnen Organe vertheilt; die Augenblasen reißen mehr an sich, als ihnen zukommt, und was an der einen Stelle zu viel gebraucht wurde, fehlt nachher an einer andern. Nach dieser Ansicht käme also normaler Weise die Vertheilung des Materials der Medullarplatte auf die einzelnen Organe, die aus ihr hervorgehen, während der Ein- und Ausstülpungsprocesse zu Stande, durch welche jene Organe entstehen.

Wenn sich diese Auffassung beweisen liesse, so wäre der Gedankengang HERBST's unanfechtbar, der aus der Zahl und Anordnung der Linsen des Cyclopenauges die Abhängigkeit ihrer Entwicklung vom Augenbecher folgert (1901, p. 62): „Entstünden Linse und Augenbecher vollkommen unabhängig von einander, so müssten in den Fällen, wo eine einzige mediane Augenblase entsteht, rechts und links von derselben die beiden Linsen entstehen. Dies ist nun aber nicht der Fall; vielmehr wird auch hier, wo die Augenblase

eine ganz andere Lage als normaler Weise einnimmt, die Linse an der Berührungsstelle der letztern mit dem Ektoderm gebildet. Dasselbe geschieht, wenn die beiden Augenblasen zwar getrennt, aber doch noch abnorm gelagert und einander mehr oder weniger genähert sind.“ Die Einwände, welche sich HERBST im darauf folgenden Abschnitt selbst macht, setzen im Anschluss an DARESTE, aber im Gegensatz zu der in Rede stehenden Annahme voraus, dass schon vor der Entstehung der primären Augenblase „retinabildende Zellengruppen“ vorhanden sind, welche auch normaler Weise in der Medianebene liegen, dann aber aus einander weichen, während sie bei Cyclopie an ihrer ursprünglichen Stelle bleiben. Die linsensbildenden Zellen könnten, wie Herbst ausführt, ursprünglich dieselbe mediane Lage haben und ihre definitive Stellung dem Augenbecher gegenüber dadurch gewinnen, dass sie im normalen Fall entsprechend aus einander weichen, bei Cyclopie an ihrer Stelle bleiben. Man muss Herbst vollkommen zustimmen, dass diese Annahme die Verhältnisse nicht gerade vereinfacht; fast unvereinbar aber scheint sie mir mit DARESTE's allgemeinerer Hypothese, nach welcher die ursprünglich einfache Augenanlage getheilt wird durch oder unter gleichzeitigem Eindringen von Zellen, welche vor dem spät erfolgenden Schluss der Medullarwülste aus dem Ektoderm in das Medullarrohr übergehen. Das kann wohl nur von vorn her geschehen und müsste die median gelegenen Linsenzellen in Mitleidenschaft ziehen. — Aber man könnte sich die Vorgänge auch anders und, wie mir scheint, einfacher vorstellen. Die Linsenzellen könnten von der früher bestimmten Augenanlage aus oder im Zusammenhang mit ihr bestimmt werden, wie ja wohl auch beim Seeigelkeim die Stelle, an der sich die vom einwachsenden Darm unabhängige Mundbucht bilden soll, im Zusammenhang mit andern Organanlagen bestimmt wird. Wenn nun die DARESTE'sche Annahme nicht zutreffen sollte, — und unentbehrlich ist sie nicht, — wenn die vorausgesetzten Organanlagen in der Medullarplatte schon im Allgemeinen dieselbe Anordnung hätten wie später die ausgebildeten Organe, so liesse sich ohne Weiteres verstehen, warum die Linsen nicht nur beim normalen, sondern auch beim cyclopisch defecten Kopf immer an der richtigen Stelle entstehen, ohne dass ihre Entwicklung vom Augenbecher ausgelöst zu werden braucht. Diese Erklärung, welche der HERBST'schen Beweisführung gefährlich wäre, ist aber bei der oben ausgeführten Annahme, und, wie mir scheint, bloss bei ihr, ausgeschlossen. Denn nach dieser Annahme hätte ja

die Medullarplatte noch keine „retinabildenden Zellen“, sondern bloss die Fähigkeit, sich nach bestimmter Proportion zunächst in die Hirnbläschen zu gliedern, das vorderste Bläschen hierauf in secundäres Vorderhirn, Zwischenhirn und primäre Augenblasen, die primären Augenblasen schliesslich in Retina, Tapetum nigrum und Augensiel. Das Material für die einzelnen Organe würde erst bei diesen Ein- und Ausstülpungsprocessen bestimmt, deren normal proportionirter Ablauf bei der Cyclopie gestört wäre; vorher könnte man ihm also schwerlich die Auslösung anderer Organe, in unserm Fall der Linse, zutrauen.

Die Möglichkeit, die von Herbst und mir vertretene Ansicht über die Entwicklungsbedingungen der Linse mittelst der cyclopischen Defectbildung zu beweisen, beruht also auf einer ganz bestimmten Auffassung der Entstehung jener Defectbildung, die selbst erst zu beweisen wäre. Dieser letztere Beweis kann aber meiner Ansicht nach nicht erbracht werden, im Gegentheil sprechen die bis jetzt bekannten Thatsachen eher gegen jene Auffassung; sie machen es wahrscheinlich, dass das Material für die Augenblasen schon in der Medullarplatte so weit differenzirt ist, dass auch die Linsenbildungszellen von ihm aus oder im Zusammenhang mit ihm bestimmt sein könnten.

Dass ganz im allgemeinen das Material der Medullarplatte nicht mehr so indifferent oder undifferenzierungsfähig ist wie etwa das der Rückenplatte in spätem Gastrulastadium, beweisen die verschiedenen Ergebnisse medianer Schnürung in den beiden Entwicklungsstadien (1903, 1, p. 607/625). Jedoch lässt sich aus diesen Experimenten noch nicht ersehen, wie weit die Differenzirung der Medullarplatte ins einzelne geht. Ein etwas tieferes Eindringen wird uns aber, wie ich glaube, auf Grund folgender Thatsachen und Ueberlegungen möglich.

Gesetzt, das kleine rechte Vorderende der Doppelneurula, die in Fig. R, S. 444, dargestellt ist, unterschiede sich von dem grossen linken bloss durch die geringere Grösse, so müsste man, wie ich oben ausführte, erwarten, dass es einen zwar kleinern, aber vollkommenen Kopf von normalen Proportionen liefern würde, wenn man nicht die an sich plausible Hilfsannahme macht, dass die Grösse des Augenbeckers nicht unter ein gewisses Minimalmaass herunter gehen kann. Dieses letztere wäre wohl gegeben in der Componente des gerade verschmolzenen Cyclopauges, die ja eben auf Kosten fremden Materials ihre Grösse erlangt hätte. Wenn auch dieses

fremde Material nicht ausreicht, so dürfte kein kleineres Auge entstehen, sondern die Augenbildung müsste ganz unterbleiben; das wäre der Fall bei Triocephalie. Nun habe ich aber Augenanlagen beobachtet, die viel kleiner waren, als sie nach jener Ansicht hätten sein dürfen, eine Thatsache, die mich schon stutzig machte, so lange ich selbst jene auf den ersten Blick so nahe liegende Erklärung für die richtige hielt.

Auch nach lateralem Anstich des Vorderendes der Medullarplatte müsste man eine andere Entwicklung erwarten als die, welche thatsächlich eintritt. Es bildet sich nämlich nach diesem Eingriff, wie ich schon früher mittheilte (1901, 1, p. 72) und kürzlich genauer beschrieb (1903, 2), ein defectes Auge, welches bloss aus Retina und Linse besteht, während Tapetum nigrum und Augensiel fehlen. Wäre das Zellenmaterial, aus dem die Retina entsteht, noch indifferent, so müsste man erwarten, dass sich ein completer Augenbecher von verkleinerten Dimensionen bilden würde; und sollte durch die Verringerung des Materials ein Missverhältniss zwischen seiner Dicke und Flächenausdehnung entstanden sein, so müsste sich das nach der eben besprochenen Hilfsannahme durch Einbeziehung fremden Materials mit nachfolgender Cyclopie ausgleichen können. Beides findet nicht statt.

Auch der Menet'sche Fall von Linsenbildung bei Defect der Augenbecher (1903) wäre nicht in der Weise zu erklären, die mir nach andern Thatsachen als die einzig mögliche erschien (1903, 2), wenn man annimmt, dass die Bestimmung von Retina, Tapetum nigrum u. s. w. erst bei der Bildung von primärer und secundärer Augenblase zu Stande kommt; es hätten in jenem Fall die Augen entweder ganz fehlen (Triocephalie) oder aber ein einheitliches Auge mit einer Linse entstehen müssen; nie aber hätten zwei defecte Augen mit getrennten Linsen entstehen dürfen.

Nach alledem kann ich mich der Folgerung nicht entziehen, dass schon in der Medullarplatte, in der normalen wie in der cyclopisch defecten, das Anlagematerial für die beiden Augen von der Umgebung different geworden ist.

An welcher Stelle befinden sich nun diese Augenanlagen in der normalen und in der cyclopisch defecten Medullarplatte? Diese Frage wird sich durch genau localisirten Anstich und darauf folgende Untersuchung des entwickelten Hirns exact entscheiden lassen; ich werfe sie jetzt bloss auf, um einige Ansichten zu discutiren, welche über das Zustandekommen der Cyclopie vertreten worden sind.

J. F. MECKEL (1826, p. 238 f.) und Is. GEOFFROY SAINT-HILAIRE (1832) waren der Ansicht, dass das cyclopische Auge durch nachträgliche Verwachsung zweier ursprünglich getrennter Anlagen entstehe. HUSCHKE (1832) hingegen glaubte, dass die Augenanlage ursprünglich einfach sei, beim normalen Kopf sowohl wie beim cyclopisch defecten; während sie aber im erstern Fall sich in zwei theile, die nach den beiden Seiten des Medullarrohrs aus einander rücken, unterbleibe dieser Process bei der Cyclopie, welche demnach als Hemmungsbildung aufzufassen wäre. DARESTE (1891, p. 374) glaubt zwischen beiden Ansichten vermitteln zu können, in der That aber schliesst er sich HUSCHKE an; auch er hält die Cyclopie für eine Hemmungsbildung, zu deren Erklärung er eine eigne Hypothese über die normale Entstehung des Hirnrohres aufstellt. Er sagt (p. 369): „La première vésicule se produit avant la fermeture de l'extrémité antérieure du tube; elle reste, par conséquent, ouverte pendant un certain temps, ce qui permet à ses parois de s'élargir considérablement, et de lui donner un diamètre transversal beaucoup plus considérable que celui de la seconde et de la troisième vésicule.“ Ferner (p. 374): „En effet, les parois qui la forment restent pendant longtemps ouvertes à sa partie antérieure, au lieu de se fermer d'une manière précoce. Il en résulte que ces parois s'écartent constamment l'une de l'autre, et que l'intervalle vide qui les sépare irait toujours en grandissant, s'il n'était constamment comblé par le repli de nouvelles parties de l'ectoderme. Cet écartement continu des deux parois met donc sans cesse en contact, des deux côtés de la fente, de nouvelles parties de l'ectoderme, jusqu'au moment où la vésicule a atteint son développement complet dans le sens transversal. Alors seulement la vésicule, qui était restée ouverte, se ferme par la soudure des deux lames ectodermiques qui forment les deux bords de la fente.“ Von dieser Hypothese über die normale Entstehung leitet nun DARESTE die abnormen Vorgänge ab, welche zur Cyclopie führen; p. 375: „Mais, le plus ordinairement, la fermeture ne se produit qu'après que la vésicule a commencé à se former, et par conséquent elle arrête son développement dans l'un quelconque des états successifs qu'elle traverse. Telle est l'origine de la cyclopie. En effet, les parois de cette vésicule contiennent des parties qui doivent plus tard produire les éléments histologiques spéciaux des rétines.“ — „Supposons maintenant qu'un arrêt de développement de la vésicule antérieure maintienne en contact les parties rétiniennees à un certain moment, ces parties s'uniront entre elles et formeront

sur la ligne médiane une vésicule optique unique, et, par suite, un oeil unique; et suivant que ces parties rétiniennes seront plus ou moins étendues, l'oeil unique contiendra un nombre plus ou moins grand de parties. De même si l'union des lamés ectodermiques repliées se produit un peu plus tard, et sans intéresser les parties rétiniennes, il se produira deux yeux, tantôt placés dans un orbite unique, et tantôt séparés dans des orbites distinctes. Il y aura donc à la fois, dans la cyclopie, arrêt de développement, comme l'admettait HESCHKE, et union des parties similaires, comme l'admettaient MECKEL et IS. GEOFFROY SAINT-HILAIRE." Diese nachträgliche Einfaltung ectodermalen Materials müsste natürlich, was bei DARESTE nicht ganz deutlich wird, in erster Linie in der Medianebene von vorn nach hinten stattfinden, wenn sie die Wirkung haben soll, dass die ursprünglich median zusammenhängende Augenanlage in der Medullarplatte dadurch getrennt wird; bei vorwiegend seitlichem Zuwachs wäre das nicht der Fall.

Wenn ich diese Erklärung im Gegensatz zu DARESTE nicht eine beobachtete Thatsache, sondern eine Hypothese nenne, so geschieht es deshalb, weil man nicht wissen kann, ob das Medullarrohr defect wird, weil es sich zu früh schliesst, oder ob es sich früher schliesst als normal, weil schon seine Anlage defect war. In den von mir bei *Triton* beobachteten Fällen trifft fast sicher das letztere zu. Auch hier schliessen sich normaler Weise am Vorderende die Wülste später als in der Nackengegend; aber der Umfang der Medullarplatte ist lange vor dem Auftreten der Wülste an der dunklern Pigmentirung zu erkennen, und das defecte Vorderende ist von Anfang kleiner als das normale. Wenn sich nun ein solches schwächtiges Vorderende früher schliesst als normal (z. B. Fig. E auf S. 432; bei Fig. R auf S. 444 scheint es nicht einmal der Fall zu sein), so kommt das wohl daher, dass das spärliche Material rascher bewältigt werden kann. Bei den von DARESTE beim Hühnchen beobachteten Cyclopien könnte das gerade so sein.

Daraus folgt wenigstens für meine Experimente an *Triton taeniatus* mit grösster Wahrscheinlichkeit, dass schon in dem kleinern Vorderende der Doppelneurula nicht eine Hemmungsbildung, sondern eine Defectbildung vorliegt; die Augenanlagen sind vereinigt, da die mediane Partie fehlt, durch die sie in der normalen Medullarplatte getrennt werden. Wie hängt nun die Entstehung

dieser beiden ungleichen Vorderenden mit der schrägen Schnürung zusammen?

Wenn ich auf die Erörterung dieser Frage eingehe, so geschieht es mehr, um sie auf Grund der vorhandenen Thatsachen in scharf gefasste, dem Experiment zugängliche Einzelfragen aufzulösen, als um jetzt schon eine endgültige Antwort zu versuchen. Die erste in Erwägung zu ziehende Thatsache ist die, dass noch nach Schnürung später Gastrulastadien cyclopischer Defect des einen Vorderendes entstehen kann. Es lässt sich in diesen Fällen nicht feststellen, ob schräg geschnürt worden war, noch weniger natürlich, ob der cyclopische Kopf auf derjenigen Hälfte des Keims auftrat, von der die Medianebene abgewandt war; aber höchst wahrscheinlich ist beides, um so mehr, als genau mediane Schnürung in diesem Entwicklungsstadium wegen der beginnenden Längsstreckung der Gastrula nothwendiger Weise äusserst schwierig ist. Ueber den Differenzierungsgrad der fast vollendeten Gastrula lässt sich nun aus dem Erfolg querer Durchschnürung der Schluss ziehen, dass in ihrer Rückenplatte das Material für die Medullarplatte schon bestimmt sein muss, wenn es auch optisch noch nicht unterscheidbar geworden ist; sonst könnte man es sich nicht erklären, dass sich aus der vordern Hälfte dieser Rückenplatte nach Abschnürung der hintern ein Kopf entwickelt, gerade als wären die beiden Stücke noch im Zusammenhang mit einander (1902, p. 520). Ob die Bestimmung zur Medullarplatte schon in den betreffenden Ectodermzellen selbst enthalten ist, lässt sich vorläufig nicht entscheiden; sie könnte auch in den Ento- und Mesodermzellen des Urdarms liegen, welche dann ihrerseits die Differenzierung der Medullarplatte auslösen würden (1903, p. 616). Dagegen ist es nicht wahrscheinlich, dass sie in der Configuration der vordern Keimhälfte gegeben ist, denn diese ändert sich ja durch den Schluss der zuerst klaffenden Wunde derart, dass man nach jener Annahme die Entstehung einer kleinen Ganzbildung erwarten müsste. Die virtuelle Medullarplatte, die wir demnach in einem Teil der Rückenplatte anzunehmen haben, wird nun durch die schräge Einschnürung in zwei verschieden breite Vorderenden gespalten; aus dem breitem entwickelt sich der normale Kopf, aus dem schmälern der cyclopisch defecte. Wie man nun die einzelnen Theile des normalen und des defecten Kopfes wenigstens in Gedanken zurückführen kann auf bestimmte Regionen des normalen und des defecten Vorderendes der sichtbar gewordenen Medullarplatte, so können wir jetzt die mit Wahrscheinlichkeit erschlossenen Anlagen

dieser letztern noch weiter zurückverfolgen auf bestimmte Teile der virtuellen Medullarplatte — natürlich bis jetzt auch nur in Gedanken — und gelangen so zu der Frage, ob schon die Rückenplatte gegen das Ende der Gastrulation die Anlagen gesondert enthält, welche sich später am Medullarrohr entfalten werden. Diese Frage lässt sich noch nicht entscheiden; doch legen die Folgen schräger Schnürung es uns nahe, sie aufzuwerfen. Es ist ja wohl denkbar, dass die beiden durch Schnürung von einander getrennten Vorderenden der virtuellen Medullarplatte bloss verschieden breit sind und dass die Vertheilung des nach aussen abgegrenzten Materials auf die verschiedenen Anlagen der sichtbar gewordenen Medullarplatte aus irgend einem Grund in abnormer Weise vor sich geht; freilich fehlt dieser Annahme, die wir weiter oben für den spätern Entwicklungsabschnitt versuchsweise machten, dann aber ablehnten, für dieses jüngere Stadium das erklärende Moment, welches dort in den Ein- und Ausstülpungsprocessen lag. Ebenso gut aber wäre es denkbar, dass schon das Material der virtuellen Medullarplatte auch in der Breite nicht mehr so indifferent ist, wie ich selbst vor einer eingehenden Analyse der Defectbildungen annahm (1903, 1, p. 569, p. 617). Nach dieser Anschauung würde jedes der beiden Vorderenden der virtuellen Medullarplatte nur diejenigen Organe ergänzen können, deren Anlagen es selbst enthält; nicht durch Sprossung, sondern durch Umdifferenzierung seiner Zellen. Auf diese Weise kämen dann später die verschiedenen Grade des cyclopischen Defects zu Stande.

Denselben Erfolg nun wie schräge Schnürung am Ende der Gastrulation hat die Schnürung im Zweizellenstadium; d. h. dasselbe, was durch Schnürung der schon bestimmten virtuellen Medullarplatte erreicht werden kann, tritt auch ein, wenn die Bildung der virtuellen Medullarplatte unter dem Einfluss der Schnürung vor sich geht. Auch hiefür wieder giebt es verschiedene Möglichkeiten der Erklärung. Sollten die beiden verschieden grossen Vorderenden der virtuellen Medullarplatte ihrem Anlagengehalt nach gleich sein, so gilt das erst recht von jenen Zellengruppen, aus denen sie entstehen. Sollten sie aber schon verschieden sein, so wäre wieder zu erwägen, ob die Differenzierung vielleicht bis in noch frühere Stadien zurückreicht oder ob sie erst während der Gastrulation zu Stande kommt. Diese muss jedenfalls unter schräger Schnürung in eigenthümlicher Weise ablaufen. Während nämlich das Material des Urdarms, das bei normaler Entwicklung seine grösste Ausdehnung in der Median-

ebene gewinnt, bei medianer Schnürung gleichmässig nach beiden Seiten abgelenkt wird, muss es bei schräger Schnürung ungleich auf die beiden Hälften vertheilt werden; und zwar wird diejenige Hälfte des Keims, von welcher die Medianebene der Gastrula und damit die Hauptrichtung der Einstülpung abgewandt ist, weniger und vielleicht auch anders determinirtes Material erhalten als die andere. Damit könnte die Ausstattung der beiden Vorderenden mit verschiedenen Anlagen irgendwie zusammenhängen. Es wäre aber auch möglich, dass schon in diesem Stadium die animalen Zellen, aus denen später der ectodermale Teil der Rückenplatte und die Medullarplatte hervorgehen, nicht mehr indifferent sind. Diese letztere Annahme ist mir aber deshalb unwahrscheinlich, weil ich früher sogar nach frontaler Durchschnürung an der ventralen Keimhälfte einen wohl entwickelten Kopf auftreten sah (1902, p. 504, tab. 16, fig. 1—4); derselbe Versuch wäre bei schräger Schnürung zu wiederholen.

Diese Erwägungen sind freilich vorläufig rein hypothetisch; aber sie könnten zum Theil selbst als müssig angesehen werden, weil mit gar zu unwahrscheinlichen Möglichkeiten rechnend. Ich will daher, um ihre Berechtigung zu erweisen, noch kurz einige wichtige hierher gehörige Thatsachen anführen. So ist es für die Entwicklung des abgespaltenen kleinern Stücks nicht nur von Bedeutung, wie breit es ist, sondern auch, in welcher Höhe der Medullarplatte es abgespalten worden ist. Ich habe einen Fall (99, 46), wo ein kleiner seitlicher Höcker, der weit vorne entsprang, ein cyclopisches Auge bildete; hätte dieser Höcker weiter hinten gesessen, so hätte er bloss zwei Hörblasen bekommen, wie mir ein andrer Fall (99, 89a) beweist. Einmal waren die beiden Hörblasen der Spitze des einen kürzern, sehr defecten Vorderendes angelagert, aber gleich weit von der Gabelungsstelle entfernt, also in gleicher Höhe wie die Hörblasen des wohl entwickelten Kopfes. Ich will nicht weiter in Einzelheiten eingehen, weil ich hoffe, bei andrer Gelegenheit auf diese Thatsachen zurückzukommen.

Nun seien aber auch die Schwierigkeiten nicht verhehlt, welche der Ansicht entgegen stehen, dass der cyclopische Defect des einen Vorderendes auf einen Defect der betreffenden Anlagen zurückzuführen sei, welcher bis in so frühe Entwicklungsstadien zurückreicht. Man sollte nach dieser Annahme erwarten, dass immer bloss das eine Vorderende defect ist, nämlich dasjenige, von dem die Medianebene der Gastrula abgewandt ist. Das ist nun aber nicht

der Fall. Schon oben (S. 450) habe ich auf ein Beispiel aufmerksam gemacht, wo beide Vorderenden einen cyclopischen Defect aufweisen, freilich in sehr verschiedenem Maass. Diesem Fall ist jedoch keine grosse Bedeutung beizumessen; denn da nach so später Schnürung

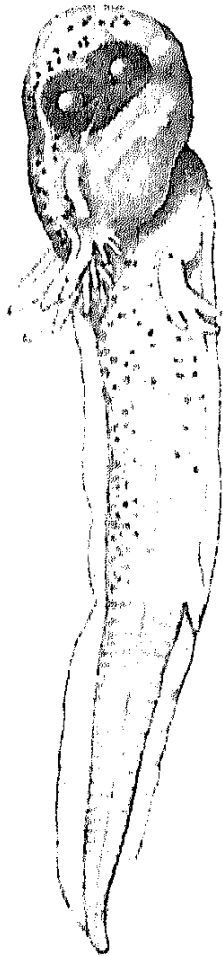


Fig. U.

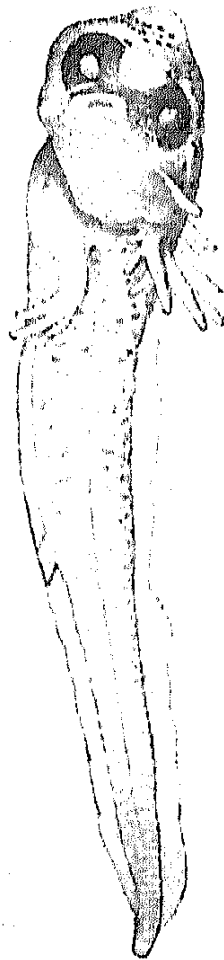


Fig. V.

Larve von *Triton taeniatus* (01, 75), von der rechten und linken Seite gesehen, mit schwacher vorderer Verdoppelung. Beide Vorderenden sind cyclopisch defect, aber in verschiedenem Maasse. Beim linken Kopf, Fig. V, sind Augen und Riechgrube zusammen gerückt, aber wenigstens die letztern noch deutlich getrennt; der rechte Kopf dagegen, Fig. U, besitzt ein echtes Cycloopenauge und eine ganz einheitliche Riechgrube. 15:1. Vgl. Taf. 24, Fig. 7—13.

meist Gewebszerreissungen eintreten, so könnten auch an dem grössern Vorderende gewisse Anlagen ausgefallen sein. Viel wichtiger ist es, dass auch nach Schnürung im Zweizellenstadium, wo ein solcher Ausfall bestimmter Anlagen als unmittelbare Folge des Eingriffs nicht anzunehmen ist, der Defect an beiden Vorderenden auftreten kann. Zwei derartige Fälle will ich zum Schluss noch be-

schreiben; beim einen sind die beiden Vorderenden in verschiedenem Maass defect, während das andere Object ganz überraschend symmetrisch ist.

Das erste der beiden Objecte (01, 75) war im Zwei- oder Vierzellenstadium längs der ersten Furche eingeschnürt worden und wurde nach dreiwöchentlicher Entwicklung conservirt. Die Missbildung, welche entstand, ist in Fig. U und V, S. 461, von der rechten und linken Seite gesehen, dargestellt. Schon von aussen erkennt man, dass beide Köpfe defect sind, jedoch in verschiedenem Maasse. Der rechte Kopf (Fig. U) hat ein cyclopisches Doppelauge von ganz typischem Aussehen (vgl. auch Fig. L auf S. 437); die beiden Pupillen hängen durch den gemeinsamen fötalen Augenspalt zusammen; die Linsen sind wohl entwickelt und völlig getrennt. Ueber dem Doppelauge war die einheitliche Riechgrube mit ihrem dunkel durchschimmernden Lumen zu sehen; auf der Figur ist das nicht ganz deutlich. Auch der linke Kopf ist nicht normal (Fig. V). Seine Augen sind einander abnorm genähert, das dunkel durchschimmernde Pigmentepithel lässt sogar vermuten, dass sie stellenweise zusammenhängen. Die Riechgruben sind zusammengerückt und von oben zwischen die Augen eingekeilt; sie sind fest zusammengepresst und gegen einander abgeplattet, jedoch ist eine deutliche Grenze zwischen ihnen sichtbar, und jede besitzt ihr eignes Lumen. Genauern Aufschluss ergab die Untersuchung auf Schnitten und die Reconstruction (Taf. 24, Fig. 7—13). Der Grad der Trennung und die gegenseitige Stellung der beiden Köpfe ist im Wesentlichen dieselbe wie bei dem frühern Object der Taf. 23, Fig. 1—5, die Doppelbildung ist wieder als *Janus parasiticus asymmetros* zu bezeichnen (vgl. Fig. 7, 9, 13). Jedoch sind die Köpfe einander genauer opponirt, ihre Symmetrieebenen bilden mit einander einen gestreckten Winkel und einen rechten mit der Medianebene des Embryos (Fig. 7, 8, 9). Nach hinten zu gehen die beiden Köpfe in ein normales Mittel- und Hinterhirn über (Fig. 7—9, 13), mit normal entwickelten Hörblasen, nach vorn in einen Medullarstummel, dem an seiner stark verjüngten Spitze zwei verschieden grosse Hörblasen angelagert sind (Fig. 7, 13). Der rechte Kopf weist denselben Grad von cyclopischer Defectbildung auf, wie bei dem frühern Object (Taf. 23, Fig. 1) der linke. Sein Vorderhirn ist unvollkommen gegliedert (Taf. 24, Fig. 7, 8 *V. II*), die Augen ventral verschmolzen (Fig. 7, 9—11, 13), zwischen beiden Organen die einheitliche Riechgrube mit geschlossenem Lumen (Fig. 7, 8 *fov. olf.*). Der linke Kopf ist weniger defect, sein Vorderhirn

deutlich gegliedert, wenn auch nicht ganz so vollkommen wie normal (Fig. 7—9 *V. II*¹), die Augen hängen bloss durch eine enge Brücke zusammen (Fig. 7, 12, 13 *oc*¹), die Riechgruben sind zwar dicht an einander gelagert, aber deutlich getrennt (Fig. 7, 9 *fov. olf*¹), bloss die kleinere rechte mit geschlossenem Lumen, während die grössere linke sich nach aussen öffnet (Fig. 7). Was den feineren Bau zunächst des rechten Doppelauges anlangt, so hat es im Allgemeinen grosse Aehnlichkeit mit dem früher beschriebenen, wie der Vergleich der einander entsprechenden Abbildungen ohne Weiteres zeigt (vgl. Taf. 23, Fig. 1 mit Taf. 24, Fig. 7; Taf. 23, Fig. 4 mit Taf. 24, Fig. 9; Taf. 23, Fig. 5 mit Taf. 24, Fig. 10 und 11). Jedoch unterscheiden sie sich in einem wichtigen Punkt, in Ausbildung und Verlauf des N. opticus. Dieser geht nämlich hier nicht ins Gehirn, sondern er ist nur innerhalb des Auges ausgebildet, und da verläuft er nicht in der Medianebene, zwischen den beiden Retinen, sondern schräg durchs ganze Doppelauge, von der innern Oberfläche der einen Retina bis fast zur Mitte der Stäbchenschicht der andern Retina, wie Fig. 11 auf Taf. 24 deutlich zeigt. An der Stelle, wo der Nerv die reticuläre Schicht kreuzt, giebt er einen schwächern Zweig an die andere Retina ab. Wenn der Opticus in seiner Entstehung an den fötalen Augenspalt gebunden ist, so muss dieser also ganz asymmetrisch verlaufen sein, trotz der regelmässigen Form des Doppelauges. Näheren Aufschluss kann nur die Untersuchung der Entwicklung solcher Augen geben. Noch mehr gilt das von dem Doppelauge der andern Seite, welche ich daher auch nur ganz kurz behandle. Die obersten Schnitte zeigen die Kuppen der beiden Bulbi völlig von einander getrennt, jeden ganz mit Pigmentepithel überzogen, Fig. 9. Auf den tiefern Schnitten wird an einem Auge, und zwar dem in der Zeichnung obern, die hintere Kammer getroffen; am andern Auge wird diese fast ganz von der Linse ausgefüllt. Das ist auch noch der Fall auf dem Schnitt der Fig. 12. Hier fehlt schon das Tapetum an einer kleinen Stelle zwischen den sich berührenden Augen; etwas tiefer gehen die einzelnen Schichten der Retina glatt in einander über, Fig. 13. Das Doppelauge hat einen einfachen Opticus, der mit dem Hirn zusammenhängt; sein Verlauf innerhalb des Auges scheint so unregelmässig zu sein, dass ich vorläufig nicht weiter darauf eingehen will.

Auch das andere Object, welches an beiden Vorderenden cyclopisch defect ist, war im Zwei- oder Vierzellenstadium längs der ersten

Furche eingeschnürt worden; nach 17 tägiger Entwicklung wurde der Embryo conservirt. So zeigen ihn die nebenstehenden Fig. W bis Y. Von oben betrachtet unterscheidet er sich fast nicht von

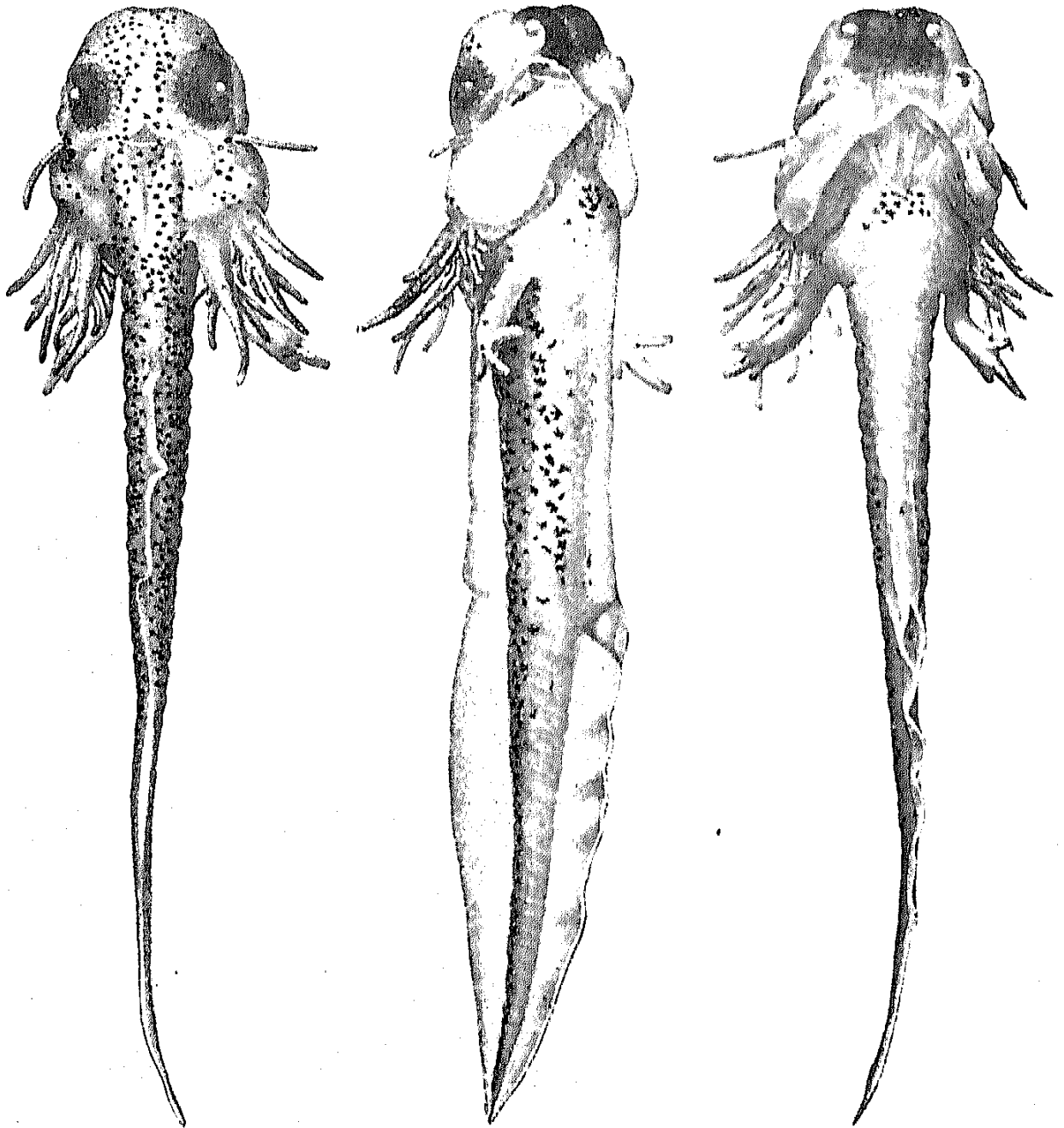


Fig. W.

Fig. X.

Fig. Y.

Larve von *Triton taeniatus* (00, 139n) mit schwacher Verdoppelung des vordern Körperendes; Fig. W Ansicht vom Rücken, Fig. X von rechts unten, Fig. Y vom Bauch. Der ganze Doppelkopf ist sehr genau bilateral symmetrisch, die beiden Einzelköpfe dagegen asymmetrisch und cyclopisch defect. Die beiden etwas verkümmerten Mundöffnungen sind nach der Hauptsymmetrieebene hin verschoben.
15:1. Vgl. Taf. 24, Fig. 1-6.

einem normalen Embryo; der Kopf ist bloss etwas — nicht zu breit — sondern zu schmal, Fig. W. In der rein ventralen und der halb seitlichen Ansicht dagegen bemerkt man noch zwei mittlere Augen, die unter einander zusammenhängen und auch den äussern Augen abnorm genähert scheinen. Unter jedem Augenpaar liegt eine Mundöffnung, etwas nach der ventralen Mittellinie hin verlagert, Fig. Y. Sind so die beiden Köpfe jeder für sich ziemlich unsymmetrisch, so sind sie dagegen zur Medianebene des ganzen Körpers auffallend symmetrisch. Das tritt noch mehr an den Schnitten und Reconstructionen zu Tage, Taf. 24, Fig. 1—6. Das Hinterhirn mit den schon weit differenzirten Hörblasen und das Mittelhirn sind einfach und scheinen völlig normal zu sein, Fig. 1 und 2; dagegen ist das, was vom Zwischenhirn da ist, verdoppelt, wie die doppelte Paraphyse beweist, Fig. 1 *pp*. Dem Zwischenhirn sitzen nun dorsal zwei Vorderhirne an, Fig. 1, ventral eine grosse, zusammenhängende Masse, die aus vier verschmolzenen Augen besteht, Fig. 2, 4, 5. Die beiden Vorderhirne sind stark defect, daher die Riechgruben einander paarweise bis zur Berührung genähert, jedoch mit Oeffnung ihres Lumens nach aussen, Fig. 1, 3. — Das meiste Interesse an dieser Missbildung bietet das grosse Viererauge. Von seinem nicht ganz leicht verständlichen Bau wird man am ehesten auf folgende Weise eine Vorstellung gewinnen. Man denke sich jeden der beiden defecten Köpfe ausgestattet mit zwei Augen, die so nahe zusammengedrückt sind, dass sie einen gemeinsamen Opticus besitzen, wie das Doppelauge der Fig. 12 auf Taf. 24. Es würden dann von dem Zwischenhirn zwei Sehnerven ausgehen, jeder zu zwei Augen gehörig. Nun denke man sich an dieser aus zwei defecten Köpfen bestehenden Doppelbildung selbst wieder die mediane Partie ausgefallen, so dass also die Sehnerven nicht mehr getrennt in das Zwischenhirn einmünden, sondern gemeinsam, und auch die innenständigen Augen unter einander zusammenhängen. Das sieht man recht deutlich auf der plastischen Reconstruction von unten, Fig. 2, ferner auf den Schnitten der Fig. 4—6. Diese letztern zeigen eine weitere, sehr interessante Complication. Das Tapetum nigrum der innenständigen Augen ist nämlich viel zu klein, um die Retina ganz zu bedecken (vgl. die Schnitte der Fig. 4 und 6; ferner die beiden Oberflächenansichten Fig. 1 und 2, wo das Tapetum violett, die unbedeckte Retina blau bezeichnet ist). Da weder die Retina abnorm gross, noch das Tapetum abnorm dick ist, so scheint das letztere von der ersten Anlage an nicht genug Material erhalten zu haben, wohl deshalb,

weil zwischen den beiden innenständigen Retinaanlagen nicht mehr übrig war. Dieses innenständige Doppelauge hat also denselben Defect, den ich durch lateralen Anstich der Medullarplatte am Froschaug erzielte (1903, 2). Jedenfalls wegen dieses zu geringen Anlagematerials für das Tapetum konnten sich nun die beiden innenständigen Augen nicht ganz vom Zwischenhirn abschneiden; der Hohlraum, an den die Retinen in Fig. 4 und 6 grenzen, hängt direct mit den Ventrikeln zusammen. Als weitere Folge dieser Knappheit des Pigmentepithels ist es auch wohl aufzufassen, dass sich die Retinen an ihrem ventralen Theil nach aussen vorgestülpt haben, Fig. 4. Das ist wahrscheinlich schon sehr früh geschehen und hat die Entwicklung eines fötalen Augenspaltes und die normale Ausbildung des ventralen Theils der Augenbecher verhindert, Fig. 4. An der Stelle, wo das secundäre Vorderhirn und die vom Tapetum entblösste Retina zusammentreffen (vgl. Fig. 1), scheint eine secundäre Verwachsung dieser Theile eingetreten zu sein; doch liegen diese Verhältnisse noch nicht ganz klar. — Die Linsen der beiden innenständigen Augen sind jetzt natürlich viel zu gross für den verkleinerten Augenbecher, sie liegen der Retina dicht an, die offenbar unter ihrem Druck schon gelitten hat, Fig. 4. Wäre dieser Process noch weiter gegangen, so hätte die Retina wohl ein ganz ähnliches Aussehen gewonnen, wie in dem von Mense (1903) mitgetheilten Fall derjenige Theil der Hirnwand, welchem die Linse anliegt (MENSE tab. 14, fig. 8).

Diese beiden Fälle habe ich angeführt, um zu zeigen, dass die von mir versuchte Erklärung für den Defect des einen Vorderendes nach schräger Schnürung zum Theil noch hypothetisch ist. Dass auf beiden Hälften ein defecter Kopf entstehen kann, nicht nur auf derjenigen, von welcher die Medianebene der Gastrula abgewandt ist, das beweist, wie gesagt, nichts gegen den Satz, dass zwischen schräger Schnürung und Defectbildung des einen Vorderendes jener oben formulirte Zusammenhang besteht. Dagegen entstehen aus dieser Thatsache ernstere Schwierigkeiten für die speciellere Erklärung, dass der bei der schrägen Schnürung abgetrennte kleinere Theil des virtuellen Vorderendes schon nicht mehr sämtliche Anlagen wenigstens in der Einzahl besessen hat, wie die andere Hälfte. Diese Auffassung, die ja an und für sich recht nahe liegt, würde mir nach den zuletzt besprochenen Thatsachen vorläufig keiner weiteren Discussion werth scheinen, wenn nicht eben jene merkwürdigen Fälle vorkämen, welche beweisen, dass es für die Ent-

wicklung der kleinern Hälfte von entscheidender Wichtigkeit ist, in welcher Höhe der Medullarplatte die Abspaltung stattgefunden hat, ferner die Fälle, wo die Lage der Hörblasen nicht zur Spitze des defecten Vorderendes, sondern zur Stelle der Gabelung typische Beziehungen besitzt. So scheint mir die grössere Wahrscheinlichkeit doch für die versuchsweise aufgestellte Hypothese zu sprechen. Weitere Experimente werden vielleicht eine sichere Entscheidung möglich machen.

Immerhin würde ich es für verfrüht halten, die Ergebnisse meiner Versuche zu einer Erklärung der spontan auftretenden Cyclopie zu verwerthen. Die Uebereinstimmung im Bau ist freilich überraschend gross, worauf ich schon oben hinwies. Namentlich die Structur des Auges ist in beiden Fällen genau dieselbe; selbst das Fehlen des Opticus findet sich immer wieder in der Literatur angeführt, eine bisher ganz unverständliche Thatsache, die durch meine Versuche eine sehr einfache Erklärung fände. Auch eine Erklärung für die Entstehung der Cyclopie, welche viel Anklang gefunden hat, liess sich mit Wahrscheinlichkeit als unrichtig nachweisen, nämlich die Ansicht von DARESTE, welcher glaubt, dass das Hirn cyclopisch wird, wenn sich das Vorderende des Medullarrohrs vorzeitig schliesst, während es nach meinen Versuchen viel wahrscheinlicher ist, dass die erste Ursache noch weiter zurück liegt, indem sich das Medullarrohr früher schliesst als normal, wenn das Vorderende der Medullarplatte defect ist. Also Beziehungen sind jetzt schon vorhanden; aber wir wissen noch nicht, wie weit wir die Kette der Ursachen zurück verfolgen müssen, um das Tertium comparationis zwischen der spontan entstandenen und der experimentell erzeugten Cyclopie zu finden.

Literaturverzeichnis.

- AHLFELD, FR., 1880—82, Die Missbildungen des Menschen, Leipzig 1880—82.
- BORN, G., 1893, Ueber Druckversuche an Froscheiern, in: Anat. Anz. V. 8, p. 609 ff.
- BOVERI, TH., 1901, Ueber die Polarität des Seeigoleies, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, 1900.
- DARBYSTE, C., 1891, Recherches sur la production artificielle des monstruosités ou Essais de tératogénie expérimentale, p. 366—383, Paris 1891.
- FISCHEL, A., 1903, Ueber den gegenwärtigen Stand der experimentellen Teratologie, in: Verh. Deutsch. pathol. Ges., V. 5, p. 255—356.
- HERBST, C., 1901, Formative Reize in der thierischen Ontogenese. Ein Beitrag zum Verständniss der thierischen Embryonalentwicklung, Leipzig 1901.
- HERTWIG, O., 1893, Experimentelle Untersuchungen über die ersten Theilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1893, p. 385—392.
- V. HIPPEL, 1900, Die Missbildungen und angeborenen Fehler des Auges, in: Handbuch der Augenheilkunde von GRAEFFE-SAEEMISCH, 2. Aufl.
- HUSCHKE, E., 1832, Ueber die erste Entwicklung des Auges und die damit zusammenhängende Cyclopie, in: Arch. Anat. Physiol., V. 6, p. 1—47.
- MECKEL, 1826, Ueber die Verschmelzungsbildungen, *ibid.*, V. 1, p. 238 ff.
- MENCL, E., 1903, Ein Fall von beiderseitiger Augenlinsenausbildung während der Abwesenheit von Augenblasen, in: Arch. Entw. Mech. V. 16, p. 328—339.
- SAINT-HILAIRE, IS. GEOFF., 1832—37, Traité de tératologie, V. 2, p. 404 ff.

- SPEMANN, H., 1901, 1. Ueber Correlationen in der Entwicklung des Auges, in: Verh. anat. Ges. (Bonn, 26.—29. Mai 1901).
—, 1901, 2. Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei I, in: Arch. Entw.-Mech., V. 12, p. 224—265.
—, 1902, dasselbe II, *ibid.*, V. 15, p. 447—534.
—, 1903, 1. dasselbe III, *ibid.*, V. 16, p. 551—628.
—, 1903, 2. Ueber Linsenbildung bei defecter Augenblase, in: Anat. Anz., V. 23, p. 457—464.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung.

<i>ch</i> Chorda dorsalis	<i>N. opt</i> Sehnerv
<i>ep</i> Epiphyse	<i>oc</i> Auge
<i>for. olf</i> Riechgrube	<i>pp</i> Paraphyse
<i>K/hg. f</i> Kieferbogenfortsatz	<i>tap. nig</i> Tapetum nigrum
<i>lab</i> Hörbläschen	<i>V. II</i> Vorderhirn
<i>M. II</i> Mittelhirn	<i>Z. II</i> Zwischenhirn
<i>N. olf</i> Riechnerv	* Medullarstummel.

Tafel 23.

Fig. 1. Reconstruction eines *Janus parasiticus asymmetros* mit cyclopischem Defect des linken Vorderendes. 45 : 1. Vgl. S. 437—440.

Fig. 2. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der beiden Vorderhirne. 60 : 1.

Fig. 3. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der Riechgruben. 60 : 1.

Fig. 4. Schnitt durch dasselbe Object in Höhe der Linsen des vollständigen rechten Kopfes. 60 : 1.

Fig. 5. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der Linsen des defecten linken Kopfes. 60 : 1.

Fig. 6. Reconstruction einer schwachen *Duplicitas anterior* mit cyclopischem Defect des rechten Vorderendes. 45 : 1. Vgl. S. 445 und 446.

Fig. 7. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der Vorderhirne und der Riechgrube des rechten Kopfes. 60 : 1.

Fig. 8. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der 3 Linsen. 60 : 1.

Fig. 9. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der Kieferbogenfortsätze und Hörblasen. 60 : 1.

Fig. 10 und 11. Reconstruirte Ventralansichten zweier Embryonen, die aus einem im Blastulastadium eingeschnürten und im Neurulastadium vollends durchgeschnürten Keim entstanden sind; der eine Embryo, Fig. 10, ist normal, der andere, Fig. 11, triocephalisch defect. 45 : 1. Vgl. S. 450 und 451.

Tafel 24.

Fig. 1. Reconstruirte Dorsalansicht einer schwachen Duplicitas anterior mit gleichmässigem cyclopischem Defect beider Vorderenden. 45 : 1. Vgl. S. 463—465.

Fig. 2. Reconstruirte Ventralansicht desselben Objects. 45 : 1.

Fig. 3. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der 4 Riechgruben. 60 : 1.

Fig. 4. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der 4 Linsen. 60 : 1.

Fig. 5. Theil eines Schnittes durch dasselbe Object in der Höhe der beiden in einander übergehenden Sehnerven. 60 : 1.

Fig. 6. Schnitt durch dasselbe Object, welcher den Zusammenhang der 4 Augen zeigt, ferner die mangelhafte Bedeckung der beiden innenständigen Componenten durch das Tapetum nigrum. 60 : 1.

Fig. 7. Reconstruction eines Janus parasiticus asymmetrus, dessen Köpfe beide cyclopisch defect sind, der linke schwach, der rechte stark. * Medullarstummel. 45 : 1. Vgl. S. 462 und 463.

Fig. 8. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der Riechgruben. 60 : 1.

Fig. 9. Schnitt durch dasselbe Object etwas über den 4 Linsen. 60 : 1.

Fig. 10 und 11. Schnitte durch das cyclopische Doppelauge des rechten Kopfes. 60 : 1.

Fig. 12. Schnitt durch die theilweise zusammenhängenden Augen des linken Kopfes. 60 : 1.

Fig. 13. Schnitt durch dasselbe Object, getroffen die Augen etwas unter den Linsen, ferner der Medullarstummel *.

*Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

Ueber den feinern Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbelthiere.

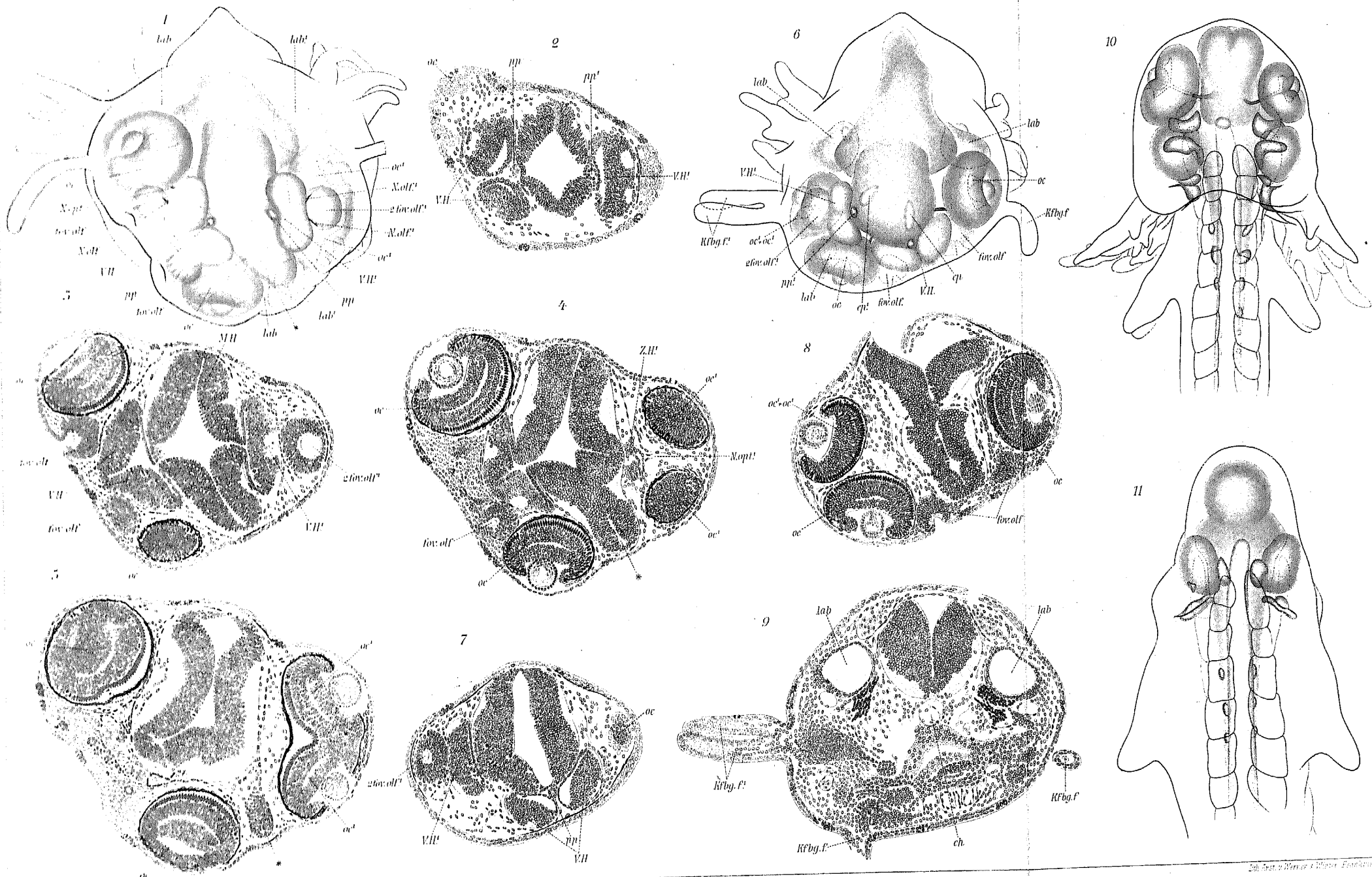
Von

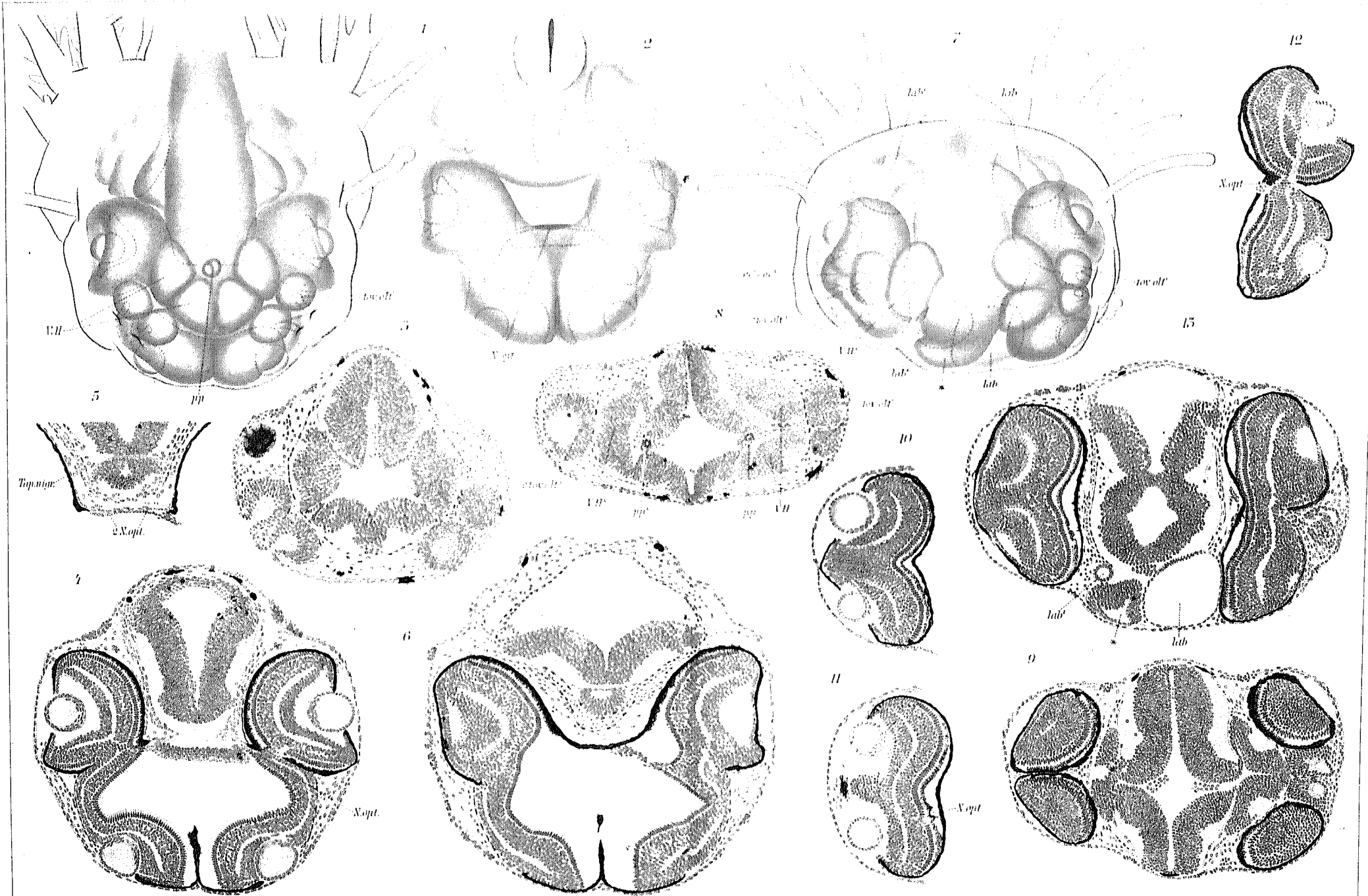
Richard Hesse in Tübingen.

Hierzu Taf. 25 und 3 Abbildungen im Text.

Diese Untersuchung soll sich mit dem feinern Bau der Stäbchen und Zapfen bei einer Anzahl von Wirbelthieren beschäftigen, und zwar nur nach ganz bestimmten Rücksichten. Da sie aus theoretischen Erwägungen und nicht aus descriptivem Interesse entsprungen ist, so kann sie keineswegs jene musterhafte Exactheit und erschöpfende Genauigkeit aufweisen in der Beschreibung der vorkommenden Variationen in den Einzelbildungen wie viele ihrer Vorgängerinnen, so, um nur ein neueres Beispiel anzuführen, H. VIRCHOW'S (1901 a u. b) vorbildliche Schilderung der Netzhaut von *Halteria*. Es ist mehr die Einheit in der Mannigfaltigkeit gesucht und hervorgehoben, als die Mannigfaltigkeit innerhalb verwandter Bildungen: das Einigende, nicht das Trennende soll darin betont werden. Ohne Zweifel ersteht dadurch einer Abhandlung neben einzelnen Vortheilen auch mancher Nachtheil, und der Ausgang von theoretischen Erwägungen tritt leicht mehr als wünschenswerth in den Vordergrund, hier um so eher, als es mir nicht gelungen ist, einen so klaren und zwingenden Beweis für meine Auffassungen zu erbringen, dass dadurch jeder Zweifler ohne Weiteres zur Anerkennung der von mir aus den Befunden gezogenen Folgerungen gezwungen würde.

Würde ich hier einen Gegenstand behandeln, der zum ersten oder selbst zum zehnten Male zur Untersuchung käme, so würden





H. Spemann u. W. Freytag del.

Verf. u. G. Fischer sculp. Jena.

100. Jost u. Werner & Winter, Frankfurt a. M.