Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft in Bern

Band: 15 (1957)

Artikel: Über Xenoplastik, Homologie und verwandte stammesgeschichtliche Probleme

Autor: Baltzer, F.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-319486

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

F. BALTZER

Über Xenoplastik, Homologie und verwandte stammesgeschichtliche Probleme [1]

Herrn Kollegen H. BLUNTSCHLI, dem Verfechter einer dynamischen Anatomie, zu seinem 80. Geburtstag in Freundschaft gewidmet

Wir haben hier in Bern seit zahlreichen Jahren bei Amphibien embryonale xenoplastische Chimären hergestellt. Es werden jungen Molchkeimen (meistens Neurulen) ganz junge Organanlagen aus Frosch- oder Unkenkeimen eingepflanzt. Dann entwickeln sich diese zusammengesetzten Keime mit einem Organmosaik weiter. Umgekehrt wurden auch Molchanlagen in Unkenkeime eingepflanzt. All diese «Chimären» bieten, obschon das Fremdorgan nach einiger Zeit abstirbt, mancherlei theoretisches Interesse. Da in den letzten Jahren mehrere Arbeiten dieser Richtung abgeschlossen wurden, mag dies der Anlaß sein, das Chimärenthema wieder einmal aufzurollen.

I. Experimente

1. Hornstifte und Hornkiefer von Bombinator in Triton

An den Anfang möchte ich das klassische Experiment setzen, das SPEMANN und SCHOTTÉ schon 1932 gemacht haben. Sie verpflanzten das zukünftige Ektoderm eines ganz jungen Froschkeimes (junge Gastrula) in einen ebenso jungen Molchkeim, und zwar entnahmen sie dieses Transplantat der präsumptiven (zukünftigen) Bauchfläche und setzten es in die präsumptive Mundgegend ein. Es entstand eine Molchlarve, in deren Mund sich Frosch-Mundteile entwickelten, Hornkiefer und Hornstiftchen, wobei hinzufügen ist, daß diese sogenannten Horn«kiefer» keine

1 Nach einem in der Naturforschenden Gesellschaft in Bern gehaltenen Vortrag (16. 11. 56).

Kiefer und auch die Hornstiftchen oder Horn«zähnchen» keine echten Zähne im vergleichend-anatomischen Sinn sind. Allerdings dienen auch diese Hornorgane wie echte Kiefer und Zähne der Nahrungsaufnahme. Die Froschlaven gebrauchen sie zum Raspeln und benagen mit ihnen Pflanzenteile oder Tierkadaver. Aber sie sind lediglich oberflächliche Verhornungen der Haut wie etwa die Reptilschuppen. Die Molchlarven dagegen sind die geborenen bezahnten Räuber. Sie schnappen kleine Krebse, Würmchen oder Insektenlarven und packen sie mit richtigen Zähnen. Solche Zähne hat die Kaulquappe überhaupt nicht. Sie sind funktionell eben durch die Hornorgane ersetzt. Mit anderen Worten: Diese Horn-Mundwerkzeuge sind den echten Zähnen in der Funktion analog, haben aber eine andere Entwicklung, eine andere Bauart und einen anderen Entwicklungsort. Mit andern Worten: die beiden Arten von Mundwerkzeugen sind nicht homolog.

Mit diesen Hornbildungen wollen wir uns näher beschäftigen.

Sie haben sich vielleicht schon darüber gewundert, daß man überhaupt präsumptive Bauchhaut in den präsumptiven Mundbereich verpflanzen kann und daß dann das Implantat nicht streikt, sondern nun eben statt Bauchhaut Mundhaut mit Mundorganen ausbildet. Es ist aber so, daß dieses transplantierte Gewebe, wenn es jungen Gastrulen entnommen wird, noch sehr verschiedenes leisten kann. Es ist noch nicht «determiniert», d. h. es hat noch verschiedene Entwicklungsmöglichkeiten (Potenzen) und paßt seine Weiterentwicklung dem Bereich an, in den man es einpflanzt. Würde man es in die zukünftige Rückenfläche setzen, so würde es Hirngewebe liefern, in der zukünftigen Augengegend Linse, im Mundbereich eben Mundorgane. Die allgemeine Art seiner Leistung wird also nicht von ihm selbst, sondern von dem Ort bestimmt, an dem es liegt; die Leistung wird von der Nachbarschaft induziert, in die man es eingepflanzt hat. Im zukünftigen Mundbereich wird also das Implantat durch irgendwelche tiefer liegende Mundgewebe zur Entwicklung von Mundorganen induziert. Daß es dann Froschmundwerkzeuge ausbildet, liegt in den Erbfaktoren begründet, die in den Zellen des Implantats selbst liegen. Der Ausdruck Induktion ist aus der Physik entlehnt, bedeutet aber hier eine embryonale, geweblich-nachbarliche, irgendwie chemische Entwicklungsbestimmung.

Das Merkwürdige des SPEMANN-SCHOTTE'schen Experiments will ich mit SPEMANN's eigenen Worten (etwas verkürzt) wiedergeben: «Daß die Potenzen des embryonalen Froschektoderms überhaupt auf den Induktionsreiz des embryonolen Molchkopfes ansprechen, Potenzen für

Organe, welche der Molch gar nicht besitzt, das ist das Neue und Merkwürdige» (SPEMANN 1936, S. 237).

Bildlich und viel zu anthropomorph ausgedrückt: die Froschentwicklung und die Molchentwicklung haben in dieser Sache verschiedene Wörterbücher. Das Stichwort «hornige Mundwerkzeuge» gibt es nur im Frosch-Wörterbuch. Trotzdem kann auch vom werdenden Molchkopf irgendwie ein Satz ausgesprochen werden: es sollen Mundwerkzeuge (seien sie auch horniger Art) entstehen, und dieser Satz wird vom embryonalen Froschgewebe verstanden.

SPEMANN fügt in seinem abschließenden Buch (1936) der Besprechung dieses Experiments hinzu: «Im einzelnen ist hier noch alles dunkel und muß durch Untersuchung der induzierten Organe und ihrer Lagebeziehungen aufgeklärt werden» (l. c. S. 237). Es ist eigentlich merkwürdig, daß eine weitere Analyse über die von HOLTFRETER (1935) gemachten Befunde hinaus bisher unseres Wissens nicht ausgeführt wurde. Sie ist jetzt, wenigstens teilweise, von Herrn W. HENZEN nachgeholt worden. Dabei hat sich auch der Verdacht SPEMANN's bewahrheitet, daß der Kieferbogen des Wirtes eine Rolle spiele.

Die erste Frage lautet: Welche Faktoren ermöglichen es, daß das Froschektoderm im Mundbereich des Molches spendergemäß die typischen Hornstifte und -kiefer ausbildet? [2] Ich habe schon eine allgemeine Antwort gegeben, die in ihrer Allgemeinheit allerdings nur wenig befriedigt, daß nämlich diese Entwicklung durch die Erbfaktoren des Frosches bestimmt wird, die das eingepflanzte Gewebe selbst enthält. Das Unbefriedigende dieser Antwort liegt darin, daß wir über diese Erbfaktoren im einzelnen nichts wissen. Bastardierungsexperimente zwischen verschiedenen Anurenarten könnten hier vielleicht weiterführen. Die Entwicklung dieser Hornorgane ist ein komplizierter Prozeß, dessen Merkmale, an deren Ausbildung sicher zahlreiche Erbfaktoren beteiligt sind, uns einiges über die erbliche Grundlage lehren könnten. Die einfache Kreuzung könnte eventuell auch mit Merogonie und Transplantation kombiniert werden.

Eine zweite Frage stellt sich sofort ein, wenn wir das SPEMANN'sche Chimärenbild mit demjenigen der normalen Kaulquappe vergleichen. Die normalen Hornstifte und Hornkiefer stehen nicht irgendwie un-

---

[2] Einen bemerkenswerten Fall der gleichen xenoplastischen Kombination, in dem sich die Entwicklung nicht spendergemäß, sondern überwiegend wirtsgemäß vollzieht, hat ganz kürzlich EYMANN (1957) für das frühe Wachstum des implantierten Neuralrohrs in Triton-Bombinatorchimären beschrieben.

ordentlich im Maulbereich. Vielmehr bilden erstere ein regelmäßiges Oval um den Mund herum, und die Hornkiefer liegen genau am Mundrand. Auch hat das Oval und haben die Hornkiefer eine bestimmte dem Maul angepaßte Größe. Im Gegensatz zu diesem harmonischen Bild hat das breite Molchmaul in den Versuchen von SPEMANN und SCHOTTE einen viel zu kleinen Frosch-Hornkiefer (vgl. Abb. 190—192 in SPEMANN 1936, HOLTFRETER 1935, Abb. 35b). Dieser hat sich der fremden Umgebung nicht angepaßt, wohl aber hat er ungefähr die für eine Froschlarve typische Größe, wie wenn er in einem Froschmaul säße. Es stellt sich also eine doppelte Frage.

1. Das qualitative histogenetische Problem: warum werden die embryonalen Zellen des Froschtransplantates im Molch nicht gewöhnliche Hautzellen, sondern zu Hornstift- und Hornkieferzellen? Ich sagte schon, daß wir hiefür Froscherbfaktoren im Gewebe selbst in Anspruch nehmen müssen. Eine Induktion im Sinne der Mundentwicklung muß dabei allerdings auch stattgefunden haben. Sie geht wahrscheinlich vom Entoderm aus.

2. Das topographische Problem: warum entwickelt sich um das Maul herum ein Kranz von Hornstiften und ebenso am Mundrand ein Hornkieferbogen von bestimmter Größe, die unter normalen Verhältnissen der Maulgröße entspricht?

Daß ein solches doppeltes Problem vorliegt, ist nur ein Beispiel für eine ganz allgemeine Erfahrung. Immer stellt sich in der Embryonalentwicklung neben die Frage der arteigenen Struktur diejenige der proportionierten Größe und Anordnung, ohne die es keine normale Entwicklung gibt. Die zu beschreibenden Experimente HENZENS (1957) haben speziell das topographische Problem verfolgt.

Die Versuchsanordnung ist in Abb. 1 wiedergegeben: der Wirt ist eine junge Molchneurula oder ein junger Molchembryo, der Implantat-Spender eine junge Unkenneurula [3]. Im jüngsten Neurula-Stadium sind die Mundorgane noch nicht determiniert, wie HENZEN durch andere Versuche bewies. Ich will von den 32 xenoplastischen Fällen nur zwei zeigen (Abb. 2, 3). Aus dem Implantat ist bei der Weiterentwicklung eine große Hautfläche entstanden, von der ein großer Teil der Kopfunterseite bedeckt wird. In ihrer Mitte, und nur dort, hat sich ein Hornstift-Dreieck ausgebildet. Ein normaler Mund ist nicht entstanden, aber

[3] Die Unke (*Bombinator pachypus*) gehört wie die Froscharten zu den Anuren. Die chimärische Kombination ist wie bei SPEMANN-SCHOTTÉ ordnungs-xenoplastisch.

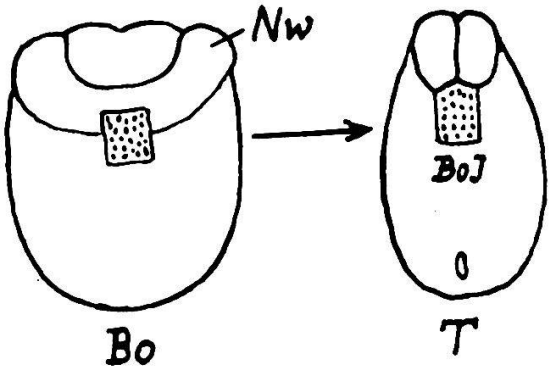

Abb. 1 Operationsschema: Es wird das präsumptive Mundektoderm eines jungen Tritonembryos durch entsprechendes, noch nicht determiniertes Mundektoderm einer jungen Bombinatorneurula ersetzt (BoJ in T). Beide Keime in Ventralansicht. Nach HENZEN.

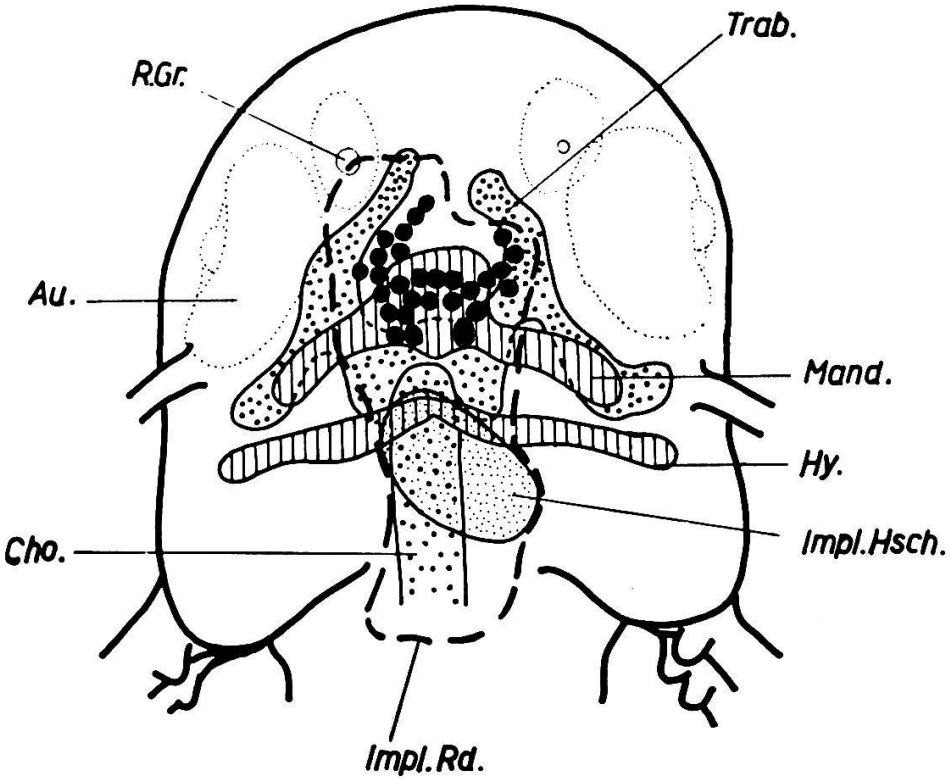

Abb. 2 Operation wie Abb. 1. Rekonstruktion des Kopfes eines 9 Tage alten Keimes in Ventralansicht. Das Bombinatorimplantat bildet einen langgestreckten breiten Bereich in der Mundgegend des Molchkopfes. Die Hornzähnchen liegen über dem mittleren Teil der Mandibularknorpel und über den Trabekeln. Die beiden Mandibularhälften sind verschmolzen. Über dem breiten Verschmelzungsbereich sind die Hornzähnchen gehäuft. Nach HENZEN 1957.

Signaturen und Abkürzungen: Jeder schwarze Kreis bezeichnet 2—mehrere Hornzähnchen. Senkrecht schraffiert: Mandibulare (Mand) und Hyoid (Hy). Grob punktiert: Knorpelbereiche der Schädelbasis, am weitesten vorn die Trabekeln (Trab). Grob unterbrochene Linie: Implantatgrenze. Bo: *Bombinator* (Unke). T: *Triton alpestris* (Molch). J: Implantat.

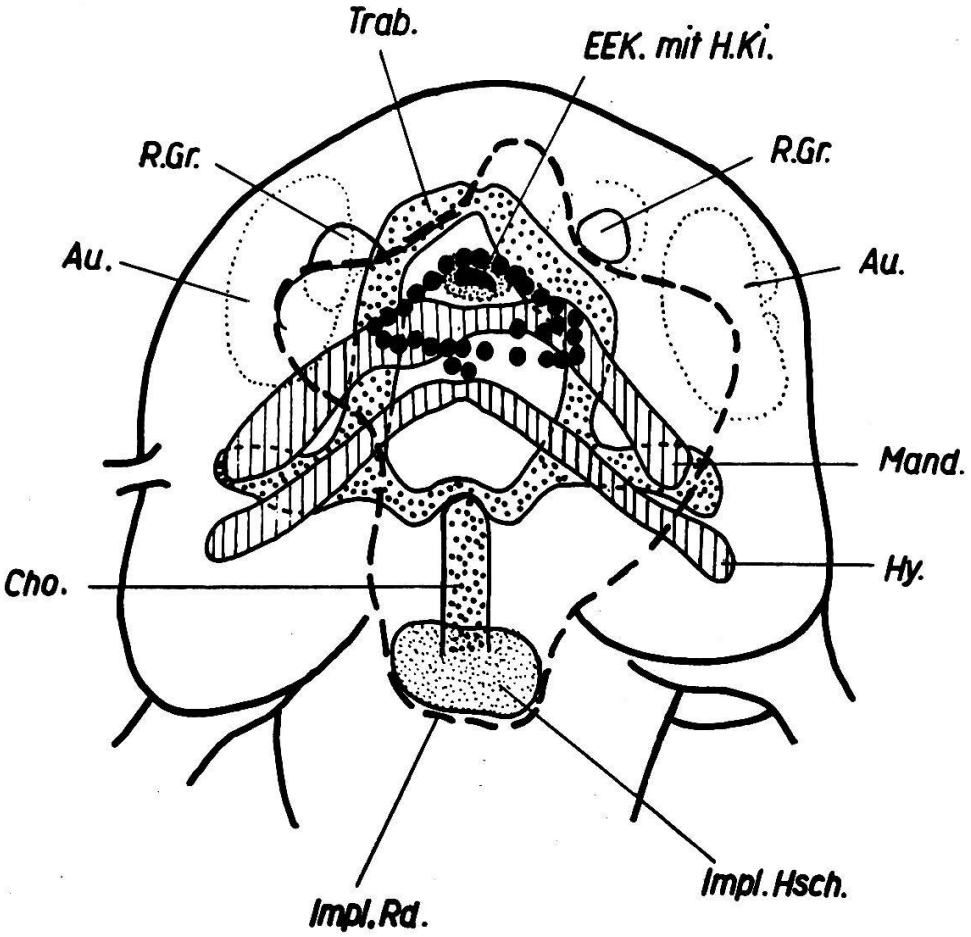

Abb. 3 Operation wie Abb. 1. Rekonstruktion des Kopfes eines 11 Tage alten Keimes. Ventralansicht. Sehr großes Bombinatoriumplantat. Die Hornzähnchen liegen nur in seinem mittleren Bereich in der für die junge Kaulquappe typischen Anordnung über dem mittleren Abschnitt des Mandibularbogens. Außer den Hornzähnchen ist ein sehr kleiner Hornkiefer (EEK mit HKi) gebildet worden, und zwar an der Stelle, wo das Darmentoderm die Epidermis erreicht hat. Nach HENZEN 1957.

die Stifte stehen so, als ob ein normaler Kaulquappenmund da wäre. Bei Abb. 3 ist außerdem eine schmale Mundbucht eingesenkt und dort sitzt ein winziges Hornkieferchen. Die Untersuchung des Kopfinnern zeigt folgendes (Abb. 2 u. 3): Nur dort wo der kleine Hornkiefer sitzt, hat die Darmwand, also das Molchentoderm, von innen her die Froschepidermis erreicht. Sieben weitere Fälle verhalten sich gleich. Offensichtlich ist die Ausbildung des Hornkiefers immer vom Entodermkontakt abhängig. D. h. sie wird vom Entoderm induziert, und zwar nicht nur vom arteigenen, sondern auch vom Molchentoderm.

Die Anordnung der Hornstifte dagegen hängt nicht direkt vom Entoderm ab. Dagegen hat sich ein anderer Zusammenhang gezeigt: In Abb. 2 und 3 sind die Skelette rekonstruiert, die tiefer unter dem Mund-

bereich im Kopf liegen. Der untere Hornstiftchenbogen liegt dem mittleren Teil der knorpeligen Unterkiefers (des Mandibularbogens) auf, und zwar demjenigen des Molches, der obere Bogen liegt, allerdings weniger genau, über den knorpeligen Ausläufern (den Trabekeln) der Triton-Schädelbasis. Der umliegende aus Unkenhaut bestehende Bereich, mag er so groß sein wie er will, beteiligt sich an den Hornbildungen nicht. Dagegen gehen Anomalien in der Unterkieferbildung mit Störungen der Hornstiftanordnung parallel. Damit sind wir für die Erklärung des SPEMANN-SCHOTTÉ'schen Experiments um einen Schritt weitergekommen: Bei diesen Hornbildungen wird in der Chimäre das typische Froschmuster durch ein darunter liegendes Molch-Skelettmuster (oder genauer durch dessen Vorstadium) hervorgebracht. Das kann nicht mehr nur durch die im Froschmaterial selbst liegenden Erbfaktoren erklärt werden, sondern setzt voraus, daß diese Erbfaktoren in einer bestimmten Topographie verwirklicht werden, eben in einem «Muster» und dieses Muster besitzt auch der Molch.

Erlauben wir uns, den vorher gebrauchten Vergleich mit dem Wörterbuch noch etwas weiter auszumalen: Der Frosch (oder die Unke) sei ein Italiener. Er habe in seinem embryonalen Dizionario ein Wort für Hornstift und natürlich auch eines für Hornstiftanordnung. Der Molch sei ein Franzos. Er hat in seinem embryonalen Dictionnaire keinen Ausdruck für Hornkiefer und Hornstift, und auch keinen für deren Anordnung. Aber irgendwie gibt es für diese Anordnung einen älteren lateinischen Ausdruck. Mit ihm kann er topographisch dem Froschimplantat das Nötige «sagen».

Man kann die eben analysierten Fälle als ein Beispiel «größter artfremder Entwicklungsmöglichkeit» bezeichnen, wie sie eben nur durch ein xenoplastisches Experiment zum Vorschein gebracht werden kann, durch eine Transplantation zwischen Angehörigen verschiedener Familien oder Ordnungen. Im vorliegenden Fall greift die artfremde Leistung über die Grenze der eigenen Ordnung hinaus: Der eine Partner der Chimäre, der Wirt, vollzieht mit seiner Induktion eine topographisch ordnende Leistung, die im normalen Molch überhaupt nicht vorkommt, auch nicht in ihrer Stammesgeschichte.

Damit könnte ich diese Hornbildungen verlassen. Da ich aber am Schluß des Vortrages vom Gegensatz zwischen vergleichend-morphologischer und experimentell-morphologischer Methode sprechen werde, möchte ich noch eine Bemerkung anfügen, zu der ich durch meinen Zürcher Kollegen H. STEINER angeregt wurde (vgl. STEINER 1954, S. 9).

Es gibt für diese xenoplastisch-artfremde Leistung in gewissem Grad eine vergleichend-morphologische Parallele. Die Molchlarve hat als Räuber ein großes Schnappmaul, die Froschlave aber als Nager ein enges Raspelmaul. Den beiden Mäulern entspricht in der normalen Entwicklung die Ausbildung der Kiefer, wobei wir der Einfachheit wegen nur den Unterkiefer (das Mandibulare) betrachten wollen. Die Molchlarve hat große säbelförmige einheitliche Unterkieferbögen. Bei der jungen Froschlarve aber wird von jedem der beiden Unterkieferbögen nach der Mitte zu ein kleiner rostaler Abschnitt abgegrenzt. Er dient den Hornkiefern als Stütze. In der Chimäre sind es gerade diese mittleren Teile der Molch-Unterkiefer, die als Induktoren die froschmäßig richtige Anordnung der Hornstifte bewirken. Die Molchlarven sind gegenüber den Froschlarven stammesgeschichtlich der ältere Typus. Die Übernahme der Induktion durch die mittleren Kieferabschnitte sind ein Hinweis, wie sich die besonderen Verhältnisse der Froschlarve entwickelt haben könnten. Zur lokal eingeschränkten Induktion wäre als weiterer Schritt die morphologische Sonderung des induzierenden Bereichs gekommen.

2. *Chimärische Zähne*

Nun möchte ich mich einem weiteren Beispiel zuwenden. Wir bleiben zwar auch damit am Mundbereich der Amphibien hängen. Aber das Organ ist ein anderes und das Problem der artfremden Entwicklungsmöglichkeit wird um einen Schritt weitergeführt. Es handelt sich um chimärische Zähne.

Die Zähne der Wirbeltiere bestehen aus dem Ihnen wohlbekannten Schmelz und dem knochenartigen Dentin.

Wie wir sahen, haben die Molchlarven im Gegensatz zu den Frosch- oder Unkenlarven richtige echte Zähne und diese haben gegenüber den Hornorganen einen typisch verschiedenen Bau: Sind die Froschkiefer und Hornstifte reine Hautbildungen, so bestehen die Zahnanlagen der Molchlarven aus den für alle Wirbeltierzähne typischen zwei Schichten: die äußere Haut (die Epidermis oder in der Mundhöhle das Entoderm) liefert die Ameloblasten. Sie bilden das kappenförmige Schmelzorgan. Das darunterliegende Mesektoderm aber bildet die Dentinpapille mit den Odontoblasten. Die beiden Anteile sind in der Größe aufeinander abgestimmt. Es besteht ein komplizierter Induktionsmechanismus mit gegenseitiger Beeinflussung, auf den ich hier nicht eingehen kann.

Wir müssen noch etwas zweites beachten: Es ist charakteristisch für jede Zahnentwicklung, daß das Material für die Dentinpapillen zuerst gar nicht im Mundbereich liegt, wo es später gebraucht wird, sondern viel weiter dorsal in den zwei Wülsten, die in der Neurula die spätere Hirnplatte begrenzen, den Neuralwülsten (vgl. Abb. 4, Nw). Von ihrem primären Ort wandern die zukünftigen Odontoblasten unter der Haut in die Mundgegend hinunter.

Diese Situation benützte G. WAGNER (1948, 1955) zu einem sehr erfolgreichen Experiment. Abb. 4 gibt das Operationsschema wieder: Es wird in einer jungen Molch-Neurula ein Stück Neuralwulst im späteren Kopfbereich durch Unken-Neuralwulst ersetzt. Dieses artfremde Zellmaterial wandert mit den arteigenen Wulstzellen kameradschaftlich zusammen zur Mundhöhlenwand hinunter und bildet dort Zahnpapillen. Sie gesellen sich den Schmelzorganen der Tritonepidermis zu. So entsteht eine chimärische Zahnanlage (Abb. 5) Den Unkenanteil kann man bequem an der geringeren Größe und Färbbarkeit der Zellkerne erkennen. Ganz gleiche solche Zahnanlagen entstanden auch bei einem neueren Experiment von HENZEN, in dem Tritonhaut auf Bombinator gesetzt wurde. Immer gibt es chimärische Zahnanlagen, wenn Molchepidermis und Unkenmesektoderm zusammenkommen (HOLTFRETER 1935, WAGNER, HENZEN l. c.). Wiederum haben wir es hier mit einer xenoplastisch-artfremden Entwicklungsleistung zu tun. Die Situation ist aber von derjenigen im Hornstiftexperiment in einem wichtigen Punkt verschieden. Hier leistet das Froschmesektoderm als Baumaterial und nicht «nur» als Induktor im Molch-Kopf etwas, was in der Froschlarve niemals geleistet wird. Diese Leistung muß im Potenzenvorrat der Zellen selbst liegen. Man kann darüber streiten, was wichtiger ist: eine xenoplastisch-artfremde Leistung als Baumaterial oder eine xenoplastisch-artfremde Induktion. Beides ist gleich wichtig, denn in der Entwicklung sind Baumaterial und Induktion auf einander angewiesen.

In einem Punkt allerdings müssen wir Wasser in unseren Wein gießen und eine Einschränkung machen: Es ist richtig, daß die Froschlarve niemals Zähne ausbildet. Wenn sich die Larve aber zum Fröschchen verwandelt, kommen ihr die Zähne. Die Stichworte: Zahnbildung, Schmelzorgan, Dentinpapille sind normal auf das gereiftere Alter beschränkt. Im Experiment wird diese Leistung schon im larvalen Jüngling hervorgelockt, eben dann, wenn das Frosch- oder Unkenmesektoderm von einem Molch-Schmelzorgan «angesprochen» wird.

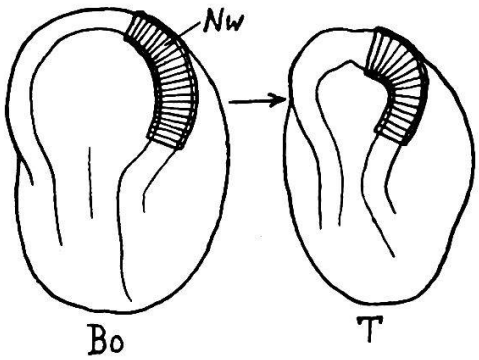

Abb. 4 Operationsschema: Beide Keime in Dorsalansicht. Es wird ein Stück des rechten Kopfneuralwulstes (schraffiert) der Tritonneurula durch ein entsprechendes Wulststück einer Bombinatorneurula ersetzt. Es enthält die präsumptiven Odontoblasten der zukünftigen chimärischen Zähne. Nach WAGNER 1955.

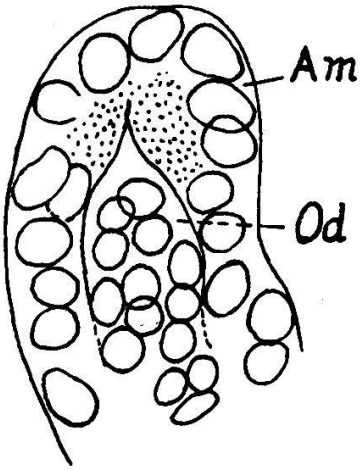

Abb. 5 Operation wie Abb. 4. Chimärische Zahnanlage aus dem Mandibularbereich der operierten Seite. Tritonwirt 18 Tage alt. Die Ameloblasten des Schmelzorgans (Am) wurden von der Tritonepidermis geliefert (große Zellkerne), die Odontoblasten der Zahnpapille (Od) vom Bombinator-Neuralwulst (kleine Zellkerne). Die Anordnung der Od in der Zahnpapille ist herkunftsgemäß und zeitlich vorweggenommen. Sie entspricht derjenigen in den frühesten Bombinatorzahnanlagen in der Metamorphose. Nach WAGNER 1955.

Weitere Fälle xenoplastisch-artfremder Entwicklung möchte ich nur summarisch und ohne Abbildungen erwähnen.[4] Sie sollen Reichweite und Grenze xenoplastischer Leistungen [5] zeigen.

---

[4] Zusammenfassungen siehe BALTZER (1952) und CHEN (1955b).

[5] Auf die zeitlich beschränkte Entwicklungsmöglichkeit der xenoplastischen Organanlagen gehe ich dabei nicht ein. Es ist ihr bei CHEN (1955b) eine eingehende Betrachtung gewidmet.

3. Haftorgane

Die jungen Larven beider Amphibienordnungen haben Haftorgane, mit deren Sekret sie sich an irgend welche feste Gegenstände, Steine oder Pflanzen, ankleben. Sie sind aber von verschiedenem Bau und entstehen an etwas verschiedenen Orten des Kopfes. Die Molchlarven haben Haftschläuche mit besonderem axialen Mesenchym, die Kaulquappen flache einfachere Haftscheiben ohne axiales Gewebe. Für die Induktion der Haftschläuche und als deren axiales Mesenchym kann auch das Mesektoderm des Froschs oder der Unke dienen. Auch hier hat also das Experiment (ROTMANN 1935, WAGNER 1948) eine doppelte xenoplastisch artfremde Leistung aufgedeckt. Umgekehrt kann auch die Anurenhaftscheibe in einem Tritonkopf von diesem induziert werden (HOLTFRETER 1935, SCHOTTÉ and EDDS 1940, CHEN 1952).

4. Viszeralbogen

Wie schon erwähnt wurde, wandert ein Teil des Materials des Kopfneuralwulstes als Mesektoderm von der Dorsalseite in den Bereich des Kopfdarmes hinunter. Das Anurenmesektoderm führt diese Wanderung auch im embryonalen Molchkopf aus. Wegleitend sind dabei die entodermalen Viszeraltaschen, die in beiden Gruppen gleich gebildet werden (vgl. Zusammenfassung bei HÖRSTADIUS 1950).

Der Hauptteil dieses Mesektoderms bildet das Viszeralskelett. Für das Problem der Homologie gibt es hier keine Überraschung. An der Homologie der Viszeralbögen bei den beiden Partnern ist nicht zu zweifeln. Die aus dem xenoplastischen Mesektoderm entstehenden Anuren-Viszeralbogen entwickeln sich denn auch recht gut und haben im wesentlichen ihre artspezifische Form und Gliederung. Insbesondere unterteilen sich die Mandibularbögen jederseits in ein laterales Mandibulare s.str. und ein medianes Rostrale, das oben schon erwähnt wurde. Man kann diese Abgliederung als rein artspezifische Leistung bezeichnen. Doch erklärt dies kaum die Tatsache, daß ein solches Rostrale im Molchkopf in richtiger Proportion am richtigen Ort liegt (WAGNER 1948 und unveröffentlicht). Die topographische Anordnung dürfte hier zum Teil vom fremden Wirt ausgehen, ähnlich wie dies der Fall war bei der Musterbildung der Hornstifte.

Noch 2 weitere Punkte seien im Anschluß an das Viszeralskelett erwähnt, ein spezieller und ein allgemeiner: Wenn sich Triton-Mesektodermzellen in der Übergangszone zwischen einem solchen xenoplasti-

schen Unkenrostrale und -mandibulare befinden, schließen sie sich nicht dem artfremden Rostralteil, sondern regelmäßig dem eigentlichen Mandibularteil an, der, obschon auch er der Unke angehört, morphologisch doch homologer dem Tritonmandibulare ist als der Rostralteil (WAGNER 1948). Es müssen hier chemotaktische Wirkungen im Spiele sein.

Die 2. Bemerkung betrifft die Bedeutung rudimentärer Organe. Es ist vielfach gesagt und gedruckt worden, daß die embryonalen Schlundspalten oder Schlundtaschen bei höheren Wirbeltieren als rudimentäre Organe, als funktionslose Relikte zu betrachten seien. Doch kann gegenüber dieser Auffassung nicht genug betont werden, daß diese Schlundtaschen für die fundamentale Architektur des Viszeralschädels und damit überhaupt des Kopfes die topographische Grundlage bilden, also alles andere als bedeutungslose Rudimente sind. (Zusammenfassung bei F. E. LEHMANN 1938, siehe auch NEEDHAM 1950, p. 319.)

5. *Muskelsegmente.* CHEN (1955a) hat xenoplastisch in Molchgastrulen und -neurulen einen Teil des präsumptiven Mesoderms gegen entsprechendes Anurenmesoderm ausgetauscht. Es entstehen xenoplastisch gut eingeordnete Muskelsegmente in spendergemäßer Größe. Für das Homologieproblem liegt der Fall durchaus einfach. Die Entwicklung wird durch die in diesem Material selbst liegenden Entwicklungsfaktoren bestimmt.

6. *Xenoplastische Kiemenbildung.* Die Molchlarven besitzen dauernd äußere Kiemen, bestehend aus Epidermis, Mesoderm und Entoderm. Die Anurenlarven dagegen entwickeln zuerst äußere Kiemen, die bald zurückgebildet und durch innere Kiemen ersetzt werden. Bei letzteren sind alle drei Keimschichten beteiligt, bei den äußeren Kiemen scheint das Ektoderm den Hauptanteil zu haben (DURANTE 1955, nach GOETTE 1885, Abb. 254, 308 sind, wenigstens bei Bombinator, doch auch alle drei Keimschichten beteiligt). Es stellt sich naturgemäß die Frage, in welcher Weise die beiden Kiementypen der Anuren untereinander und mit den Urodelenkiemen homolog gesetzt werden können. DURANTE (1953, 1955) hat zu dieser Frage eine Reihe von Versuchen gemacht. Wenn bei jungen Molchembryonen in der präsumptiven Kiemenregion das Ektoderm oder Ektoderm und Mesoderm durch die entsprechenden Schichten des Anuren *Discoglossus* ersetzt werden, entsteht im ersten Fall eine nur schlecht entwickelte, im zweiten Fall eine etwas besser ausgebildete äußere Kieme. Innere Kiemen entstehen, wie zu erwarten,

nicht. Die Autorin erklärt dieses Resultat durch eine starke Fähigkeit des Anurenektoderms zur Selbstdifferenzierung. Im umgekehrten Experiment (Tritonektoderm oder Ektoderm und Mesoderm in *Discloglossus* gepflanzt) entstehen im ersten Fall gar keine äußeren Kiemen, im zweiten Fall nur Kiemenhöcker, nach der Autorin wegen der geringeren Selbstdifferenzierung des Tritonektoderms und dem im Gegensatz zum Tritonentoderm geringeren Induktionsvermögen des Anurenentoderms. Nach DURANTE (1955, p. 435) könnten wohl die inneren, nicht aber die äußeren Kiemen der Anuren den äußeren Kiemen bei den Urodelen homolog sein, obgleich die äußeren Anurenkiemen doch sehr ähnlich gebaut sind wie die jungen Molchkiemen. Es könnten wohl auch Teilhomologien vorliegen (vgl. Kap. II, 5). Eine weitere Untersuchung wäre ohne Zweifel erwünscht.

Rückblick

Die xenoplastisch artfremde Leistung ist, wenn wir die ganze Reihe betrachten, merkwürdig verschieden verteilt: Die Epidermis (und vermutlich auch das Entoderm) scheint, worauf schon HOLTFRETER (1935) hingewiesen hat, in deutlich höherem Grade artspezifisch gebunden, das Mesektoderm dagegen zu artfremden Leistungen leicht befähigt zu sein, sowohl als Induktor wie als Baumaterial. Woran dies in den vorliegenden Experimenten liegt, ist eine offene Frage. Es ist auch, wie HOLTFRETER und HAMBURGER (1955, p. 296) hervorheben, nicht eine allgemeine Regel.

II. Theoretische Betrachtungen

Anschließend an die experimentellen Ergebnisse und über sie hinausgehend möchte ich die Bedeutung einiger entwicklungsphysiologischer Erkenntnisse für das allgemeine Problem der Stammesgeschichte erörtern. Und da «jede Verwandtschaftsforschung und somit jede Phylogenetik in erster Linie auf der Homologienermittlung» beruht (REMANE 1952, S. 378), ist es gegeben, von dem Begriff der Homologie auszugehen. Das xenoplastische Experiment setzt ja gerade Organanlagen — homologe oder nicht homologe — der beiden verwandten Amphibienordnungen zusammen und gerät damit zwangsläufig in den Bannkreis der Homologie.

Als landläufiges Beispiel homologer Organe sei die Reihe der Gliedmaßen bei Landwirbeltieren genannt. Betrachten wir nur die Vorderextremitäten. Sie können zwar in den erwachsenen Tieren so verschieden in Form und Funktion sein, wie ein menschlicher Arm, ein Vogelflügel, das Vorderbein eines Pferdes, einer Eidechse oder die Armflosse eines Wals. Aber im Skelett besteht in allen Fällen das gleiche Knochensystem mit einem Oberarmknochen, zwei parallelen Unterarmknochen, zahlreichen kleinen Handwurzelknöchelchen, an die sich die Mittelhand- und Fingerstrahlen anschließen. Wo der erwachsene Zustand diesem Skelettplan nicht mehr folgt, ist er doch noch im Embryo nachweisbar.

Allgemein gelten, wobei ich REMANE (1952, S. 31 ff.) folge, für homologe Organe folgende Kriterien: 1. Sie haben gleiche oder entsprechende Lage «in vergleichbaren Gefügesystemen», d. h. in einer vergleichbaren Gesamtorganisation (in unserem Beispiel dem Wirbeltierkörper). 2. Sie haben einen entsprechenden Bau, gleiche «spezielle Qualität der Strukturen» (in unserem Beispiel den gleichen Skelettplan). 3. Zwischen homologen Organen, die im endgültigen Zustand verschieden sind, bestehen Zwischenformen, sei es vergleichend-anatomisch bei verschiedenen erwachsenen Formen oder, was für uns besonders wichtig ist, in Embryonalstadien. So zeigen denn auch in unserem Beispiel die embryonalen Zustände eine größere «typische Ähnlichkeit» als die ausgewachsenen Gliedmaßen. Zum Beispiel hat die Anlage des Vogelflügels beim Hühnchen im Alter von 8 Tagen noch drei getrennte Fingerstrahlen, die später weitgehend verschmelzen, und der embryonale Pferdefuß hat bekanntlich zuerst (ähnlich wie bei fossilen Formen der Pferdereihe) drei gleichwertigere Fingerstrahlen, von denen nur der mittlere weiterwächst, die seitlichen aber zu Rudimenten werden.

Zu diesen rein morphologischen Feststellungen kommt als Angelpunkt die stammesgeschichtliche Deutung. Sie besagt, daß homologe Organe deshalb den gleichen Bauplan haben, weil sie stammesgeschichtlich auf den gleichen Organtypus bei einem gemeinsamen Vorfahr zurückgehen. Damit eben wird der Nachweis von Homologien zur Grundlage des natürlichen Systems.

Zweifellos handhaben die Morphologen die Forderungen, die sie an den Begriff der Homologie stellen, heute mit Vorsicht. Man müsse zugeben, «daß die Baumaterialien eines Organs wechseln können und dennoch die Homologie des Gesamten erhalten bleibt» (REMANE 1952, S. 77, ähnlich auch STEINER 1954, S. 8). Die Formbildung eines Organs ist stabiler als die Herkunft ihres Materials — ein fesselndes Problem.

Auch die Bedeutung der Keimblätter wird heute für die Feststellung von Homologien geringer eingeschätzt.[6]

Trotz dieser Vorsicht wird jedoch der Morphologe die Schwierigkeiten des Homologiebegriffs mit Recht nicht los und damit berühren wir den Gegensatz zwischen der deskriptiven und der experimentellen Methodik. Es steckt in der vergleichend-anatomischen und -embryologischen Betrachtung eine statische und mosaikmäßige Denkweise. So denkt der Morphologe, wenn er die Gliedmaßen der höheren Wirbeltiere als homologe Bildungen vergleicht, in erster Linie an ihre ausgebildete verschiedene Form, ferner, daß diese Gliedmaßen als erste embryonale Anlagen einander morphologisch verblüffend gleichen, aber weniger daran, daß diese vorher noch eine labile Zellmasse sind, deren Struktur und Determination nur schrittweise irreversibel werden. Und erst recht entstehen Schwierigkeiten, wenn wir die homologen Organanlagen bis ins Eistadium zurück verfolgen wollen, in ein Stadium von Mikrostrukturen ganz anderer Stufe. Die Morphologen können mit Recht sagen: Das wollen wir auch gar nicht, wir wollen uns an die morphologisch sichtbaren Gebilde halten. Das ist begriffsgemäß richtig, nimmt dann aber nicht Rücksicht auf die Tatsache, daß bei stammesgeschichtlichen Vorgängen infolge von Abänderungen des Erbgutes vom Ei und Embryo neue Entwicklungswege eingeschlagen werden. Damit ergibt sich, abgesehen vom genetischen Gesichtspunkt, die Notwendigkeit einer entwicklungsphysiologischen Betrachtung, damit die Berechtigung, ihre experimentellen Ergebnisse zu verwerten.[7] Läßt sich doch die Stammesgeschichte der Organismen mit Recht als das größte experimentelle Abenteuer bezeichnen.

---

[6] Die in unserem Material berührte Frage, ob die Schmelzorgane bei der Zahnbildung sowohl ektodermaler wie entodermaler Herkunft sein können, scheint mir entgegen den Argumenten von STEINER (1954, S. 8, Anmerkung) klar entschieden. Hiefür sprechen nicht nur die Befunde DE BEER's, sondern auch diejenigen WAGNER's (1948). Die Grenze zwischen den beiden Keimblättern in der Mundhöhle wird in einem bestimmten Stadium, in dem die Zellen der Mundwand noch Dotterschollen enthalten und zugleich die ersten Anlagen von Schmelzorganen auftreten, durch die verschiedene Größe der Dotterschollen deutlich bezeichnet. In diesem Stadium entstehen Schmelzorgane zu beiden Seiten dieser Grenze in ungestörter Lagerung und enthalten in ihren Zellen die entsprechend verschieden großen Dotterkörner.

[7] In zwei früheren Aufsätzen (1950, 1952), die sich mit der entwicklungsphysiologischen Seite des Homologieproblems beschäftigen, habe ich den Terminus homolog auf Fälle beschränkt, in denen es sich um morphologisch sichtbares äquivalentes Material handelt, den Ausdruck homodynam aber verwendet, wenn es sich um entwicklungsphysiologische Äquivalenz handelt (1952, S. 287). Es soll damit die entwicklungsphysiologische und die vergleichend-morphologische Betrachtung klarer geschie-

1915 hat SPEMANN unter dem Eindruck seiner Experimente an Amphibien in einer theoretischen Studie die damals recht ketzerischen Zeilen geschrieben: «Es scheint, daß der Homologiebegriff ... sich unter unseren Händen auflöst, wenn wir auf kausalem Gebiet mit ihm arbeiten wollen, ... weil die Entwicklung (gemeint ist die Embryonalentwicklung) in anderer Weise verläuft, als man sich, wohl halb unbewußt bei der ersten Aufstellung und späteren Handhabung des (Homologie-) Begriffs dachte» (l. c. S. 83/84). Ferner: ein Organ «hängt nicht direkt durch seine Anlage mit dem homologen Organ eines näheren oder entfernteren Vorfahren zusammen, sondern nur ganz indirekt, fast möchte man ... sagen, nur ideell durch die allgemeine Potenz des Keimes, dieses Organ zu bilden und durch seine weitere Fähigkeit, es gerade an der homologen Stelle zu bilden» (l. c. S. 83 f.).

Nach REMANE (1952, S. 75) war diese Auffassung «ein bedeutender Irrweg, der weit vom Ziele abführt». SPEMANN habe den Fehler begangen, «eine ontogenetische Homologiedefinition als bindend zu erachten» und SÖDERSTRÖM (1925) schreibt dazu, er habe «ein kleines recht gut eingerichtetes phylogenetisches Laboratorium». An der Türe stehe: «Eintritt für Experimentalzoologen strengstens verboten!»

Inzwischen sind 40 Jahre experimenteller Forschung vorübergegangen. Es hat sich ein viel größeres entwicklungsphysiologisches Material angesammelt. Dies fordert dazu auf, die Bedeutung entwicklungsphysiologischer Ergebnisse für stammesgeschichtliche Vorgänge erneut zu würdigen. Ich möchte dies im folgenden, allerdings nur Stichwortmäßig, versuchen.

1. Xenoplastische artfremde Vertretbarkeit

Auf Einzelbeispiele brauche ich nach den Darlegungen des Abschnittes I nicht mehr einzugehen. Es sei lediglich festgehalten, daß das Anurenmesektoderm in Vertretung von Tritonmesektoderm wirtsspezifisch an der Bildung von Molchorganen teilnehmen kann, die bei den Anuren überhaupt nicht ausgebildet werden. Dieses xenoplastisch sich vertretende Material läßt also über die Ordnungsgrenze hinweg spezifische Entwicklungsgemeinsamkeiten erkennen. Ich sehe in diesem Nachweis — wenn wir uns überhaupt auf stammesgeschichtliche Fragen

---

den werden. Dies ist auch von STEINER (1954, S. 7) und soviel ich sehe von HOLTFRETER und HAMBURGER (1955, S. 265) anerkannt worden. Ich habe jedoch in der vorliegenden Übersicht zu Gunsten der Einfachheit auf diese Unterscheidung verzichtet.

einlassen wollen — eines der wichtigsten Ergebnisse der xenoplastischen Transplantation. Es handelt sich dabei, wie RENSCH (1954, S. 260, 262) hervorhebt, um «archallaktische» Veränderungen. Sie betreffen frühe Stadien der Organentwicklung und spielen (RENSCH) in der Phylogenie eine bedeutende Rolle. Ähnliches gilt für die von RENSCH als Deviation bezeichneten stammesgeschichtlichen Abänderungen, die sich auf mittlere Ontogenese-Stadien beziehen. Die xenoplastischen Vertretbarkeiten gehen aber über die von RENSCH erwähnten Fälle hinaus (vgl. RENSCH l. c., S. 265), indem sie qualitative Abänderungen betreffen und nicht nur quantitative.

2. Heterochronie

Durch die Entwicklung von Triton-Schmelzorganen wird die Realisierung der Potenzen für die Bildung der Zahnpapillen, die bei den Anuren erst mit der Metamorphose fällig wäre, in die junge Larve vorverlegt. Es ist bekannt, daß zeitliche Änderungen in der Realisierung normaler Potenzen stammesgeschichtlich eine bedeutende Rolle spielen (DE BEER 1951, p. 88 ff., RENSCH 1954, p. 265). Auch bei der Entwicklung des neotenischen Männchens von *Bonellia* haben ontogenetische Heterochronien, in diesem Fall Entwicklungsbeschleunigungen, stammesgeschichtlich eine Rolle gespielt (vgl. unter 6).

3. Polytope Organentwicklungen

REMANE mißt unter den Homologiebeweisen dem Kriterium der Lagegleichheit eine hervorragende Bedeutung zu. Doch weist auch er auf die Grenzen hin, die diesem Kriterium gesetzt sind. «Berühmt für Lageungleichheiten homologer Organe ist der Tierstamm der *Plathelminthes*, in dem die einzelnen Organe in enorm verschiedenen Lagebeziehungen auftreten können» (1952, p. 39). Die Anwendung dieses Kriteriums wird dadurch erschwert (wenn man die Homologisierung nicht prinzipiell auf die endgültigen Organanlagen beschränken will), daß sich viele Organanlagen «polytop» aus getrennten Organbereichen entwickeln.

In unserem Beispiel der Zahnbildung liegt nur das Material für die Schmelzorgane von Anfang an im Mundbereich selbst, wo sich die Zähne entwickeln, dasjenige der Zahnpapille (der Odontoblasten) aber wandert vom Rücken her in den Mundbereich ein. Die gleiche Wanderung vollzieht das Zellmaterial des ganzen Viszeralskeletts. Auch bei der

Augenbildung treten Augenbecher und Linse bekanntlich erst sekundär aus verschiedenen Bereichen durch gesetzmäßige Gewebeverschiebungen zu einer Einheit zusammen. Solche gesetzmäßige Zellwanderungen sind ein wesentlicher Bestandteil der Embryonalentwicklung. Man könnte bildlich den Embryo in der organbildenden Phase einem ungeheuer zellenreichen Heerlager vergleichen, in dem sich zahlreiche später sichtbare Einheiten erst in komplizierten Märschen und Formationsänderungen zusammenfinden müssen. Die damit für die Homologisierung gegebene Schwierigkeit liegt gerade darin, daß wir in solchen Fällen nicht mehr geschlossene Organanlagen vergleichen können, sondern große Embryonalbereiche in Vergleich setzen müssen.

4. Die Heterotopie der Induktionsbereiche

Der polytope Charakter vieler Organentwicklungen wird durch die Heterotopie der Induktionsbereiche weiter gesteigert. Daß Induktionsvorgänge in der Embryonalentwicklung eine entscheidende Rolle spielen, bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung. Dabei stehen die Induktionsbereiche topographisch in enger Beziehung zu den organbildenden Bezirken selbst, die der Induktion bedürfen. Sie sind Nachbarbereiche und damit gegenüber dem Organbereich selbst heterotop. Das klassische Beispiel ist die Induktion des Neuralrohrs durch das unterlagernde präsumptive Chordamesoderm und Kopfentoderm. Ein spezielleres Beispiel war in unserer Darlegung die Induktion des Musters der Hornorgane im Mundbereich der Kaulquappe durch das unterlagernde Mesektoderm. Die Beispiele ließen sich beliebig vermehren und finden sich nicht nur bei Wirbeltieren.

Das Wesentliche ist: Da die Induktionsbereiche außerhalb des organbildenden Materials selbst (als dessen Induktor sie wirken) liegen, fallen sie auch für die Homologisierung nicht direkt in Betracht. Und doch gehören sie zum bedingenden, auch stammesgeschichtlich beteiligten Faktorensystem. Wir kommen hier von Neuem zu der Schwierigkeit, daß die Homologisierung, wenn sie die Organbildung wirklich erfassen will, sich auf das Keimganze, oder gemischte, d. h. nur stückweise homologe Keimbereiche beziehen muß. Dann wird sie in der Tat entsprechend dem SPEMANN'schen Satz «durch die allgemeine Potenz des Keimes» gegeben (1915, S. 83). Die morphologische Homologisierung der einzelnen Organe verliert dabei nicht an Wert, wohl aber als stammesgeschichtliches Mittel für den stammesgeschichtlichen Prozeß an Schärfe.

Es ist wesentlich für die stammesgeschichtliche Einschätzung der Induktionsbereiche und der von ihnen ausgeübten organauslösenden Wirkungen, daß sie transspezifischen Charakter haben. Ein Fisch-Urdarmdach kann auch ein Frosch-Neuralrohr induzieren. Gilt diese Überordnung für die Induktionswirkung, so haben allerdings die Induktionsbereiche je nach Gruppe ihre besondere topographische Dimension. Sie gehören damit gleichzeitig zu einem stammesgeschichtlich übergeordneten und doch für die Gruppe spezifischen System.

5. Teilhomologien

Polytope Organentwicklungen und die Heterotopie der Induktoren lassen voraussehen, daß bestimmte Homologisierungen sehr oft nur für Organteile gelten werden, und einen anderen Grad haben für diejenigen Teile, deren Entwicklung einer stammesgeschichtlichen Veränderung unterlag, während die übrigen Anteile nicht oder nur wenig verändert stehen blieben. Das stellvertretende Verhalten des Mesektoderms bei der Haftfaden- und Zahnbildung paßt zu diesem Gedankengang.

Auf die Bedeutung von Korrelationen, die für stammesgeschichtliche Neubildungen erhebliche Bedeutung haben können, sei hier lediglich hingewiesen.[8]

6. Neukombination vorhandener Potenzen

Anhangsweise sei als gutes Beispiel für die Bildung eines neuen Organs auf Grund schon vorhandener Potenzen die Entstehung des Samenschlauches beim neotenischen Männchen der *Bonellia* dargelegt (BALTZER 1925, 1934). Obschon die Grundlagen zur Interpretation rein morphologisch sind, handelt es sich bei der Entstehung des männlichen Typus bei *Bonellia* doch nahezu um ein stammesgeschichtliches Naturexperiment, das innerhalb der Gattung, aber in einem das übliche weit überschreitenden Rahmen vor sich gegangen ist. Bei der Entwicklung des Samenschlauches werden offenbar die Potenzen für Vorderdarmentwicklung und Nierentrichterbildung zu einem mit Coelomtrichter versehenen Sack kombiniert.

Das erwachsene Weibchen hat einen bis ungefähr 5 cm langen sackförmigen Rumpf und einen bis 1 m langen Rüssel, der dem kurzen Kopf-

---

[8] Diskussionsbemerkung von Kollegen F. E. LEHMANN. Vgl. auch RENSCH, l. c. S. 261 ff.

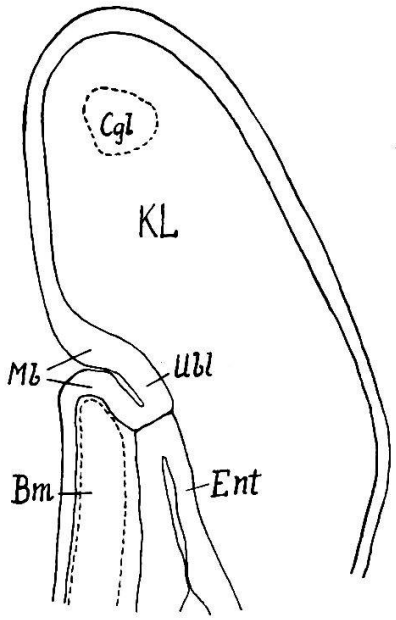

Abb. 6 *Bonellia viridis.* Junge weibliche Larve (Sagittalschnitt) mit den beiden Vorderdarmanlagen: der Mundbucht (Mb) und dem Urmundbläschen (Ubl), letzteres schon im Kontakt mit dem entodermalen Darm (Ent). Die beiden Vorderdarmanlagen liegen im Schlundring dicht vor dem Vorderende des Bauchmarks (Bm). Der cerebrale Schlundringteil ist verlängert und weiter vorn quer getroffen (Cgl). Nach BALTZER 1925.

lappen der Anneliden entspricht. Am Grunde des Rüssels liegt der Mund. Nur das Weibchen hat die typische Echiuridenorganisation, die in anderen Gattungen bei beiden Geschlechtern verwirklicht ist. Das Männchen aber ist ein nur wenige Millimeter langes mundloses Würmchen ohne aktive eigene Ernährung. Trotz des starken Geschlechtsdimorphismus läßt sich, worauf hier nicht eingegangen sei, die männliche Organisation fast vollkommen mit der weiblichen Organisation homologisieren. Daß dabei der männliche Typus der abgeleitete ist, steht außer Zweifel. Das für Bonellia und die Echiuriden überhaupt neue Organ, der Samenschlauch, dient als Reservoir für die Spermien, die im Coelom gebildet werden. Sein Sack und Ausführungsgang (Abb. 7) entwickelt sich dabei aus den zwei Anlagen, die beim Weibchen (Abb. 6) die Mundbucht und den Vorderdarm liefern. Der (mesodermale) Coelomtrichter aber, durch den die Spermien aus dem Coelom aufgenommen werden, steht dem Typus eines Nierentrichters nahe, wie er bei den Exkretionsorganen des Männchens selbst, sowie den Exkretionsorganen und Gonodukten beim Weibchen an verschiedenen Orten des Körpers ausgebildet wird. In Intersexen kann der Sackabschnitt des Samenschlauches noch deutlichen

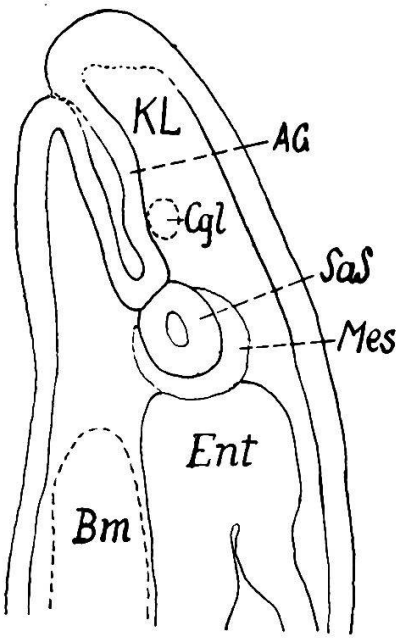

Abb. 7 *Bonellie viridis.* Junge männliche Larve (Sagittalschnitt) mit den drei Anlagen des Samenschlauches: 1. dem Ausführungsgang (AG), der der weiblichen Mundbucht entspricht, 2. dem Samensack (SaS), der dem Urmundbläschen entspricht und dessen charakteristischen Kontakt mit dem entodermalen Darm (Ent) hat, 3. dem noch undeutlichen Material der Trichteranlage (Mes). Wahrscheinlich wird die Bildung des Trichters von (1) oder (2) induziert. Die Lage der Samenschlauchanlagen im Schlundring (Bm, Cgl) ist derjenigen der Vorderdarmanlagen im Weibchen homolog. Die terminale Lage der Samenschlauchmündung erklärt sich durch die Verkürzung des Kopflappenteiles (KL) in der männlichen Entwicklung. Nach BALTZER 1925.

Vorderdarmcharakter haben. So ist durchaus wahrscheinlich, daß die Potenz «mesodermaler Trichter» in der stammesgeschlichtlichen Entwicklung des Männchens zusammen mit den Potenzen «Vorderdarmanlagen» neue Verwendung, eben als Samenschlauch, gefunden hat. Unerklärt bleibt, auf Grund welcher Faktoren die beiden Potenzen «zusammengekommen» sind.

Literatur

BALTZER, F. (1925): Untersuchungen über die Entwicklung und Geschlechtsbestimmung der Bonellia. Pubbl. Staz. Zool. Napoli VI, p. 223.

— (1934): Echiurida. Handbuch der Zoologie (Kükenthal), II. Band, 2. Hälfte. Vermes. Polymera, S. 63—168.

— (1950): Chimären und Merogone bei Amphibien. Rev. Suisse Zool. 57, Suppl. No. 1, p. 93—111.

— (1952): Experimentelle Beiträge zur Frage der Homologie. Experientia 8, S. 285 bis 297 (Zusammenfassung).

DE BEER, G. R. (1951): Embryos and Ancestors. Revised edition, Oxford, Clarendon Press.

CHEN, P. S. (1952): Experimental studies on the induction of the sucker in Bombinator pachypus (Homoplastic and Xenoplastic Transplantations). Roux' Archiv 145, S. 462—496.

— (1955a): Xenoplastische Transplantationen des Chorda- und Myotommaterials zwischen Triton alpestris und Bombinator pachypus im Gastrula- und Neurulastadium. Roux' Archiv 147, S. 634—86.

— (1955b): Tierchimären und ihre Bedeutung in der Entwicklungsforschung. Vierteljahrsschrift der Natf. Ges. Zürich, Band C, S. 232—254.

CHEN, P. S., und BALTZER, F. (1954): Chimärische Haftfäden nach xenoplastischem Ektodermaustausch zwischen Triton und Bombinator. Roux' Archiv 147, 214—258.

DURANTE, M. (1953): Comportamento degli abbozzi delle branche e dell'ottocisti nei trapianti xenoplastici di anfibi. Rivista di Biologia XLV, p. 279—312.

— (1955): Combinazioni xenoplastiche di foglietti embrionali di anfibi. Rivista di Biologia XLVII, p. 419—438.

EKMAN, G. (1922): Neue experimentelle Beiträge zur frühesten Entwicklung der Kiemenregion und Vorderextremität der Anuren. Soc. Sc. Fennica. Commentationes Biologicae I. 3., S. 1—96.

EYMANN, H. (1957): Weitere Untersuchungen an xenoplastischen Neuralchimären von Triton und Bombinator. Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. 149, S. 267—332.

GOETTE, A. (1875): Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig.

HENZEN, W. (1957): Transplantationen zur entwicklungsphysiologischen Analyse der larvalen Mundorgane bei Bombinator und Triton. Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. 149, S. 387—442.

HOLTFRETER, J. (1935): Über das Verhalten von Anurenektoderm in Urodelenkeimen. Roux' Archiv 133, S. 427—494.

HOLTFRETER, J., and HAMBURGER, V. (1955): Embryogenesis: Progressive Differentiation. In: Analysis of development (Willier, Weiss, Hamburger), Saunders, p. 230.

HÖRSTADIUS, S. (1950): The neural crest. Oxford Univ. Press.

LEHMANN, F. E. (1938): Die morphologische Rekapitulation des Grundplans bei Wirbeltierembryonen und ihre entwicklungsphysiologische Bedeutung. Vierteljahrsschrift Natf. Ges. Zürich LXXXIII (Festschrift Karl Hescheler).

NEEDHAM, J. (1950): Biochemistry and Morphogenesis. Cambridge Univ. Press.

REMANE, A. (1952): Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, Verlagsgesellschaft.

RENSCH, B. (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Zweite Auflage. Enke, Stuttgart.

ROTMANN, E. (1935): Reiz und Reizbeantwortung in der Amphibienentwicklung. Verh. D. Zool. Ges., S. 76—83.

SCHOTTÉ, O. E., and EDDS. MAC V. (1940): Xenoplastic induction of Rana pipiens adhesiv discs on balances site of Amblystoma punctatum. J. exper. Zool. 84, p. 199.

SÖDERSTRÖM, A. (1925): Homologie, Homogenie und Homoplasie. Upsala.

SPEMANN, H. (1915): Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Kultur der Gegenwart (Hinneberg). Allgemeine Biologie, S. 63—86. B. G. Teubner.

— (1936): Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. Springer, Berlin.

SPEMANN, H., und SCHOTTÉ, O. (1932): Über xenoplastische Transplantation als Mittel zur Analyse der embryonalen Induktion. Naturwissenschaften 20, S. 463—467.

STEINER, H. (1954): Die Bedeutung des Homologiebegriffes für die Biologie. Vierteljahresschrift Natf. Ges. Zürich IC Bd., S. 1—19.

WAGNER, G. (1949): Die Bedeutung der Neuralleiste für die Kopfgestaltung der Amphibienlarven. Rev. Suisse Zool. 56, p. 519—620.

— (1955): Chimärische Zahnanlagen aus Triton-Schmelzorgan und Bombinator-Papille. J. Embryol. and exper. Morph. 3, p. 160—188.

(Manuskript eingegangen am 12. Februar 1957)