

48. Klestadt, W.: *Erg. Path.* 15 (1911). — 49. Kolthoff, I. M.: Säure-Basen-Indikatoren. Berlin: Julius Springer 1932. — 50. Lawrentjew, B. J.: *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 6 (1926). — 51. Loele, W.: *Arch. Path.* 265 (1927). — 52. Mangenot, R.: *C. r. Acad. Sci. Paris* 186 (1928). — 53. Marinesco, G. M.: *C. r. Soc. Biol. Paris* 71 (1919). — 54. Libro en Honor de D. S. Ramón y Cayal. Madrid 1922. — 55. *C. r. Soc. Biol. Paris* 87 (1922). — 56. Ebenda 87 (1922). — 57. *Arch. Neur. et Psychiat.* 15 (1924). — 58. *Bull. Sect. sci. Acad. roum.* 10 (1927). — 59. *Rev. belge Sci. méd.* 1930. — 60. Münzer, Fr. Th.: *Z. Neur.* 112 (1928). — 61. Nageotte, J.: Libraire Felix Alcan. Paris 1922. — 62. Noël, R.: *Recherches histo-physiologiques sur la cellule hépatique des mammifères.* Thèse. Paris 1922. — 63. Nowik, N.: *Anat. Anz.* 36 (1916). — 64. Perez, R. M.: *Trav. Labor. Rech. biol. Univ. Madrid D. S. Ramón y Cayal* 28 (1932). — 65. Romeis, B.: *Anat. Anz.* 45 (1913). — 66. Sartory, A.: *Arch. Méd. expér.* 24 (1912). — 67. Stern, L.: *Biochemic. L.* 69 (1927). — 68. Tamura: *Arch. Entw.-mech.* 51 (1922). — 69. Waelsch, H. und Weinberger, E.: *Arch. f. exper. Path.* 169 (1932). — 70. Zweibaum, J.: *C. r. Soc. Biol. Paris* 89 (1932). — 71. Sur la coloration des graisses dans la cellule vivante. Ebenda 89 (1923).

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Uppsala.
Direktor: Prof. Dr. D. E. Holmdahl.

Primitivstreifen beziehungsweise Rumpfschwanzknospe im Verhältnis zur Körperentwicklung.

Von

D. E. Holmdahl.

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. Mai 1935.)

In einer kürzlich veröffentlichten Arbeit (1934) hat FR. KOPSCHE erklärt, daß sowohl die morphologische als auch experimentelle Grundlage für meine Untersuchungen über die primäre und sekundäre Körperentwicklung fehlerhaft seien, und stützt diese kategorische Behauptung auf eine sehr oberflächliche, morphologische Analyse sowie auf das Resultat eines einzigen mitgeteilten experimentellen Versuches. Das Material stammt ausschließlich vom Huhn.

Es ist für mich von sehr großem Interesse, daß gerade KOPSCHE das Wort hierin ergriffen hat, weil er zu denen gehört, die schon seit der Jahrhundertwende dazu beigetragen haben, unsere Kenntnisse eben betreffs der Rolle des Primitivstreifens bei der Ausgestaltung des Embryonalkörpers zu vertiefen.

Ich habe auch in meinem ersten Studium über dieses Thema (1925) KOPSCHEs Arbeit von 1902 als grundlegend bezeichnet und bin bei meiner Analyse der Körperentwicklung unter anderem von dem Resultat ausgegangen, zu dem KOPSCHE dort gelangt ist.

Indessen hat KOPSCHE weder in seinen früheren (1898 und 1902) noch späteren Arbeiten (1927 und 1934) diese Frage mit einer mehr tiefgehenden und selbständigen morphologischen Analyse behandelt. Dies ist nach meiner Auffassung der Grund, weshalb er in seinem gegen meine Untersuchungen gerichteten Angriff teils den faktischen morphologischen Verlauf mißverstanden und teils das Ergebnis seines mit-

geteilten experimentellen Versuches überschätzt hat. Dazu kommt noch eine andere Tatsache. Unsere Grundanschauung des vorliegenden Problems ist ganz verschieden. Wie ich im folgenden zeigen werde, gehe ich schon seit meiner ersten Arbeit auf diesem Gebiete (1925) stets von einer materialhistorischen Auffassung aus, was KOPSCH offenbar nicht anerkennt.

Für den in diesen Fragen nicht initiierten Leser kann KOPSCHS Darstellung den Eindruck erwecken, daß ich der erste (und einzige) sein soll, der einen Unterschied zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung gemacht hat. Diese von meinem Gesichtspunkt ehrenwerte Darstellung kann ich leider nicht gutheißen. Ich bin nämlich nur der erste, der diese Termini geschaffen hat und der versucht hat, die Grenze zwischen der primären und der sekundären Entwicklung distinkt zu ermitteln.

Ich muß darum mit einem kurzen Bericht über die Entwicklung der Fragestellung betreffs primärer und sekundärer Körperentwicklung bis zum heutigen Tag beginnen. Es scheint mir durchaus notwendig, um diese Diskussion gegen den historischen Hintergrund unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete stellen zu können. In einer solchen Perspektive wird KOPSCHS kategorische Aussage ziemlich isoliert dastehen. Ich glaube auch, daß, wenn KOPSCH die Tragweite seiner Fragestellung eingesehen hätte, er sich mit größerer Vorsicht geäußert haben würde.

Daß es eine primäre Körperentwicklung gibt, ist eine seit alters bekannte und anerkannte Tatsache und auf diesem Punkt komme ich sogar mit KOPSCH nicht in Konflikt. Mit primärer Körperentwicklung meine ich die Entwicklungsform, charakterisiert dadurch, daß die verschiedenen Körperorgane direkt von den Keimblättern angelegt werden. Nur muß vorausgesetzt werden, daß eine kleine Mittelpartie des Körpers sich direkt aus der indifferenten Zellmasse des Primitivstreifens bildet und zwar von der Gegend des Hinterkopfes nach hinten zu; denn gemäß KEIBEL (1894) und KOPSCH (1902) liegt das vorderste Ende des Primitivstreifens ursprünglich ein gutes Stück in der Kopfregion. Zum selben Resultat kam auch O. HERTWIG betreffs des Urmundes bei den niederen Wirbeltieren (1892).

Daß KOPSCH in weit späteren Arbeiten (1927 u. 1934) seine auf gleichartigen experimentellen Versuchen gegründete Auffassung dahin änderte, daß die ganze Kopfregion vor dem ursprünglich vordersten Teil des Primitivstreifens liegen müsse, spielt in unserem Zusammenhang keine Rolle.

Betreffs der sekundären Körperentwicklung sind die Verhältnisse weit schwieriger zu beurteilen. Zur Jahrhundertwende herrschte unter führenden Biologen die Ansicht, daß auch eine sekundäre Körperentwicklung existiere, d. h. daß der Körper nach Bildung der Schwanzknospe fortwährenden Zuwachs erleide und zwar dadurch, daß die indifferente Zellmasse, welche die Schwanzknospe ausfüllt, direkt Organe ausdifferenziere gleich dem früheren direkten

Übergang des Primitivstreifens in eine kleine schmale Mittelpartie des Körpers von der Gegend des Hinterkopfes nach hinten zu. Diese materialhistorische Auffassung wurde, wie ich auch in meinen früheren, hierher gehörenden Arbeiten betont habe, mit voller Klarheit von z. B. O. HERTWIG und KEIBEL verfochten.

Man glaubte jedoch zu der Zeit allgemein, daß es nur der Schwanz bei den entwickelten Individuen, oder »der postanale Körperteil« (KOPSCH 1934) war, welche sich auf diese Weise ausgestalteten.

Diese Grenzbestimmung zwischen der primären und sekundären Körperentwicklung ruhte indessen damals ganz und gar auf losen Vermutungen. Und warum sollte übrigens die Grenze gerade hier liegen?

Es gab jedoch einen, der schon zur Jahrhundertwende hervorhob, daß diese Grenze weiter kranial verlegt werden müßte, und das war ein Mann, der mehrjähriges Studium dazu verwandte, sich in den formhistorischen Verlauf während der Primitivstreifenbildung zu vertiefen. Von seiner Hand sind auch, wie bekannt, eine Mehrzahl großer grundlegender Arbeiten auf diesem Gebiete erschienen. Ich meine KEIBEL. Dieser Meister innerhalb der morphologischen Forschung kommt gegen Ende seiner fruchtbringenden Forscherbahn zu einem Schlußsatz, den ich mit seinen eigenen Worten wiedergeben kann, und den er gerade in einer Darstellung über die Entwicklung des Huhns (1913) ausspricht:

»Hinter dem Canalis neurentericus liegt die Rumpfschwanzknospe. In ihrem Bereich steht das Ektoderm des Medullarrohres mit dem Entoderm und dem Mesoderm in Verbindung, und es differenzieren sich hier aus einer indifferenten Zellmasse noch eine Anzahl von Segmenten des Embryo, erst Rumpf-, dann Schwanzsegmente.«

FR. KEIBELS Auffassung ist also klar und deutlich. Es gibt eine primäre und eine sekundäre Körperentwicklung, und die Grenze zwischen diesen Entwicklungsformen liegt nicht am Übergang von Rumpf in Schwanz, sondern irgendwo höher im Rumpf. Wenn KOPSCH meine Untersuchungsergebnisse mit einigen Seiten abfertigt, weist er somit auch diejenigen von FR. KEIBEL ab. Die Sache ist aber nicht so einfach wie KOPSCH zu glauben scheint.

So war der Stand der Frage als ich meine Studien auf diesem Gebiete begann. Meine Aufgabe war es von Anbeginn, die Grenze zwischen diesen Körperentwicklungsformen festzustellen zu versuchen. Als mir die Fragestellung bereits klar und ich ein gutes Stück in diesen Untersuchungen vorwärts gekommen war, berührte ich die Frage bei einem Zusammentreffen mit KEIBEL in Berlin. Er fand meine Aufgabe von großem Interesse und stimulierte mich zur Fortsetzung auf den eingeschlagenen Weg.

Nach einer eingehenden morphologischen Analyse (1925) kam ich beim Huhn zu dem Resultat, daß diese Grenze zu unterst in Höhe des 1.—2. lumbosakralen Segmentes, d. h. ungefähr in die Mitte des Rumpfes verlegt werden müßte. Zu demselben Ergebnis gelangte ich bei meinen experimentellen Versuchen (1924—1925, 1933).

Was ich mir weiter zuschreiben kann, ist, daß meine morphologische Analyse der beiden Entwicklungsformen, die ich primäre und sekundäre Körperentwicklung nannte, mich dazu veranlaßte, den vom formhistorischen Gesichtspunkt vorhandenen prinzipiellen Unterschied zwischen der einen und der anderen Entwicklung noch stärker als zuvor zu betonen. Während der primären Körperentwicklung werden die verschiedenen Organe (abgesehen von einer schmalen

Mitelpartie) direkt von den Keimblättern angelegt, wogegen sich diese Organe in der sekundären Körperentwicklung direkt von einem gemeinsamen indifferenten Knospungszentrum ausdifferenzieren. Im ersten Falle sind die Organe ekt-, meso- und entodermal, in anderem Falle bilden sich alle Organe des Körpers auf gleichartige Weise, haben aber nichts mit den Keimblättern zu schaffen.

Eine weitere Stütze für meine Vermutung, daß eine sekundäre Körperentwicklung wirklich existiere, fand ich in einer materialhistorischen Betrachtungsweise. Zwar hatten wir zur Zeit meiner ersten Arbeit (1925) noch sehr unvollständige Kenntnisse auf diesem Gebiete, denn erst durch R. WETZEL'S grundlegende Arbeit einige Jahre später (1929 u. 1931) ist diese Frage experimentell an Material von Huhn allseitig beleuchtet worden; aber soviel wußten wir doch, daß der indifferente Zellstrang des Primitivstreifens teils direkt eine kleine Mittelpartie des Embryonalkörpers von der Gegend des Hinterkopfes nach hinten ausdifferenzierte, und teils der Ursprung wenigstens des mittleren Keimblattes war. Der Primitivstreifen war also ein materialproduzierendes Zentrum.

Wenn dann der Primitivstreifen gegen Ende seiner Existenz eine vordere angeschwollene Partie, den Endwulst, bildet, und dieser Endwulst später nach Ventralbiegung der platten Embryonalanlage seitlich und hinter demselben in die junge Schwanzknospe übergeht, was scheint da natürlicher, als sich vorzustellen, daß die indifferente Zellmasse der Schwanzknospe ist, die nichts anderes als ein Entwicklungsprodukt des Primitivstreifens ist, die Eigenschaft dieses, seinem vorderen Ende auszuendifferenzieren. Eine Bestätigung hierfür finden wir auch darin, daß die Embryonalorgane ohne Grenze in die indifferente Zellmasse der Schwanzknospe, schon von deren ersten Bildung an, übergeht.

Daß diese materialhistorische Betrachtungsweise berechtigt ist, ist auf überzeugendste Weise von R. WETZEL (1929 u. 1931) gezeigt worden. Dieser Forscher ergreift das Problem auf breiter Basis. Seine Untersuchungen scheinen mir aus zweierlei Gründen besonders wertvoll. Er unternimmt erst zum Unterschied von GRÄPER und KOPSCHE eine eingehende, selbständige, formhistorische Analyse, was eine nötige Voraussetzung ist, um das Resultat der experimentellen Methode, der Vogtschen Farbmärkierungsmethode, die als weit schonender und deshalb als mehr beweiskräftig angesehen werden muß als die tiefgelenden Eingriffe, auf die GRÄPER und KOPSCHE ihre Untersuchungsergebnisse basieren. Darum gebe ich R. WETZEL'S Resultat einen bestimmten Vorzug vor dem-

jüngeren von GRÄPER und KOPSCHE. Ich bin auch der Meinung, daß R. WETZEL die Richtigkeit seiner Auffassung mit Erfolg in der Abrechnung, die er 1931 mit sowohl KOPSCHE als auch GRÄPER hatte, geltend gemacht hat.

KOPSCHE hat kürzlich (1934) aufs neue R. WETZEL'S materialhistorische Auffassung angegriffen und verwendet hierbei immer noch seine stark lächerliche Methode. Ohne hier näher auf R. WETZEL'S und KOPSCHE'S Meinungsver-schiedenheiten betreffs des materialhistorischen Geschehens während der Primitivstreifenentwicklung einzugehen, will ich doch hervorheben, daß KOPSCHE in seinem letzten Angriff gegen R. WETZEL mich keineswegs davon überzeugt hat, daß R. WETZEL'S Schlusätze falsch sein müssen. Ich habe hierfür zwei Gründe. Erstens stelle ich in Frage, ob KOPSCHE'S experimentelle Methode

überhaupt anwendbar ist, wenn es gilt, so subtile Dinge wie die Materialverschiebung während fraglicher Entwicklungsperiode zu studieren (was R. WETZEL schon 1929 u. 1931 betont hat) und zweitens bin ich der Ansicht, daß, auch wenn man mit einer normalen Materialverschiebung nach KOPSCHE'S tiefgelendem Eingriff rechnen könnte, man keineswegs die Schlußfolgerungen gegen die WETZEL'SCHE Anschauung im großen und ganzen zu richten braucht. Es bedarf nur der Vorstellung, daß die Materialverschiebung von den lateralen Teilen des Primitivstreifens winkelerecht zu diesem geschieht, damit die KOPSCHE'S Argumentation gegen R. WETZEL wertlos wird. Aber hierüber wird sicher R. WETZEL selbst Bescheid geben. Ich komme auf diese Frage später zurück.

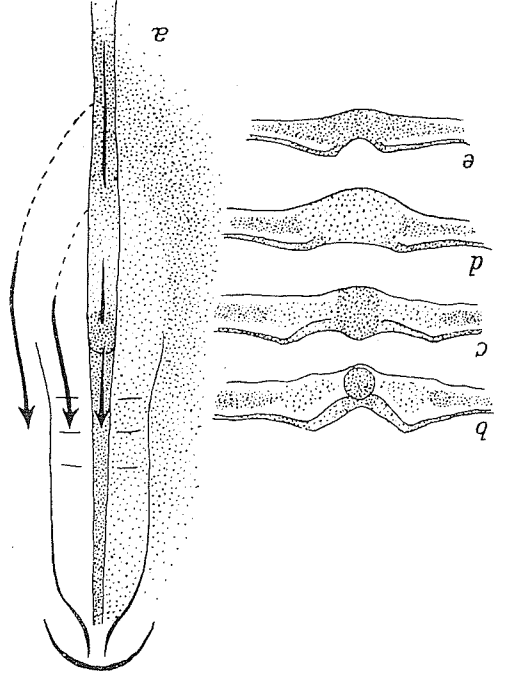


Abb. 1. Aus R. WETZEL, Ergbn. d. Anat. u. Entwickl.gesch., 1931, Bd. 20, S. 8, Abb. 2.

Nach allem was ich angeführt habe, ist also vorläufig kein Grund vorhanden, von der WETZEL'SCHEN materialhistorischen Auffassung abzuweichen, und da diese Frage den intimsten Zusammenhang mit dem Verständnis meiner primären und sekundären Körperentwicklung hat, muß ich auf R. WETZEL'S Resultat etwas eingehen.

Am kürzesten, besten und anschaulichsten kann ich dies tun, indem ich R. WETZEL selbst sprechen lasse. Ich will eine zusammenfassende Darstellung von 1931 zitieren und gleichzeitig auf eine schematische Abbildung von seiner Hand verweisen, die sich auf dieses Zitat bezieht (Abb. 1). Er sagt: »Meine Farbvorschläge ergaben, daß der Primitivstreifen sich mit der Bildung von Urkörper in einer der ältesten Vorstelligung ganz entgegengesetzten Weise ver-

Ursache hierfür liegt darin, daß man die experimentelle Methode nicht länger anwenden kann, wenn die Entwicklung so weit vorgeschritten ist. Aber die Konsequenz des ganzen WETZEL'schen Gedankenganges ist die, daß eine sekundäre Körperentwicklung existiert, was er auch in obenstehendem Zitat derart ausdrückt, daß vom jungen Endwulst der Rest des Körpers hervorgeht.

Daß R. WETZEL gleichwohl meine Benennung primäre und sekundäre Körperentwicklung trotz unserer vollständig gleichen materialhistorischen Auffassung nicht aufgegeben hat, beruht auf zweierlei Umständen. Teils schließt R. WETZEL, wie oben erwähnt, seine Untersuchungen dort, wo das Interesse mit meinen beginnt, d. h. mit der Anlegung des Endwulstes, und teils betrachtet R. WETZEL die fragliche Entwicklung wesentlich vom materialhistorischen Gesichtspunkt. Ich gebe gern zu, daß es von diesem Ausgangspunkt keinen weiteren tiefergehenden Unterschied gibt, wenn es die Materialbildung gilt, denn während sowohl der primären als auch während der sekundären Körperentwicklung ist der Materialbildungsplatz der Primittivstreifen bzw. Endwulst und Rumpfschwanzknospe, die nur verschiedene Entwicklungsformen derselben passagären embryonalen Organe sind. Aber ich behaupte bestimmt, daß es vom form-historischen Gesichtspunkt ganz anders erscheint. Von hier aus gibt es, wie ich oben gezeigt habe, einen tiefergehenden und prinzipiellen Unterschied zwischen der primären und der sekundären Körperentwicklung.

Die Übereinstimmung zwischen R. WETZEL und mir besteht nicht nur darin, daß man zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung scheiden muß. R. WETZEL kommt auch mit seiner Methode zu einer Grenzbestimmung, die mit derjenigen zusammenfällt, welche ich früher auf morphologischen und experimentellem Wege konstatiert habe. Um dies zu zeigen, möchte ich einige Aussagen von R. WETZEL's Hauptarbeit (1929) zitieren. Gegen Ende seines formhistorischen Abschnittes sagt er:

«Mit der Endknopfbildung ist ein neuer Abschnitt der Formbildung eingeleitet. Seine Anschwellung bezeichnet den Ort, an dem die Schwanzknospe, nämlich Rumpfschwanzknospe, entsteht; der kleine hintere Primittivstreifen in seinem Bereich bilden. Das endgültige hintere Körperende ist damit fest bezeichnet, ebenso der Endknopf als die unschriebene Materialquelle für alle noch nicht organisiert angelegten Teile des Körpers. Das ist, wie HOLMADAL in seinen sehr eingehenden Untersuchungen ausgeführt und auch im Experiment klar bewiesen hat, auf die Wirbelsäule bezogen, der Lenden-, Kreuz- und Schwanzteil, nicht etwa nur der Schwanz.»

Gegen Ende des experimentellen Teiles setzt er fort:

«Der einzige Versuch HOLMADAL's, die Markierung des Keims durch eine tieferliegende Zerstörung dicht vor dem (nicht ganz jungen) Endknopf, führte zu dem Ergebnis, daß die Wunde später hinter der Hüftgelenkgegend angehtroffen wurde. Dieser Befund deckt sich grundsätzlich mit meinen Versuchsergebnissen.» Nach eingehender formhistorischer Analyse und experimentellen Versuchen mit verschiedenen Methoden sind also R. WETZEL und ich, unabhängig voneinander, betreffs der Verhältnisse beim Huhn zum selben Resultat gekommen: es existiert eine primäre und eine sekundäre Körperentwicklung nach meiner Definition (1925) und die Grenze zwischen diesen beiden Entwicklungsformen liegt beim Huhn ungefähr in der Mitte des Rumpfes.

braucht. Die mittelsten Teile eines Urkörperquerchnitts, Chorda, Neuralboden und seitlichen Teile der Neuralrinne und der größte Teil der Wirbelzone und der Ebene; der Rest der Wirbelzone, anschließend die Seitenplatten und Hautkotoderm aus oder noch hinter dem dritten Viertel des Streifens. Bis zum Endknopfstadium bleibt diese Art der Materiallieferung grundsätzlich gleich: immer bedeutet ein ‚vorne‘ im Streifen ein ‚median‘ im Urkörper, ein ‚weiter hinten‘ im Streifen ein ‚weiter, seitlich‘ im Urkörper (Abb. I). Aus allen Teilen des Streifens wird Material geliefert, und deshalb werden alle Teile kleiner, während sie auch formal keine Besonderheit bis zum Endknopf-bildung bewahren. Im ersten Stadium des Endknopfs selbst, aus dem ja dann der Rest des Körpers entsteht, sind noch alle Abschnitte erkennbar; die Hauptanschwellung entspricht nun tatsächlich auch als Material der Ebene. Ob die Gliederung auch in späteren Endknopfstadien noch in bezug auf die Materiallieferung der des Streifens entspricht, konnte die Farbmarmkierung nicht mehr entscheiden; sicher ist nur, daß der Seitenplattenabschnitt (hinter der Endknopfanschwellung) jetzt nicht mehr ‚liefert‘. Sicher aber auch, daß die ganze ‚primitive‘ Zone des Endknopfstadiums nichts anderes ist, als was vorher der Primittivstreifen war.»

Dieses Zitat und die schematische Abbildung geben leicht eine klare Auffassung des WETZEL'schen Befundes. Der Primittivstreifen ist in viel höherem Maße als ich 1925 ahnen konnte, ein Materialbildungszentrum. Von demselben bilden sich nicht nur eine kleine Mittelparte des Embryonalkörpers von der Gegend des Hinterkopfes nach hinten zu samt Mesoderm, sondern auch Ektoderm und möglicherweise auch Entoderm.

Außerdem zeigt R. WETZEL, daß diese Materialbildung in sehr gesetz-mäßiger Weise geschieht. Vor allem geht sie nur von ungefähr der vorderen Hälfte des Primittivstreifens aus, wenn wir den langen Primittivstreifen meinen, dem von ungefähr dessen Mitte wird der Endwulst bzw. die Schwanzknospe angelegt. Zu diesem Ergebnis ist später auch KOPSCHE (1927 u. 1934) gekommen. Von dieser vorderen Hälfte und zwar dem vordersten Teil des Primittivstreifens, dem »Knoten«, wird nun während der ganzen Primittivstreifen-entwicklung eine kleine Mittelparte des Embryonalkörpers direkt gebildet. Der Teil des Embryonalkörpers, der auf diese Weise gebildet wird, ist der Boden der Neuralrinne, die Chorda und eventuell das unterliegende Entoderm (D. E. HOLMADAL 1925, R. WETZEL 1929). Vom nächsten Stück des Primittivstreifens hinteren »Knoten«, das R. WETZEL »Ebene« benennt, entstehen die paramealen Teile der platten Embryonalanlage und vom Rest (bis zur Endwulstanlage) die lateralen Teile. Wenn der Primittivstreifen auf diese Weise in seinen vorderen Teilen verbraucht ist, bildet er schließlich den Endwulst bzw. die Rumpfschwanzknospe, aus denen der Rest des Körpers auf dieselbe Art wie früher hervorgeht.

Durch diese Untersuchungen von R. WETZEL ist also mein material-historischer Ausgangspunkt, der unter anderem mich zur Scheidung zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung führte, auf das beste bestätigt worden. Nach R. WETZEL existiert eine primäre und eine sekundäre Körperentwicklung. Er hat die primäre Körperentwicklung durch sowohl formhistorische als auch experimentelle Studien bis auf's kleinste analysiert, schließt aber gerade dort, wo die sekundäre Entwicklung mit der Endwulstbildung beginnt. Die

Nach oben stehendem historischem Rückblick ist also offenbar, daß wenn KOPSCH (1934) nach einer Auseinandersetzung von einigen Seiten die Behauptung ausstößt, daß meine morphologischen und experimentellen Untersuchungen bezüglich der primären und sekundären Körperentwicklung auf unhaltbarem Grunde ruhen, so bedeutet dies, daß nicht nur ich, sondern auch KEIBEL und R. WETZEL unrecht haben. Eine solche Behauptung erfordert eingehende Untersuchungen und sichere Beweise. Daß diese fehlen, soll im folgenden gezeigt werden.

Bevor ich zu dieser kritischen Analyse übergehe, muß ich, der Vollständigkeit halber, zwei weitere Fragen berühren; nämlich teils meine Stellung hierin zu GRÄPER und teils KOPSCHS materialhistorische Auffassung.

Daß ich in dieser Darlegung GRÄPERS hergehörige Einsätze streifen muß, beruht nicht nur darauf, daß er in vielen Jahren sich fleißig mit der Primitivstreifenentwicklung beim Huhn beschäftigt hat und, durch seine auf vielen Punkten kritische Einstellung gegen R. WETZEL und mich, uns wertvolle Veranlassung zu Widerlegungen gegeben hat (D. E. HOLMDAHL 1926—1927, 1933, 1934; R. WETZEL 1931), sondern vor allem darauf, daß KOPSCH (1934) eine falsche Darstellung über meine Behandlung von GRÄPERS Untersuchungen und Einsätzen gibt, wogegen ich auf das kräftigste opponieren muß.

Wenn ich in meiner Arbeit 1933 unter Hinweis auf R. WETZELS Untersuchungen sage, daß die Streitfrage zwischen GRÄPER und mir abgetan sei, beabsichtige ich nicht GRÄPERS Einwendungen 1932 und später. Ich habe dies deutlich und klar durch direkten Verweis auf die fraglichen Arbeiten (1926 u. 1926—1927) angegeben. Außerdem sage ich direkt, daß, als ich im Dezember 1932 meine Arbeit (1933) zum Drucke sandte, mir GRÄPERS Arbeit von 1932 im Druck nicht zugänglich war. Ich kannte jedoch die Hauptzüge des Inhalts dieser Arbeit, dank eines angenehmen Zusammentreffens mit GRÄPER in Uppsala kurz nach seinem Vortrag in Lund.

Ich habe also nicht, wie KOPSCH es darstellt, GRÄPER lediglich durch Hinweis auf R. WETZELS und meine früheren Untersuchungen abgefertigt.

Auf die Frage, die es 1926 und 1927 galt, kann ich hier nicht eingehen. Sie entbehrt übrigens gegenwärtig jedes aktuellen Interesses und ist bereits zu meinen Gunsten entschieden. Daß es sich so verhält, sollte KOPSCH vor allem nach seinen letzten Arbeiten (1927 u. 1934) als der erste anerkennen. Ich will hier nur auf meine Antwort an GRÄPER (1926—1927) hindeuten.

Diese Abfertigung hat also unter allen Umständen nichts mit der Diskussion zu tun, die KOPSCH nun aufgenommen hat. KOPSCHS unrichtige Darstellung auf diesem Punkte kann nur dazu beitragen, mich von Anfang an in ein falsches Licht zu stellen, wogegen ich mich auf das bestimmteste wehren muß.

Was GRÄPERS letzte diesbezügliche Arbeiten betrifft (1932 u. 1933), will ich vorerst gegenüber KOPSCH betonen, daß die Gegensätze zwischen GRÄPER und mir nicht besonders groß sind. GRÄPER gibt in Übereinstimmung mit R. WETZEL und mir zu, daß eine sekundäre Körperentwicklung existiere. Die Streitfrage gilt nur, wo die Grenze verlegt werden soll.

Ich will hier nicht auf GRÄPERS Schlußsätze, gewonnen auf Grund der eingreifenden Defektoperationen, eingehen. Wie ich schon früher (1933, 1934) betont habe, sind diese Eingriffe so tiefgehend, daß sie sich für das Studium eines normalen formhistorischen und materialhistorischen Verlaufes nicht eignen. Die VOGTSche Methode muß als weit überlegener bezeichnet werden.

Dies hat GRÄPER deutlicherweise selbst eingesehen, denn in seiner letzten Arbeit (1933) hat auch er einige Tuschmarkierungsversuche vorgenommen, und es sind diese, die mir von sehr großem Interesse erscheinen. Meiner Ansicht nach zeigen sie gerade was ich zuvor formanalytisch und experimentell bewiesen habe, nämlich, daß beim Huhn die Grenze zur Mitte des Rumpfes verlegt werden müsse. Ich meine also, daß GRÄPER das Ergebnis dieser Versuche falsch gedeutet hat, und dies beruht auf mangelhafter, formhistorischer Orientierung. Ich muß dies in aller Kürze berühren.

GRÄPER setzt im ersten Versuch (S. 790, Abb. 29, 1933) eine Tuschmarke dicht vor den Endwulst, der hier schon ausgebildet sein muß, auch wenn er auf dem Flächenbilde noch nicht deutlich hervortritt. Es ist sehr wichtig, sich dies klar zu machen. Daß es sich so verhält, beleuchtet ganz unzweideutig ein Vergleich meines 13-Segmentstadiums 1933 (Abb. 9—18) mit meinem 20-Segmentstadium 1933 (Abb. 19—26). Im ersteren Falle ist es ein frühes, im letzteren Falle ein spätes Endwulststadium. Dasjenige Stadium, in welchem GRÄPER seine erste Tuschmarkierung ausgeführt hat, liegt inmitten dieser meiner beiden Stadien, unter der Voraussetzung, daß der Embryo sich wirklich im 18-Segmentstadium befand, als L. GRÄPER den Eingriff vornahm.

GRÄPER hat also seine Marke gerade an die Stelle placiert, wo ich meine elektrolytische Marke setzte, mit anderen Worten gleich vor der indifferenten Zellmasse in einem nicht allzu frühen Endwulststadium. Daß die Marke in diesem Falle nicht zu weit nach vorn gesetzt ist, muß sowohl von GRÄPER als auch KOPSCH gebilligt werden. Alles, was hinter dieser Marke angelegt wird, wird sich also von der indifferenten Zellmasse des Endwulstes aus gestalten, d. h. durch sekundäre Körperentwicklung, denn, wie ich zuvor eingehend motiviert habe (1925 u. 1933), muß man davon ausgehen, daß die sekundäre Körperentwicklung mit der Anlegung des Endwulstes beginnt.

Welches Resultat folgt nun von diesem GRÄPERSchen Versuch? Ja, daß man die Marke 2 Tage später in der Mitte des Rumpfes ungefähr mitten zwischen den vorderen und hinteren Extremitätenanlagen wiederfindet (S. 790, Abb. 30, 1933). Eine bessere Bestätigung meiner experimentellen Versuche kann ich mir nicht denken, denn GRÄPERS Untersuchung zeigt, daß die Grenze zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung in der Mitte des Rumpfes liegen muß.

Was ferner GRÄPERS anderen Versuch betrifft (S. 791, Abb. 31 u. 32, 1933), sagt er nichts von der Grenze zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung und dasselbe gilt auch vom letzten Versuch (S. 792, Abb. 33 u. 34, 1933). Um dies verstehen zu können, muß man sich in die morphologischen Voraussetzungen vertiefen und davon ausgehen. Da diese Frage auf die intimste Weise mit der Deutung auch von KOPSCHS gleichartigem Versuch (1934) zusammenhängt, muß ich mich einen Augenblick hierbei aufhalten und meine Darstellung mit einigen schematischen Bildern beleuchten.

In seinem anderen Versuch (S. 791, Abb. 31 u. 32, 1933) glaubt GRÄPER, seine Marke vor den Endwulst in dem fraglichen 22-Segmentstadium, das also etwas mehr als das vorhergehende avanciert sein soll, gesetzt zu haben. Aber so ist nicht der Fall und gerade dies ist von entscheidender Bedeutung bei der Beurteilung des Resultates.

Um dies zu zeigen, will ich auf zwei Abbildungen des hinteren Teiles eines Hühnerembryos in relativ spätem Endwulststadium hinweisen. Die erste stammt von R. WETZEL (1929). Wir sehen an diesem Embryo (Abb. 2), der lebend nach Neutralrotfärbung abgebildet ist, die Rückenseite der hinteren platten Embryonalanlage. Das letzte fertig gebildete Segment ist das 22. Das 23. Paar ist unter Bildung.

Der Embryo läßt erkennen, daß, wenn man eine Marke mit Sicherheit vor den Endwulst placieren will, oder mit anderen Worten über den letzten Teil der unsegmentierten ausdifferenzierten Embryonalanlage, so muß diese Marke wenigstens $6\frac{1}{2}$ —7 Segmentlängen vor der kaudalen Grenze der Embryonalanlage liegen.

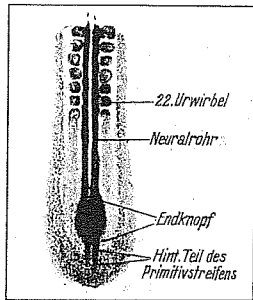


Abb. 2. Aus R. WETZEL, Roux' Arch. 1929, Bd. 119, S. 234, Abb. 58.

Dasselbe Verhältnis zeigt die ventrale Seite der platten Embryonalanlage eines anderen Hühnerembryos (Abb. 3), welches 20 fertiggebildete Körpersegmente und das 21. Paar im Entstehen aufweist. Der Embryo ist nach Fixierung photographisch abgebildet. Wie man sich leicht überzeugen kann, liegt die Stelle (Stelle meiner Eingriffe) dicht vor der indifferenten Zellmasse des Endwulstes, auch hier $6\frac{1}{2}$ —7 Segmentlängen vor der kaudalen Grenze der Embryonalanlage. Dasselbe geht aus einem schematischen Sagittalschnitt (Abb. 4) und einem schematischen Flächenbild (Abb. 5) desselben Embryos hervor. Der Abstand von der kaudalen Grenze des Embryos bis zur Gegend unmittelbar vor der indifferenten Zellmasse des Endwulstes (durch die Bezeichnung »Stelle meiner Eingriffe« an Abb. 4 u. 5 markiert) beträgt $6\frac{1}{2}$ —7 Segmentlängen.

Beziehen wir diese Erfahrung auf L. GRÄPERS anderen Versuch (S. 791, Abb. 31, 1933), so folgt daraus, daß L. GRÄPER seine Marke nicht vor den Endwulst, sondern auf denselben gesetzt hat. Das kann man mit ziemlich großer Bestimmtheit entscheiden, nachdem die 4—5 letzten Segmente auf dem Bilde ersichtlich sind. Setzt man die Marke auf den Endwulst wird der Versuch natürlich ganz anders ausschlagen als wenn sie vor denselben placiert wird. Im nächstfolgenden Entwicklungsstadium, charakterisiert durch Entstehung der Schwanzknospe zufolge ventraler Biegung der platten Embryonalanlage hinter dem Endwulst und seitlich davon, wodurch der unsegmentierte Teil des Embryonalkörpers sehr stark verkürzt wird (Abb. 6, 24 Segmente), sollte diese Marke in der Spitze der Schwanzknospe und dem hinteren Teil ihrer indifferenten Zellmasse liegen. Die indifferenten Zellmasse differenziert in ihrem vorderen Ende weiter aus und die Marke wird spät in den ausdifferenzierten Teil des Embryonalkörpers einbezogen.

Es ist also offenbar, daß eine auf solche Weise placierte Marke nichts über die Grenze zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung besagen kann. Die Marke muß in frühem Endwulststadium deutlich vor den Endwulst gesetzt werden (Abb. 3 u. 4). Alle Markierungen hinter dieser Grenze sind vom Grenzbestimmungsstandpunkt aus wertlos. Deshalb geben GRÄPERS anderer und dritter Versuch keinen Aufschluß über die Grenze zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung.

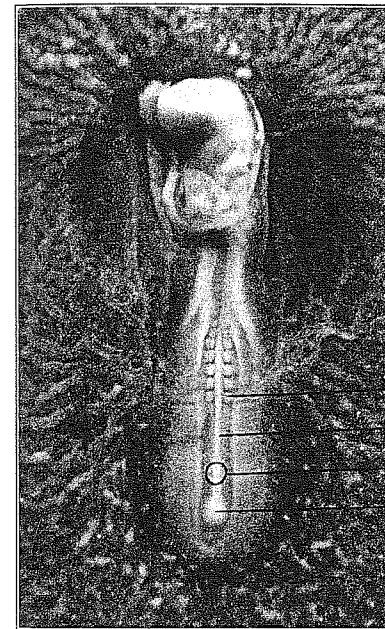


Abb. 3. Hühnerembryo, 6 mm. Vergr. 10fach. Aus D. E. HOLMDAHL, Gegenbaurs Morph. Jahrb. 1925, Bd. 54, H. 2, S. 266, Abb. 33. — Anat. Anz. 1924/25, Bd. 59, Abb. 1. — Roux' Arch. 1933, Bd. 129, S. 231, Abb. 19.

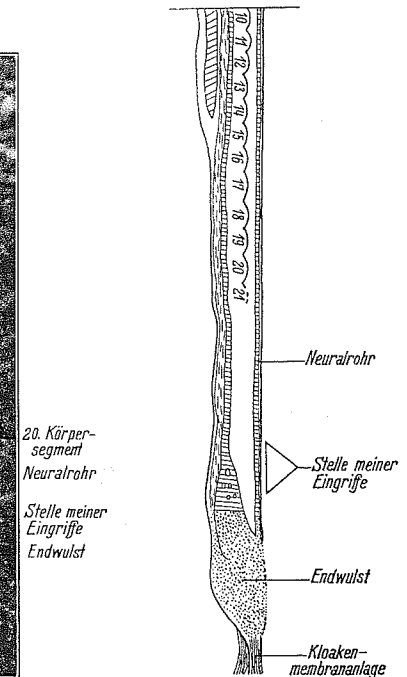


Abb. 4. Schematischer Sagittalschnitt des Hühnerembryos in Abb. 3. Vergr. 37fach. Aus D. E. HOLMDAHL, Roux' Arch. 1933, Bd. 129, H. 1, S. 232, Abb. 20 a.

Anmerkungswert jedoch ist das Resultat dieser Versuchsanordnung, daß die Marke später in der Mitte der hinteren Extremitätenanlage wiedergefunden wird. Dies zeigt unzweideutig, daß die indifferente Zellmasse der Schwanzknospe wenigstens einige kaudale Rumpsegmente ausdifferenziert hat, aber von der Grenzlage zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung sagt es, wie oben erwähnt, nichts.

Ich meine also, daß GRÄPERS letzte Untersuchungen, auf rechte Weise gedeutet, beweisen, daß meine Grenzbestimmung zwischen der primären und der sekundären Körperentwicklung richtig ist und finde somit L. GRÄPER in Übereinstimmung mit R. WETZEL und mir.

Daß GRÄPER selbst unsicher ist geht übrigens aus dem letzten Punkt seiner Zusammenfassung (1933) hervor, in dem er neue Untersuchungen verspricht. Wenn aber die Diskussion in der Fortsetzung erfolgreich sein soll, warne ich bestimmt davor, experimentelle Versuche ohne genügende morphologische Grundlage zu unternehmen. R. WETZEL und ich haben jedenfalls alles getan, um nicht gröbere Versäumnisse uns hierbei zuschulden kommen zu lassen.

Ich gehe nun zum anderen Punkte über, der meiner Auseinandersetzung mit KOPSCHE vorausgehen muß, nämlich zur Frage seiner materialhistorischen Auffassung. Der Ausdruck kommt KOPSCHE vielleicht fremd vor, er kann jedoch dem nicht entgehen, zur oben skizzierten materialhistorischen Frage Stellung zu nehmen.

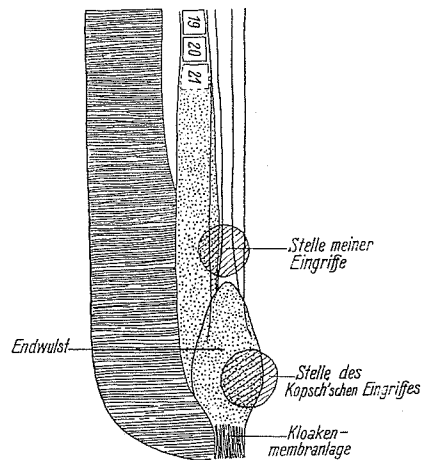


Abb. 5. Schematisches Flächenbild des Hühnerembryos in Abb. 3. Vergr. 37 fach. Aus D. E. HOLMDAHL, Roux' Arch. 1933, Bd. 129, H. 1, S. 232, Abb. 20 b.

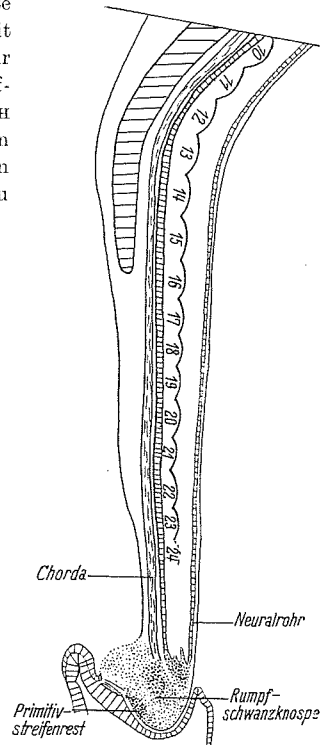


Abb. 6. Schematischer Sagittalschnitt vom Hühnerembryo, 24 Segmente, mit neugebildeter Rumpfschwanzknospe. Vergr. 37 fach. Aus D. E. HOLMDAHL, Roux' Arch. 1933, Bd. 129, H. 1, S. 237 u. 238, Abb. 27 u. 28.

Ich kann die Frage auch anders formulieren. Wo finden wir nach KOPSCHE das Zellmaterial des Primitivstreifens im fertig differenzierten Körper wieder?

Am besten kann ich dies durch Hinweis auf eine schematische Abbildung von seiner Hand (Abb. 7) veranschaulichen, die von der ersten Arbeit 1934 stammt. Daraus geht KOPSCHE'S Gedankengang hervor, nämlich, daß das Zellmaterial der vorderen Hälfte des Primitivstreifens direkt nur in eine kleine Mittelpartie des Körpers vom Kopf nach hinten zu übergehe, und daß alle Segmente von Anfang an nacheinander in diesem Teil des Primitivstreifens liegen. Das zu jeder Segmentanlage gehörige Zellmaterial existiert also von Anfang an und bleibt sozusagen auf seinem Platze.

Nach R. WETZEL dagegen enthält nur das vorderste Ende des Primitivstreifens das Material für die Mittelpartie des Körpers, der Rest dasjenige für den übrigen Körper (vgl. Abb. 1 u. 7). Es besteht also nach R. WETZEL nicht diese schichtweise Lagerung der segmentellen Anlagen. Der Primitivstreifen ist vom Körpersegmentierungsgesichtspunkt aus ein unsegmentiertes, materialbildendes Zentrum, von dem die Körpersegmente in kranio-kaudaler Richtung neugebildet werden. Sie sind somit nicht von Anfang an vorhanden, sondern kommen allmählich in kaudaler Richtung hinzu.

Um den Inhalt von KOPSCHE'S gegen mich gerichtete Kritik verstehen zu können, ist es von Bedeutung, zu R. WETZEL'S und KOPSCHE'S so verschiedenen materialhistorischen Auffassungen Stellung zu nehmen.

Gegenüber KOPSCHE'S Ansicht kann man meiner Meinung nach mehrere Anmerkungen richten, die seine Auffassung in hohem Grade unwahrscheinlich machen.

Fürs erste habe ich schon betont, daß KOPSCHE'S experimentelle Methode der WETZEL'Schen immer dann weit unterlegen ist, wenn es gilt, Materialbildung und Materialverschiebung zu studieren. R. WETZEL'S materialgeschichtliche Auffassung ist schon allein aus diesem Grunde mehr wahrscheinlich. Ferner ist es leicht zu beweisen, daß vom formhistorischen Gesichtspunkt ernste Einwendungen gegen KOPSCHE'S Schema gemacht werden müssen. Vor allem lehrt die Formgeschichte, ganz unabhängig von R. WETZEL'S Einsatz und übrigens allen experimentellen Analysen, daß das mittelste Keimblatt sich vom Primitivstreifen entwickelt (O. HERTWIG, KEIBEL, BONNET und später viele andere). Hierauf hat KOPSCHE in seinem Schema keine Rücksicht genommen.

Der Primitivstreifen ist also unter allen Umständen während seiner ganzen Existenz ein bedeutendes Materialbildungszentrum in ganz anderem Maße als KOPSCHE es angibt, und das Material wird während dieser Zeit vom indifferenten Zellstrang des Primitivstreifens aus nach vorwärts und seitwärts geliefert.

Zweitens lehrt die Formanalyse, daß der Primitivstreifen so allmählich in den Endwulst bzw. Rumpfschwanzknospe übergeht und daß diese Gebilde vom formhistorischen Gesichtspunkt nichts anderes sein können als ein durch äußere Form und Lage veränderter Primitivstreifen; denn im Innern sind alle diese Bildungen von gleichartigem indifferentem Zellmaterial aufgebaut (KEIBEL, D. E. HOLMDAHL, R. WETZEL). Nach KOPSCHE'S Schema ist das Aufkommen des Endwulstes und der Rumpfschwanzknospe ganz unbegreiflich. Dagegen werden, wie ich zuvor gezeigt habe, Entstehung und Bedeutung dieser Gebilde unter einem mehr erweiterten materialhistorischen Gesichtswinkel vollkommen klar.

Daß sinnlose Konsequenzen betriebs des Verständnisses von Endwulst und Rumpfschwanzknospe entstehen müssen, wenn KOPSCHE'S Auffassung hier zur Anwendung kommt, geht aus einem Ausspruch von KOPSCHE selbst hervor (1934). Er sagt am Ende seiner gegen mich gerichteten Arbeit:

»Aus der Schwanzknospe des Hühnerembryos entsteht nur der post-anale Körperabschnitt. Die Knospe ist keineswegs eine Masse indifferenten Zellen. Für die Zustände vor, in und hinter der Schwanzknospe von Hühnerembryonen verschiedenen Alters sei verwiesen auf die entsprechenden Figuren in DUVAL'S Atlas. Sie zeigen, daß Epidermis, Rückenmark, Mesoderm und Darm als deutlich gesonderte Bildungen in ihr vorhanden sind.«

Was KOPSCHE hier von der indifferenten Zellmasse der Schwanzknospe und ihrem Verhältnis zu Epidermis, Rückenmark, Mesoderm und Darm ausspricht, ist freilich eine notwendige Konsequenz seines Schemas, erscheint aber vom morphologischen Standpunkt so absurd, daß es kaum einer Antwort bedarf. Daß die Epidermis im Anfang der Schwanzknospenentwicklung durch den Primitivstreifenrest (KEIBEL, D. E. HOLMDAHL) auf dessen Unterseite mit der indifferenten Zellmasse der Schwanzknospe zusammenhängt (Abb. 6 u. 8), und daß Neuralrohr bzw. Neuralplatte, Chorda, Entoderm und Mesoderm während der ganzen Schwanzknospenentwicklung ohne Grenze in dieselbe indifferente Zellmasse übergehen, ist eine seit alters bekannte und anerkannte Tatsache. Zur Begründung seiner abweichenden Meinung verweist KOPSCHE auf einen alten embryologischen französischen Atlas aus den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts sowie auf einen Ausspruch H. VIRCHOWS im Jahre 1895 betreffs der Selachier. Dies ist alles.

Indessen zeigt ein Studium dieses Atlases von DUVAL, daß schon zu der Zeit (1889) die Verhältnisse in allem wesentlichen richtig wiedergegeben sind. In Fig. 369, 379 und 380, welche schematische Sagittalschnitte von Hühnerembryonen von frühem bis spätem Schwanzknospenstadium darstellen, sieht man Neuralrohr, Chorda und Schwanzdarm (Fig. 379 u. 380) ohne Grenze in die reichliche indifferente Zellmasse der Schwanzknospe übergehen. Und will man DUVAL keinen Glauben schenken, kann man sich bei O. HERTWIG, KEIBEL, BONNET u. a. von der gleichen Schilderung dieser morphologischen Relationen überzeugen. Von späteren Jahren kann ich auf eigene Arbeiten verweisen (1925, 1928, 1933, 1934), in denen diese Verhältnisse bei Huhn, Taube, Spermophilus citillus, Kaninchen, Rind und Mensch klargestellt sind; und in vorliegender Arbeit mache ich auf die Abb. 4, 6 und 8 aufmerksam. Weiter möchte ich auf Studien von O. VÖLKER (1922), RÜCKERT (1924)¹, PETER (1926, 1934), SCHUMACHER (1927, 1928), IKEDA (1930), KINGSBURY (1932) und vielen anderen hinweisen. Die Sache ist klargestellt und KOPSCHE'S Behauptung in oben zitiertem Stück muß als direkt falsch bezeichnet werden.

Aus dieser Auseinandersetzung geht hervor, daß KOPSCHE'S materialhistorische Auffassung, wie sie nebenstehendes Schema (Abb. 7) beleuchtet, als sehr unzuverlässig betrachtet werden muß. Das hat, wie ich gezeigt habe, seine Ursache in einer für den Zweck zu groben experimentellen Methode samt einem ungenügenden morphologischen Einblick. Ich meine deshalb, daß R. WETZEL'S materialhistorische Auffassung trotz der Kritik von KOPSCHE (1934) unerschütterlich dasteht und daß man weiterhin von ihr, als der bis jetzt zuverlässigsten, ausgehen kann.

Wie ich zuvor eingehend bewiesen habe, hatte ich schon vor 10 Jahren (1925), in meiner ersten Arbeit auf diesem Gebiete, denselben Grundgedanken in bezug auf den materialgeschichtlichen Verlauf während der Primitivstreifenentwicklung, den R. WETZEL einige Jahre später (1929) detaillierter und ein-

¹ RÜCKERT behandelt gerade diese Verhältnisse bei den Selachiern, weshalb ich auf eine Kritik von H. VIRCHOWS Darstellung (1895) nicht einzugehen brauche. RÜCKERT penetriert diese Frage eingehender und seine Arbeit liegt außerdem 30 Jahre später.

gehender geschildert und klargestellt hat. Es ist also, was ich einleitungsweise betont habe, deutlich, daß KOPSCHE und ich betreffs des Problems, das hier diskutiert wird, verschiedener Grundansicht sind und es ist dies, was die unvereinbare Divergenz erklärt. Daß KOPSCHE in seiner allgemeinen Anschauung dieser Dinge unrecht hat, habe ich oben motiviert. Auf meiner Seite stehen die nun fortgegangenen großen Morphologen und in der Gegenwart R. WETZEL, PETER und sogar GRÄPER.

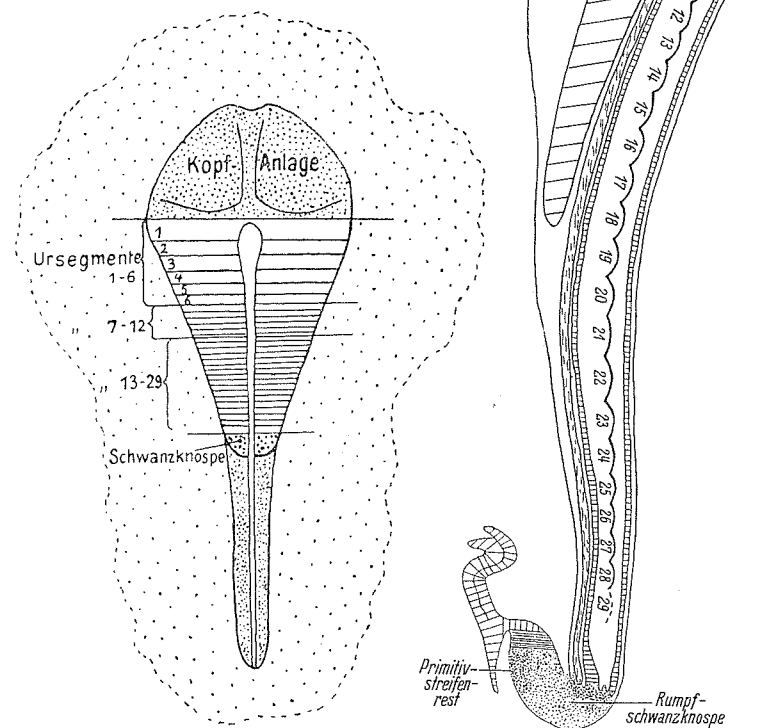


Abb. 7.

Abb. 8.

Abb. 7. Aus FR. KOPSCHE, Zeitschr. f. mikrosk.-anat. Forsch. 1934, Bd. 35, S. 265, Abb. 1.

Abb. 8. Schematischer Sagittalschnitt vom Hühnerembryo, 29 Segmente, mit etwas avancierter Rumpfschwanzknospenbildung. Vergr. 37 fach.

Aus D. E. HOLMDAHL, Roux' Arch. 1933, Bd. 129, H. 1, S. 239 u. 240, Abb. 30 u. 31.

Nachdem ich nun die Frage der primären und sekundären Körperentwicklung in ihren rechten historischen Zusammenhang gebracht und unsere allgemeinen Voraussetzungen zur Beurteilung vorliegender Frage geprüft und dabei gezeigt habe, daß KOPSCHE'S Ausgangspunkte in hohem

Grade unsicher sind, werde ich nun dazu übergehen, den Wert der Detailkritik, auf welche er sein vernichtendes Urteil baut, zu untersuchen. Ich beklage hierbei lebhaft, daß KOPSCHE für geeignet hielt, diese kategorische Form zu wählen. Es gibt zwischen unseren Auffassungen weiter keine Kompromißmöglichkeit. Es handelt sich um ein Entweder — Oder. Ich muß deshalb in meiner Antwort mich leider einer Form bedienen, die der Lage entspricht, welche KOPSCHE selbst geschaffen hat.

KOPSCHE (1934) greift mich auf zwei Linien an, einer morphologischen und einer experimentellen. Ich werde hier zuerst die morphologischen Argumente behandeln.

Wie zuvor betont worden ist, habe ich schon vor 10 Jahren die formhistorische Seite dieses Problems behandelt, wobei ich eingehend die Verhältnisse an Huhn, Taube, Kaninchen, Rind und Mensch (1925, 146 Seiten) untersucht habe. Außerdem habe ich später, durch R. WETZELS Arbeiten (1929 u. 1931) motiviert, aufs neue die morphologische Seite des Problems mit Ausgangspunkten vom Material des Huhns ventiliert (1933, 48 Seiten). Diese ganze Arbeit bezeichnet nun KOPSCHE (1934) als vollkommen wertlos und fertigt die ganze Frage, man kann sagen, mit weniger als einer halben Seite (S. 322) ab, und zwar indem er das Flächenbild eines einzigen Hühnerembryos studiert und daraus selbstsichere Schlüsse zieht. Der betreffende Embryo ist in Abb. 3 ersichtlich.

Auf Grund dieser fast einzigartigen Selbstsicherheit muß ich den ganzen Ausspruch zitieren.

Nachdem KOPSCHE betont, daß ich auf morphologischem Wege zu dem Resultat gekommen bin, daß nicht nur der Schwanz, sondern auch der halbe kaudale Teil des Rumpfes durch sekundäre Körperentwicklung gebildet wird, und daß ich experimentell dasselbe gezeigt habe, dadurch, daß ich in spätem Endwulststadium eine elektrolytische Marke vor die indifferente Zellmasse setzte und sie später dicht hinter den Flügelanlagen wiederfand, sagt er:

»Ein solches Ergebnis ist jedoch unmöglich, wenn die Verletzung sich an der angegebenen Stelle befunden hat. Sie muß bedeutend weiter kranial gelegen haben, wie folgende Überlegung zeigt: HOLMDAHL operiert an 51 Stunden alten Embryonen (Anat. Anz., Bd. 59), die 20 metotische Ursegmente und zwischen dem letzten von diesen und der Schwanzknospe ein unsegmentiertes Stück besitzen, das etwa ebenso lang ist, wie die letzten 6 Ursegmente, das aber mit der Schwanzknospe zusammen so lang ist, wie die (10) Ursegmente 11—20. Eine Verletzung, die später dicht hinter den Flügelanlagen gefunden wird, muß nach den oben geschilderten Tatsachen im Bereich desjenigen Materials

gelegen haben, aus dem die Ursegmente 22 oder 23 entstehen, denn die Anlage der vorderen Extremität liegt bei Hühnerembryonen von etwa 48 Ursegmenten in Höhe der Segmente 16—21. Eine Verletzung, die später unmittelbar kaudal von den Flügelanlagen gefunden wird, muß demnach im vorderen Teil des unsegmentierten Stückes der Operationsstufe gelegen haben, denn aus diesem entstehen die Ursegmente 22 und 23. Eine dicht vor der Schwanzknospe angebrachte Verletzung muß die dicht vor der Schwanzwurzel befindlichen Teile des Körpers treffen, nämlich die Ursegmente 29—36 und die in deren Höhe liegende Anlage der hinteren Extremität. Welche Segmente und ein wie großes Stück der Extremität betroffen werden, hängt ab von der Größe der Verletzung und von ihrer Entfernung vom hinteren Rande der Schwanzknospe.«

Das betreffende Stadium (Abb. 3) habe ich in meinen früheren Arbeiten abgebildet, um zu zeigen, wie deutlich sich äußerlich das Endwulststadium abhebt. Fast ebenso gut sieht man in gewöhnlichen Fällen den Endwulst am lebendigen Leibe, und es bedarf keiner Vitalfärbung, um eine Marke dicht vor denselben sicher placieren zu können. Und dennoch behauptet KOPSCHE, es sei offenbar, daß ich diese Marke nicht so gesetzt haben könnte, wie auf dem Bilde angegeben sei, sondern dicht hinter dem zuletzt ausdifferenzierten Segmentpaar (Abb. 3). Darum sei meine experimentelle Nachprüfung der Grenzbestimmung zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung unrichtig.

Ich gebe gern und offen zu, daß, wenn ich mir diesen vermeinten Fehler hätte zuschulden kommen lassen, mein Versuch gar nichts über die betreffende Grenzlage sagen würde. Aber welche Gründe hat KOPSCHE aufzuweisen?

Bevor ich weitergehe, muß ich zunächst einige Verhältnisse klarlegen, die man notwendig kennen muß, um vorliegende Frage beurteilen zu können. Vor allem hat KOPSCHE unrecht, wenn er behauptet, daß wir es in diesem Stadium mit einer Schwanzknospe zu tun hätten und denselben Irrtum begeht er betreffs des entsprechenden Stadiums im mitgeteilten experimentellen Versuch (1934, S. 324, Abb. 1).

Nun kann diese Anmerkung nicht damit beseitigt werden, daß es nur Geschmackssache sei, wenn man den Endwulst, der erst in der nächsten Entwicklungsstufe zur Schwanzknospe umgebildet wird, schon in diesem Stadium Schwanzknospe nennt, denn der Endwulst ist ein bestimmter morphologischer Begriff und die Schwanzknospe ein anderer mit ganz neuen Formrelationen (BONNET 1918, D. E. HOLMDAHL 1925, 1933, R. WETZEL 1929). Der Endwulst ist das letzte formale Primitivstreifenstadium. Der Primitivstreifen besteht hier aus einer vorderen verdickten Partie und einer hinteren schmaleren Fortsetzung, die ich als Kloakenmembrananlage bezeichne. Während des Endwulst-

stadiums ist der hintere Teil der Embryonalanlage immer noch platt. Dank dieser Flächenausdehnung repräsentiert, was ich zuvor in einem anderen Zusammenhange betont habe, die indifferente Zellmasse im Endwulst und dessen kaudaler Fortsetzung eine bedeutende Länge ($6\frac{1}{2}$ —7 Segmentlängen). Daß es sich so verhält, geht aus meinen und R. WETZELS morphologischen Auseinandersetzungen hervor (Abb. 2 u. 3 samt 4 u. 5).

Die Schwanzknospe bildet sich aus dem Endwulststadium dadurch, daß der hintere Teil des Endwulstes und seine kaudale Fortsetzung, sowie die platte Embryonalanlage seitlich der vorderen verdickten Partie ventral gebogen werden. Hierdurch kommt die indifferente Zellmasse in eine ganz neue Lage (Abb. 6 u. 8). Die indifferente Zellmasse im vorderen dorsalen Teil des Endwulstes (Abb. 4 u. 5) kommt in der Spitze der Schwanzknospe zu liegen (Abb. 6 u. 8) und wird dadurch den Embryonalkörper nach hinten abgrenzen. Gleichzeitig wird die indifferente Zellmasse stark verkürzt. Während sie im Endwulststadium $6\frac{1}{2}$ —7 Segmentlängen repräsentiert, bildet sie im ersten Schwanzknospentadium nur 2 Segmentlängen (Abb. 6) und in etwas späterem Schwanzknospentadium (Abb. 7) nur noch $1\frac{1}{2}$ Segmentlänge. Der morphologische Unterschied besteht auch darin, daß sich das Flächenektoderm, von der Schwanzknospentbildung an, in der dorsalen Mittellinie von der indifferenten Zellmasse löst, abgesehen vom Primitivstreifenrest, der vorläufig im ventralen Teil der Schwanzknospe übrig bleibt (Abb. 4, 6 u. 8).

Ist das Endwulststadium, formal gesehen, die letzte Entwicklungsphase des Primitivstreifens, tritt mit der Schwanzknospentbildung eine neue Lage ein. Die Primitivstreifenentwicklung ist abgeschlossen. Ein Embryonalkörper ist auch kaudal durch die knopfförmige hintere Abgrenzung entstanden. Die früher geradlinig ausgestreckte indifferente Zellmasse füllt die Spitze der Schwanzknospe aus. Sie ist gleichzeitig stark verkürzt worden und zu den embryonalen Organen, die nun ohne Grenze in ihr übergehen, in eine neue Lage gekommen.

Der Unterschied zwischen dem Endwulststadium und dem Schwanzknospentadium ist also, vom formalen Standpunkte aus betrachtet, von größter prinzipieller Bedeutung. Daß KOPSCH dies nicht eingesehen hat, geht aus obigem Zitat hervor, und zu welchen Konsequenzen dies geführt hat, werde ich später zeigen. Ich will in diesem Zusammenhang gegenüber KOPSCH nur konstatieren, daß wir es in jenem Stadium, auf welches KOPSCH morphologisch seine vernichtende Kritik basiert,

mit einem Endwulst und nicht mit einer Schwanzknospe zu tun haben (Abb. 3, 4 u. 5).

Das andere, worüber man sich Klarheit verschaffen muß, ist, welchen Teilen die embryonalen Körpersegmente beim ausgebildeten Individuum entsprechen, und auf diesem Punkte sind wir im großen und ganzen einig. Gleichwie KOPSCH nun, ging ich vor 10 Jahren davon aus, daß die embryonalen Körpersegmente, im großen gesehen, den definitiven entsprechen; denn wir sind beide darin einig, daß »die Neugliederung der Wirbelsäule bei dieser Betrachtung wohl unberücksichtigt bleiben kann« (KOPSCH 1934).

Weiter handelt es sich um die Segmentierung beim entwickelten Huhne. In dieser Frage habe ich vor 10 Jahren damit gerechnet (1925, S. 118), daß 15 Segmente in die Halsregion eingehen, 8 Segmente in die Thorakalregion, 14 Segmente in die Lumbo-Sakralregion und der Rest in die Schwanzregion. Zu diesem Resultat bin ich durch Studium des Skelettes vom Huhn gekommen. Daß betreffs dieser Segmentanzahl gewisse Variationen vorliegen, doch innerhalb mäßiger Grenzen, ist seit alters bekannt. So hat ein Skelett, das ich gegenwärtig vor mir habe, folgende Segmentanzahl für Hals-, Brust- und Lumbo-Sakralregionen, nämlich 14, 7 und 14. Auch SCHAUDER (1923) und BOAS (1929 u. 1933) geben einen Beweis dafür, daß diese Variation vorkommen kann.

Ohne hier weiter darauf einzugehen, können wir in der folgenden Diskussion als Mittelwert von der geringsten Anzahl meiner eigenen Berechnungen ausgehen, nämlich 14 Segmente für den Hals, 7 Segmente für die Thorakalregion und 14 Segmente für die Lumbo-Sakralregion. Übertragen wir dies auf den Embryo und rechnen außerdem mit als sicher¹, daß drei okzipitale Somiten angelegt werden, bedeutet dies, daß die Grenze zwischen Rumpf und Schwanz an der kaudalen Scheide des 38-Segmentpaares zu liegen kommt.

Mit Rücksicht auf die vorkommenden Variationen kann diese Grenze einige Segmente kranial oder kaudal davon liegen, aber in unserem Zusammenhange spielt dies keine Rolle. Ich werde deshalb in der folgenden Darstellung nur mit oben erwähnter Grenze als akzeptablen Mittelwert rechnen und glaube, daß KOPSCH nach seinem Anspruch zu oberst auf S. 322 (1934) nichts dagegen einzuwenden hat.

Ich kann nun dazu übergehen, den Inhalt von KOPSCHS morphologischen Deduktionen in oben zitiertem Stück zu beleuchten. Vor

¹ KOPSCHS Zweifel auf diesem Punkte scheint mir vollständig unnötig.

allem scheint es KOPSCHE klar, daß eine Marke, die in Abb. 3 gleich kranial vom Endwulst placiert worden ist (die Stelle ist auf dem Bilde markiert), in späterem Entwicklungsstadium nicht dicht hinter den Flügelanlagen auftreten kann, wie ich es angegeben habe (1924/1925, 1933). Ich muß deshalb gemäß KOPSCHE meine Marke falsch gesetzt haben, und er behauptet außerdem, es müsse vollkommen klar sein, daß die Marke dicht hinter dem zuletzt ausdifferenzierten Segmentpaar, also dem 20. (Abb. 3, 4 u. 5), oder mit anderen Worten in Höhe der werdenden Segmente 22 und 23 placiert worden sei. Der einzige Grund, auf den KOPSCHE dieses kategorische Urteil baut, ist, daß bei Hühnerembryonen mit 48 Ursegmenten die vorderen Extremitätenanlagen in Höhe der Segmente 16—21 liegen.

Alles hängt somit von der Richtigkeit der Lagebestimmung der vorderen Extremitätenanlagen ab. Fürs erste stelle ich in Frage, ob wirklich alle okzipitalen Segmente mitgenommen sind, als KOPSCHE die Lage in seinem relativ späten Stadium bestimmte (1934, S. 324, Abb. 2). Sie sind bald relativ schwer zu unterscheiden. Sollten z. B. die zwei obersten okzipitalen nicht mit dabei sein, muß man bei Vergleich mit meinem Stadium (Abb. 3), wo alle Segmente leicht festzustellen sind, und wo sie rekonstruktiv exakt bestimmt sind (HOLMDAHL 1933, S. 232, Abb. 20), zwei Segmente zulegen. Dies würde mit anderen Worten bedeuten, daß die kaudale Grenze der vorderen Extremitätenanlagen das 23. Segmentpaar mit einschließt. Und dies würde seinerseits bedeuten, daß eine Marke, die in Abb. 3 dicht hinter den Flügelanlagen wiedergefunden wird, in Höhe mit den Segmenten 24—26 liegen muß. Dies ist ja was ich voraussetze, denn ich meine, daß die in Abb. 3 angegebene Marke (o) gerade über dem entstehenden 26. Segment (20 + 6 Segmente) placiert worden ist. Das übrige ist noch nicht gebildet, was deutlicher hervortritt, wenn man die Formbildung in weiteren Stadien, z. B. unmittelbar nach Anlegung der Schwanzknospe (Abb. 6) und später (Abb. 8) studiert. Aber ich komme hierauf noch zurück.

Es gibt indessen auch einen anderen Umstand, den KOPSCHE nicht mit in Rechnung genommen hat, und das ist die Variabilität in der Lage der Extremitätenanlagen. Daß eine solche vorausgesetzt werden muß, geht schon aus den zuvor behandelten Variabilitäten der Wirbelsegmentanzahl hervor. Wie groß diese ist, läßt sich gegenwärtig nicht feststellen. Studiert man jedoch DUVALS Atlas (1889) und KEIBELS Normentafel (1900), gewinnt man den Eindruck, daß eine bedeutende Variabilität vorliegt, was auch PETER kürzlich (1934) hervorgehoben

und tabellarisch in seiner interessanten Arbeit über die indirekte (primäre) und direkte (sekundäre) Körperentwicklung an der Eidechse dargestellt hat. Rechnen wir mit einer solchen Variabilität im vorliegenden Falle (Abb. 3), haben wir also recht, vorauszusetzen, daß die kommenden vorderen Extremitätenanlagen 48 Stunden nach dem Eingriff sich hinunter bis zum 23.—24. Segment gestreckt haben könnten, und demnach müßte der Eingriff, den ich vorgenommen, dicht hinter den Flügelanlagen wiederzufinden sein. In diesem Falle nehme ich an, daß KOPSCHE die gewöhnliche Lage der Extremitätenanlagen richtig angegeben (16—21 Segmente) und dabei alle okzipitalen Segmente mitgerechnet hat.

Gestützt auf das oben Gesagte, wage ich es, mit Bestimmtheit geltend zu machen, daß KOPSCHE durch die angegebene Lage der oberen Extremitätenanlagen keine Ursache hat, zu behaupten, ich hätte meine Marke falsch placiert. Meine experimentelle Prüfung ist also immer noch unerschüttert, weil KOPSCHE durch seine oberflächliche morphologische Analyse auf keinerlei Weise meine Ausgangspunkte verändert hat.

Ich gehe nun zur anderen Behauptung in oben zitiertem Ausspruch über. KOPSCHE sagt da mit Hinweis auf den Embryo in Abb. 3, daß eine dicht vor die Schwanzknospe eingebrannte Marke die Teile des Körpers treffen muß, die unmittelbar vor der Schwanzwurzel liegen, nämlich die Segmente 29—36, in deren Höhe sich die hinteren Extremitätenanlagen entwickeln.

Vor allem muß ich hier zwei Meinungen in dieser kurzen Aussage korrigieren. Erstens handelt es sich, wie ich zuvor eingehend gezeigt habe, nicht um Schwanzknospe, sondern um Endwulst, und zweitens ist die Lage der unteren Extremitätenanlagen keineswegs die dort angegebene. PETER (1934) bezeichnet z. B. als Mittelwert eine andere Lage der hinteren Extremitäten beim Huhn, nämlich, daß die Ansatzlinie zwischen den Segmenten 32—38 liegen soll.

Was KOPSCHEs Ausspruch im übrigen betrifft, muß ich sagen, daß er vollständig in der Luft hängt. Nachdem ich gezeigt habe, daß KOPSCHE keine Veranlassung hat, zu behaupten, ich hätte meine Marke falsch placiert, kann ich fortwährend unter Hinweis auf eine eingehende morphologische Klarstellung und darauf basierte experimentelle Prüfung bekräftigen, daß eine dicht vor den Endwulst gesetzte Marke (Abb. 3) gleich hinter den Flügelanlagen wiedergefunden werden muß, oder im vorliegenden Fall ungefähr in Höhe des 26. Segmentpaares. Für seine Behauptung liefert KOPSCHE in dem gegebenen Zusammenhange keine

Spur von Beweis. Ich lasse hier die Deutung seines mitgeteilten experimentellen Versuches, der später behandelt werden soll, beiseite.

Ferner zeigt KOPSCH in diesem Ausspruch eine beschwerliche Inkonzsequenz. Er sagt später in seiner Arbeit und in der Zusammenfassung (1934, S. 332), daß aus der Schwanzknospe des Hühnerembryos nur der postanale Teil des Körpers entstehe. Placiert man eine Marke dicht vor diese »Schwanzknospe«, muß sie über dem letzten Segment des Rumpfes, d. h. in Höhe des 37. und 38. Segmentes wiedergefunden werden. Liegt die Marke weiter vor oder, was KOPSCH voraussetzt, irgendwo zwischen den Segmenten 29—36, muß ja ein Teil des Rumpfes von der Schwanzknospe gebildet worden sein und dies ist gerade das, was ich meine, was aber KOPSCH verneint.

Ist somit KOPSCHS Behauptung in oben zitiertem Stück zu allen Teilen grundlos, gilt dasselbe auch von einer anderen morphologischen Erörterung, die man in seiner weiteren Darstellung trifft (1934, S. 330 u. 331). KOPSCH sagt dort:

»Bei seinen morphologischen Betrachtungen aber hat HOLMDAHL die Bedeutung des unsegmentierten Stückes zu gering eingeschätzt. Er sagt (1925, S. 381), daß aus dem im Verhältnis zur Länge des Embryonalkörpers kleinen unsegmentierten Teile zwischen dem letzten Ursegment und der Schwanzknospe nur eine kleine Anzahl von Ursegmenten entstehen kann. Man müsse damit rechnen, daß eine große Zahl von Ursegmenten nach der Bildung der Schwanzknospe aus der indifferenten Zellenmasse der Schwanzknospe entstehen muß. Hierzu bemerke ich: Es ist für Hühnerembryonen nicht richtig, daß das unsegmentierte Stück im Verhältnis zum Körper klein ist.«

KOPSCH ist also der Ansicht, ich hätte in meiner eingehenden morphologischen Auseinandersetzung die Länge des unsegmentierten Stückes des Embryonalkörpers unterschätzt und verweist, als weiteren Beleg hierfür, auf eine tabellarische Darstellung (S. 331), in welcher er nach Abbildungen von DUVAL, KEIBEL, HOLMDAHL und KOPSCH das Maß dieses unsegmentierten Stückes angegeben hat.

Hierbei ist anzumerken, daß alle diese gemessenen 16 Embryonen, abgesehen von drei, sich im Entwicklungsstadium mit 13—20 Segmenten, d. h. im Endwulststadium befinden (vgl. Abb. 2 u. 3). Eins dieser Embryonen findet man übrigens in Abb. 3 wieder. KOPSCH hat somit bei seinen Berechnungen die Länge des ganzen Endwulstes und dessen kaudale Fortsetzung mitgenommen. Wie ich zuvor gezeigt habe, wird dieser Teil, der in diesem Stadium ungefähr die Hälfte des unsegmentierten Stückes umfaßt, in der folgenden Entwicklung stark verkürzt, zufolge der Ventralbiegung bei Entstehung der Schwanzknospe. Diese Verkürzung ist, wie ich auch zuvor erwiesen, so bedeutend, daß aus

$6\frac{1}{2}$ —7 Segmentlängen des Endwulststadiums nur 2— $1\frac{1}{2}$ Segmentlängen im ersten Schwanzknospenstadium resultieren. Dies berechtigt mich zu der bestimmten Behauptung, daß KOPSCH auf Grund ungenügender morphologischer Orientierung die Länge des unsegmentierten Stückes in fraglichem Entwicklungsstadium überschätzt hat und seine ganze tabellarische Darstellung wird dadurch in dem angegebenen Zusammenhange vollkommen meinungslos.

Ich werde indessen noch einen Schritt weitergehen und zeigen, was meine vermeinte Unterschätzung der Länge des unsegmentierten Stückes in Wirklichkeit bedeutet. Ich werde hierbei drei Hühnerembryonen verwenden, die ich schon in meiner ersten Arbeit (1925) behandelte und die ich aufs neue abbilden muß, weil KOPSCH nicht die nötige Rücksicht auf meine damalige Darstellung genommen hat.

Der erste Embryo ist jener (Abb. 3), den KOPSCH in seiner Tabelle (S. 331) mitgenommen hat. Von diesem gibt es ein schematisches Sagittal- und ein schematisches Flächenbild in Abb. 4 und 5. Das Stück des unsegmentierten Teiles der Embryonalanlage, welches uns interessiert, ist jenes zwischen dem 20. Segmentpaare und der vorderen Grenze der indifferenten Zellmasse belegene, die an den Abbildungen mit »Stelle für meine Eingriffe« (Abb. 3—5) bezeichnet ist. Alles, was hinter dieser Grenze liegt, wird, wie oben gezeigt, bald stark verkürzt werden.

Übrigens hat dieser Teil der Embryonalanlage keine Bedeutung für uns in diesem Zusammenhange, denn von KOPSCHS Standpunkt spielt die indifferente Zellmasse der »Schwanzknospe« keine Rolle und meiner Meinung nach ist sie ein Materialbildungszentrum, das den Rest des Körpers ausdifferenziert. Es fragt sich nun, wie viele Segmente sich von diesem ausdifferenzierten aber noch nicht segmentierten Stücke entwickeln werden.

Meiner Ansicht nach kann man nicht voraussetzen, daß sich aus diesem Teil mehr Segmente bilden werden als hier Platz bekommen können. Wenn man von der Länge der letzten Segmente ausgeht, bedeutet dies ungefähr sechs Segmentpaare. Die morphologischen Gründe hierfür habe ich eingehend in meiner ersten Arbeit (1925) behandelt. In der nächst folgenden Entwicklung bilden sich diese sechs Paar Segmente sehr schnell, was dadurch geschieht, daß ebenso lange Stücke wie die letzten Segmente von der Ursegmentplatte abgeschnürt werden. Während dieser kurzen Entwicklung kann man nicht mit einem Längenzuwachs dieses unsegmentierten aber ausdifferenzierten Teiles der Embryonalanlage rechnen (Abb. 3—5).

Legt man hierzu die materialhistorische Betrachtungsweise an die fragliche Entwicklung wird es klar, daß man voraussetzen muß, daß, wenn diese sechs Segmentpaare gebildet worden sind und das ganze unsegmentierte aber ausdifferenzierte Stück in Abb. 3—5 verbraucht haben, ein neuer Teil von der vorderen Partie der indifferenten Zellmasse ausdifferenziert worden sei, wodurch die Segmentierung und der Längenzuwachs in kaudaler Richtung fortsetzen können.

Gemäß KOPSCH verhält es sich ganz anders. Von diesem Stück, das nur sechs Segmentlängen umfaßt, sollen zum mindesten alle übrigen Segmente des Rumpfes gebildet werden, denn von der »Schwanzknospe« entstehen nur die Segmente, die in den postanalen Teil des Körpers eingehen (1934, S. 332). Dies bedeutet, daß aus diesem kurzen Stück die Segmente 21—38, also 18 Körpersegmente hervorgehen sollen. Aber nicht genug damit. Nach KOPSCHS Auffassung müßten auch alle Segmente des Schwanzes von diesem Teil gebildet werden, denn die Schwanzknospe sei keineswegs eine Masse indifferenten Zellen und die Organe seien schon ausdifferenziert in der Schwanzknospe vorhanden (1934, S. 332). Alles was hinter der vorderen Grenze der indifferenten Zellmasse liegt, sollte also kein Interesse haben; denn alles würde aus dem ausdifferenzierten Teile hervorgehen. Dies hat zur Folge, daß alle übrigen Segmente des Körpers von dem sechs Segmentlängen umfassenden Stück, vom 20. Segmentpaar an bis zur vorderen Grenze der indifferenten Zellmasse, gebildet werden müssen (Abb. 3—5). Da wir nun wissen, daß beim Huhn ungefähr 50 Körpersegmente zur Entwicklung gelangen (KEIBELS Normen tafel, 1900), folgt hieraus, daß man mit KOPSCHS Ausgangspunkten voraussetzen muß, daß vom kurzen sechs Segment langen Stück nicht nur 18, sondern 30 Segmente entstehen müssen.

KOPSCHS deklarierte Auffassung führt also zu den unsinnigsten Konsequenzen vom morphologischen Gesichtspunkt aus gesehen, und es ist offenbar, daß er die Länge des unsegmentierten Teiles in hohem Grade überschätzt hat. Dies tritt noch deutlicher in den späteren Entwicklungsstadien hervor. Im ersten Schwanzknospenstadium (Abb. 6) finden wir, daß der unsegmentierte Teil des Embryonalkörpers, vom zuletzt ausdifferenzierten 23. Segmentpaar bis hinten zur vorderen Grenze der indifferenten Zellmasse, nur 3—4 Segmentlängen umfaßt. Meiner Ansicht nach werden von diesem Stück nur 3—4 Segmente entwickelt, d. h. daß der zuletzt ausdifferenzierte Teil in diesem Stadium dem 26. oder 27. Körpersegment entsprechen würde. Der Rest des Embryonalkörpers ist noch nicht gebildet.

Es ist auch deshalb, daß ich früher (1925), gerade vom Ausgangspunkt dieses Stadiums, die Grenze zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung bis unterst in Höhe der obersten lumbo-sakralen Segmente, d. h. bis ungefähr in die Mitte des Rumpfes verlegt habe.

Nach KOPSCH sollen von diesem 3—4 Segment langen Stück 15 Segmente ($23 + 15 = 38$) entwickelt werden, und wenn wir die indifferenten Zellmasse nicht mitrechnen, die hier nur zwei Segmentlängen umfaßt, und die gemäß KOPSCH keine Bedeutung hat, so sollen von diesem kurzen Teil 27 Segmente ($23 + 27 = 50$) gebildet werden.

Derselben Absurdität begegnen wir, wenn wir von einem späteren Schwanzknospenstadium (Abb. 8) ausgehen und KOPSCHS Berechnungsgründe anwenden. Hier haben wir einen unsegmentierten Teil, der nur zwei Segmentlängen zeigt. Nach KOPSCH würden sich von diesem Stücke neun Segmente bilden ($29 + 9 = 38$), und wenn auf die indifferenten Zellmasse in der Schwanzknospe, die in diesem Falle $1\frac{1}{2}$ Segmentlängen beträgt, keine Rücksicht genommen wird, würden sich von diesem zwei Segment langen Stücke 21 Segmente entwickeln ($29 + 21 = 50$).

Meines Erachtens habe ich aufs neue gezeigt, daß der unsegmentierte, ausdifferenzierte Teil des Embryonalkörpers während des Endwulststadiums und des ersten sowie etwas avancierten Schwanzknospenstadiums so kurz ist, daß man eine Ausdifferenzierung von der indifferenten Zellmasse voraussetzen muß. Ich habe also in keiner Weise die Länge des unsegmentierten Teiles unterschätzt, sondern bin von wirklichen Verhältnissen ausgegangen.

KOPSCH dagegen hat nur Embryonen im Endwulststadium oberflächlich betrachtet, das er falscherweise als Schwanzknospenstadium identifiziert hat, und hat dabei übersehen, daß man in diesem Stadium die letzte Hälfte des unsegmentierten Stückes der Embryonalanlage nicht mit in Rechnung nehmen darf. Er hat hierdurch die Länge des unsegmentierten Teiles überschätzt, dank einer ungenügenden morphologischen Orientierung.

Demzufolge ist auch die schematische Darstellung auf S. 329, Abb. 12 (1934) fehlerhaft, wo er in einem 17-Segmentstadium die noch nicht ausgebildeten Segmente eingezeichnet hat. Alle die in diesem Stadium noch nicht entstandenen 33 Segmente ($17 + 33 = 50$) müßten, wenn wir von KOPSCHS eigenem Standpunkte ausgehen, in die vordere Hälfte des unsegmentierten Teiles der Embryonalanlage eingezeichnet werden.

Um einem Mißverständnis vorzubeugen, will ich auf eine Abbildung von KOPSCHE hinweisen (1934, S. 324, Abb. 1), in welche ich die Lage des Endwulstes (vgl. Abb. 5 und mein 13-Segmentstadium S. 226, Abb. 10, 1933) und die Stelle für meine Eingriffe (Abb. 9) angegeben

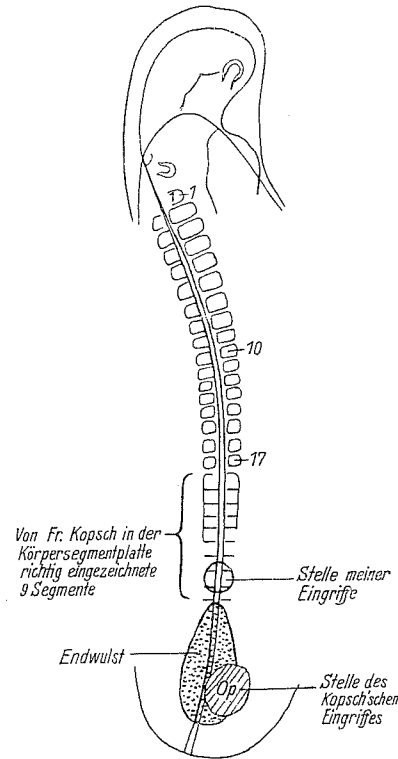


Abb. 9. Aus FR. KOPSCHE mit von mir eingezeichnetem Endwulst samt Stelle für meine Eingriffe. Zeitschr. f. mikrosk.-anat. Forschung 1934, Bd. 36, H. 3, S. 324 u. 329, Abb. 1 u. 12.

zeichnen (vgl. Abb. 9 mit Abb. 12, S. 329 bei KOPSCHE 1934).

Will indessen KOPSCHE immer noch geltend machen, die Segmente seien richtig angegeben, muß er sich gleichzeitig zu meiner Ansicht bekennen, denn aus seiner Zeichnung geht hervor, daß die Segmente vom 27. Paare an nach hinten zu von der indifferenten Zellmasse gebildet worden sein müssen, d. h., daß der Rumpf von den oberen lumbosakralen Segmenten an durch sekundäre Körperentwicklung entsteht.

habe. Die Länge des Endwulstes nimmt in meinem 13-Segmentstadium $\frac{2}{3}$ des unsegmentierten Teiles ein und in meinem 20-Segmentstadium die hintere Hälfte dieses Teiles (Abb. 3, 4 u. 5). In KOPSCHEs 17-Segmentstadium berechne ich, daß die Länge des Endwulstes einem Stück des unsegmentierten Teiles entspricht, das mitten zwischen den Verhältnissen meines 13- und 20-Segmentstadiums liegt.

Wenn man nun mit KOPSCHEs eigenen Ausgangspunkten die restierenden 33 Segmente einzeichnen soll, müßten sie in das Stück zwischen dem 17. zuletzt ausdifferenzierten Segmentpaare und der vorderen Grenze des Endwulstes (Abb. 9) eingezeichnet werden, denn KOPSCHE muß mir wohl Recht darin geben, daß auch von seinen Ausgangspunkten keine Meinung darin liegt, die Segmente vom 27. Paare an nach hinten über die indifferenten Zellmasse des Endwulstes einzu-

Sind somit die Segmente, wenn man KOPSCHEs eigene Prämissen anwendet, falsch eingezeichnet, kann ich dagegen die Darstellung teilweise akzeptieren. Denn in Übereinstimmung mit meiner früheren, wiederholte Male ausgesprochenen Ansicht sind die Segmente richtig angegeben bis zur vorderen Grenze des Endwulstes über dem ausdifferenzierten, aber noch nicht segmentierten Teil der Embryonalanlage (Abb. 9).

Auf diesem Stück, das ungefähr neun Segmentlängen umfaßt, sind auch neun Segmente markiert. KOPSCHE hat damit auch die Ausgangspunkte meiner morphologischen Analyse akzeptiert, nämlich, daß nicht mehr Segmente von dem ausdifferenzierten, aber noch nicht segmentierten Teile gebildet werden, als hier Platz bekommen können. KOPSCHE rechnet also auch nicht mit einem Längenzuwachs des ausdifferenzierten Teiles während der Entwicklung einiger Segmente.

Dagegen muß ich bestimmt geltend machen, daß es falsch ist, die Segmente in die indifferenten Zellmasse, vom 27. Segment nach hinten zu, einzuzeichnen. Allerdings müssen diese Segmente (vom 27. Segment an kaudalwärts) von der indifferenten Zellmasse gebildet werden, gemäß meiner schon seit langem verteidigten Behauptung und gemäß KOPSCHEs Darstellung in Abb. 12, S. 329, 1934; aber es kann nicht richtig sein, sie der Reihe nach in die indifferenten Zellmasse des Endwulstes einzulegen; denn, wie ich zuvor gezeigt habe, wird der langgestreckte Endwulst bei der Schwanzknospenbildung durch Ventralbiegung stark verkürzt, während gleichzeitig der hintere Teil des Endwulstes und dessen kaudale Fortsetzung eine ganz neue Lage bekommen, indem dieser Teil nach unten und kranial gerichtet wird (Abb. 6 u. 8). Die Schwanzknospe entwickelt sich also vom vorderen Teil des Endwulstes, und die Ausdifferenzierung geschieht auch nach der Schwanzknospenbildung immer noch von dem Teil der indifferenten Zellmasse, der ventral im Endwulst liegt.

Darum muß es falsch sein, die Segmente in den linear in der Längsrichtung der Embryonalanlage ausgestreckten Primitivstreifen einzuzeichnen, wenn dieser sich im Endwulststadium befindet. Dies ist der Fehler, den KOPSCHE sich hat zuschulden kommen lassen und der die Überschätzung der Länge des unsegmentierten Teiles im Endwulststadium verursachte.

Man braucht nur die formalen Verhältnisse der ersten Schwanzknospenstadien (Abb. 6 u. 8) zu studieren, um verstehen zu können, daß KOPSCHEs Art der Einzeichnung der hinteren Segmente über der indifferenten Zellmasse unrichtig sein muß. Dies tritt besonders deut-

lich hervor, wenn wir vom ersten Schwanzknospenstadium ausgehen, dem formalen Stadium, das unmittelbar auf das Endwurststadium folgt. Wir müßten dort gemäß KOPSCHE 3—4 Segmente in Abb. 6 einzeichnen, und zwar vom 23. Segmentpaar bis zur vorderen Grenze der indifferenten Zellmasse. In das Stück von der vorderen Grenze der indifferenten Zellmasse bis zur Spitze der Schwanzknospe, das zwei Segmentlängen umfaßt, müßten die übrigen Körpersegmente eingezeichnet werden, d. h., nicht weniger als 23 Segmente ($27 + 23 = 50$). Derselben Sinnlosigkeit begegnen wir, wenn wir auf KOPSCHE Weise die Segmente in dem etwas avancierten Schwanzknospenstadium von Abb. 8 einzeichnen.

Offenbar ist, daß das Unsinnige darin liegt, daß man die Segmente in dieses kurze Materialbildungszentrum einzeichnet. Daß alle in Frage kommenden Segmente von dieser indifferenten Zellmasse durch sekundäre Körperentwicklung neugebildet werden, ist eine andere Tatsache, die wir vom morphologischen Gesichtspunkt unbedingt voraussetzen müssen.

Ich habe also gezeigt, daß KOPSCHE kein Recht hat, zu behaupten, daß die morphologischen Gründe, auf welche ich den Unterschied zwischen der primären und der sekundären Körperentwicklung gebaut habe, falsch seien; denn seine ganze morphologische Darstellung ist oberflächlich, auf allen Punkten fehlerhaft und außerdem in hohem Grade widersprechend. Dies hat auch zur Fehldeutung seines mitgeteilten experimentellen Versuches geführt. Ich werde nun zuletzt dazu übergehen, dies zu zeigen.

Nach der zuvor gegebenen Klarstellung kann ich mich auf diesem Punkte kurz fassen. Ich könnte mich eigentlich damit begnügen, auf meine Auseinandersetzung mit L. GRÄPER zu verweisen, denn KOPSCHE hat meines Erachtens sich desselben Versehens schuldig gemacht. Jedoch auf Grund der Bedeutung, die KOPSCHE seinem mitgeteilten Versuch zumißt, muß ich auf denselben eingehen und zeigen, was er zu sagen hat.

In dem vermerkten Versuche operiert KOPSCHE im 17-Segmentstadium (Abb. 9) und teilt mit, daß er eine kleine Marke (0,47:0,4 mm) »auf der rechten Seite in geringer Entfernung vor dem kaudalen Rande der Schwanzknospe« angebracht habe, und daß diese Marke medial die rechte Hälfte des Medullarrohres erreiche.

In dieser Angabe, die grundlegend für die Beurteilung des Resultates ist, stoßen wir sogleich auf zwei Fehler, die auf mangelnder mor-

phologischer Kenntnis beruhen. Erstens gibt es, wie ich zuvor eingehend bewiesen habe, in diesem Stadium noch keine entwickelte Schwanzknospe, und zweitens kann KOPSCHE seine Marke nicht am Medullarrohr placiert haben, weil es in dieser Höhe noch nicht gebildet ist. Wie an den Abb. 2, 4 und 5 ersichtlich ist, befindet sich nämlich die kaudale Grenze des Neuralrohres in gleicher Höhe mit dem vordersten Teil des Endwulstes.

Dies tritt besonders deutlich an Abb. 5 hervor, wo ich die ungefähre Lage von KOPSCHE Marke eingezeichnet habe. Auf Grund dessen kann ich ohne Bedenken behaupten, daß KOPSCHE die Lage seiner Marke falsch beurteilt hat. Seine Deutung des Versuches muß schon deshalb unsicher werden.

Indessen ist es möglich, daß man vom Ausgangspunkt meiner früheren und in vorliegender Arbeit aufs neue wiederholten morphologischen Darlegungen mit ziemlich großer Sicherheit bestimmen kann, wo die fragliche Marke placiert sein kann. Wie aus den Abb. 5 und 9 hervorgeht, dürfte es zweifellos sein, daß sie in den hinteren rechten Teil des Endwulstes eingesetzt worden ist. Diese Stelle ist also eine ganz andere als die, welche ich erwähnt hatte, um die Grenze zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung ermitteln zu können.

Wie ich zuvor eingehend motiviert habe, muß die Marke über den zuletzt ausdifferenzierten Teil des Embryonalkörpers, d. h. dicht vor die indifferente Zellmasse des Endwulstes placiert werden. Abb. 3—5 und 9 zeigen, daß diese Stelle weit (4—5 Segmentlängen) vor derjenigen liegt, die KOPSCHE für den Eingriff seines mitgeteilten Versuches gewählt hat.

Es dürfte somit klar sein, daß KOPSCHE mit einer solchen Versuchsanordnung keine Antwort auf die Frage geben kann, wo die Grenze zwischen der primären und der sekundären Körperentwicklung liegen mag.

Der Ausschlag von KOPSCHE Versuch ist der, daß die Segmente 30 bis 34 auf der rechten Seite in ihrer Entwicklung gehemmt worden sind, und daß diese Hemmung sich am stärksten in kaudaler Richtung bemerkbar macht. Die Segmente 33 und 34 existieren nur in stark rudimentärem und deformiertem Zustande. Auf der linken Seite dagegen gibt es 37 wohl entwickelte Segmente. Die beiden letzten (36 u. 37) sind jedoch nach rechts verschoben worden.

Dieses Resultat scheint mir von allergrößtem Interesse, denn es deutet an, daß der hintere Teil der indifferenten Zellmasse des End-

wulstes die Entstehung wenigstens der ausgebliebenen Segmente vom 35. Segment nach hinten zu veranlaßt, mit andern Worten daß wir hier das Materialbildungszentrum für die letzten Segmente des Rumpfes (35—38=4) zu suchen haben.

Der KOPSCH'sche Versuch hat also sehr große Bedeutung für die Materiallokalisation in der indifferenten Zellmasse nach der Endwulstbildung. Er ist auch, so weit mir bekannt ist, der erste, dafür geeignete, diese Frage zu beleuchten, obgleich KOPSCH selbst dies offenbar nicht eingesehen hat. Doch muß man wie ich zuvor betont habe, bei der Beurteilung hiervon sehr vorsichtig sein, weil es möglich sein kann, daß der fragliche Eingriff so tief den materialhistorischen Verlauf beeinflusst, daß dieser auf andere Bahnen gelenkt wird, die von den normalen weit abgehen.

Soviel scheint mir der Versuch doch mit Gewißheit zu zeigen, daß wenigstens die letzten Rumpfsegmente von den indifferenten Zellen des Endwulstes gebildet werden. Das bedeutet mit anderen Worten, daß diese Segmente durch sekundäre Körperentwicklung hervorgehen müssen. Der Versuch beweist also was KOPSCH in seiner Arbeit zu verneinen wünscht. Daß er das richtige Verhältnis nicht erkannt hat, muß unter anderem darauf beruhen, daß er falscherweise glaubte, er hätte seine Marke neben dem Neuralrohr placiert.

Daß der Versuch dagegen keinerlei Anspruch machen darf, zur Beleuchtung der Grenzlage zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung beigetragen zu haben, dürfte nach der jetzt klargelegten Auseinandersetzung ohne weiteres offenbar sein. Die von KOPSCH eingesetzte Marke liegt, wie ich oben gezeigt habe, mehrere Segmentlängen hinter der vorderen Grenze der indifferenten Zellmasse (Abb. 5 u. 9). Ihr vorderer Teil kann also anfangs, unabhängig von der gesetzten Marke, fortfahren, neue Teile der Embryonalablage auszdifferenzieren. Erst später macht sich das durch den Eingriff geschädigte indifferente Zellmaterial geltend und zwar dadurch, daß die letzten Rumpfsegmente teils defekt entwickelt werden (die Segmente 30—34), und teils überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen (vom 35. Segment an und kaudal).

Um auf experimentellem Wege heraus zu bekommen, wo die Grenze zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung liegt, ist es also absolut notwendig, daß die Marke deutlich vor die indifferente Zellmasse im Endwulststadium placiert wird, d. h. über das letzte Stück des ausdifferenzierten aber unsegmentierten Teiles. Diese Stelle ist auf den Abb. 3—5 und 9 angegeben (Stelle für meine Eingriffe).

Will KOPSCH an dieser Stelle eine Marke einsetzen, die in frühem Endwulststadium etwas kranial von der Mitte des unsegmentierten Teiles liegt (z. B. im 17-Segmentstadium, Abb. 9) und in späterem Endwulststadium ungefähr in dessen Mitte, so wird er sicher in Übereinstimmung mit mir (1924—1925, 1925, 1933), R. WETZEL (1929, 1931) und GRÄPER (1933, wenn man seinen Tuschversuch recht deutet) seine Marke ungefähr in der Mitte des Rumpfes wiederfinden. Eine andere Versuchsanordnung kann ich weder gutheißen noch in der Fortsetzung diskutieren, wenn es gilt, dadurch die Grenze zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung klar zu legen.

Ich habe also hierdurch bewiesen, daß FR. KOPSCH mit seinem mitgeteilten experimentellen Versuch die Fragestellung über die Grenzlage zwischen primärer und sekundärer Körperentwicklung nicht einmal tangiert hat. Er hat jedoch gegen sein Wissen deutlich gezeigt, daß wenigstens die letzten Rumpfsegmente aus der indifferenten Zellmasse, d. h. durch sekundäre Körperentwicklung entstehen.

FR. KOPSCH hat also zufolge unvollständiger morphologischer Ausgangspunkte falsche Schlüsse aus seinem mitgeteilten experimentellen Versuch gezogen und hat deshalb kein Recht zu behaupten, daß sowohl meine morphologischen als auch experimentellen Grundlagen fehlerhaft seien, wenn ich zwischen einer primären und einer sekundären Körperentwicklung unterscheide und die Grenze zwischen diesen beiden Entwicklungsformen feststelle. FR. KOPSCH hat darum auf keinem Punkte meine fraglichen Untersuchungsergebnisse ins Schwanken gebracht.

Ich muß diese Auseinandersetzung mit einer allgemeinen Reflexion beschließen. KOPSCH hat in diesem gegen mich gerichteten Angriff gezeigt, wie gefährlich es ist, seinen experimentalanalytischen Untersuchungen keine eingehende formanalytische Prüfung vorausgehen zu lassen. Versäumt man dies, wird die Deutung des experimentellen Versuches oft unsicher und irreleitend. Hierfür haben wir, was ich früher (1933) hervorgehoben habe, in unseren Tagen leider zu viele Beispiele.

Schrifttum.

Boas, J. E. V. (1929): *Mém. Acad. Sc. et Lettres de Danemark. Sect. d. Sci.* 1, 9. Sér., Nr 3. — (1933): *Ebenda* 5, Nr 1. — Bonnet, R. (1918): *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.* — Duval, M. (1889): *Atlas d'embryologie Paris.* — Gräper, L. (1926): *Anat. Anz.* 61. — (1932): *Verh. anat. Ges.* — (1933): *Roux' Arch.* 128. — Hertwig, O. (1892): *Arch. mikrosk. Anat.* 39. — Holmdahl, D. E. (1924—1925): *Anat. Anz.* 59. — (1925): *Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.)* 46. — (1925): *Gegenbaurs Jb.* 54, 55. — (1926—1927): *Anat. Anz.* 62. — (1928): *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 14. — (1933): *Roux' Arch.* 129. — (1934): *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 36. — Ikeda, Y. (1930): *Z. Anat.* 92. — Keibel, Fr. (1894): *Morphol. Arb.* 3. — Keibel, Fr. und Abraham, K. (1900): *Normentafel zur Entwicklung des Huhnes.* — (1913): *Die Kultur der Gegenwart* 2, Teil III, Abt. IV. — Kingsbury, B. F. (1932): *J. comp. Neur.* 56. — Kopsch, Fr. (1898): *Verh. Anat. Ges.* — (1902): *Internat. Mschr. Anat. u. Physiol.* 19. — (1927): *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 8. — (1934): *Ebenda* 35 und 36. — Peter, K. (1926): *Ebenda* 5. — (1934): *Ebenda* 35. — Rückert, J. (1924): *Gegenbaurs Jb.* 53. — Schauder, W. (1923): In: P. Martin, *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere* 4, 2. Aufl. Stuttgart. — Schumacher, S. (1927): *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 10. — (1928): *Wien. klin. Wschr.* — Virchow, H. (1895): *Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde. Berl.*, S. 105—120. — Völker, O. (1922): *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ziesels (Spermophilus citillus).* Jena. — Wetzel, R. (1929): *Roux' Arch.* 119. — (1931): *Erg. Anat.* 29.

*Aus der Anatomischen Anstalt der Universität Leipzig.
Vorstand: Prof. Dr. M. Clara.*

Über die direkte Teilung der Herzmuskelkerne.

Von

Fritz Körner.

Mit 26 Textabbildungen.

(Eingegangen am 11. Juli 1935.)

Ein besonderes Merkmal der Herzmuskulatur, das sie von dem übrigen quergestreiften Muskelgewebe unterscheidet, ist unter anderem das Verhalten der Kerne. Sie liegen axial in den Herzmuskelfasern und sind von einer spindelförmigen, fibrillenfreien Sarkoplasmaanhäufung umgeben. In der Regel enthalten diese zentralen Sarkoplasmaterritorien, die nicht untereinander in Verbindung stehen, je einen Kern. Gar nicht so selten kommt es aber vor, daß in den Plasmahöfen zwei Kerne vorhanden sind, die annähernd gleich groß sind und in der Längsrichtung der Faser aufeinander folgen; sie können mit ihren Polen ganz nahe aneinander liegen oder durch eine mehr oder weniger große Menge von Endoplasma getrennt sein. Diese Doppelkerne sind im Herzmuskelgewebe des Menschen verschiedentlich beobachtet und beschrieben worden, so z. B. von HEIDENHAIN, v. PALCZEWSKA, SCHIEFFERDECKER, STAEMMLER und anderen.

Auch bei Tieren kommen Doppelkerne im Herzmuskel vor; ja, bei manchen Säugern scheint die Zweizahl der Kerne das normale Verhalten zu sein. WERNER schreibt, daß in der Ventrikelmuskulatur des Kaninchens die Zahl der Kerne gewöhnlich zwei beträgt. »Die Einzahl ist bei weitem nicht so häufig zu beobachten. Mehr als zwei wurden nicht gefunden« (WERNER). Desgleichen soll nach WERNER beim Igel in der Ventrikelmuskulatur die Zweizahl der Kerne durchaus die Regel sein. MARCEAU hebt ebenfalls das sehr häufige Vorkommen von Doppelkernen im Herzmuskelgewebe der Säugetiere hervor. WERNERS Befunde machen es wahrscheinlich, daß in der Säugetierreihe hinsichtlich der Zahl der Herzmuskelkerne Unterschiede bestehen, indem sich einige Arten durch einen größeren Gehalt an Doppelkernen vor anderen auszeichnen. Derartige Verschiedenheiten sind aber nicht allein durch die Tierart bedingt, sondern sie lassen sich auch in ein und demselben Herzen feststellen. STAEMMLER hat gefunden, daß im Herzen des Menschen die Muskulatur der linken Kammer gegenüber der rechten stets die größere Anzahl von Doppelkernen aufweist.