

## Experimentelle Beiträge zur Frage der Homologie<sup>1</sup>

*Xenoplastische Transplantationen bei Amphibien*

Von F. BALTZER<sup>2</sup>, Bern

Für die Erklärung der stammesgeschichtlichen Entwicklung werden je nach dem Standpunkt des Forschers verschiedene Faktoren in Anspruch genommen. Die grundlegende Voraussetzung ist dabei dieselbe und durch eine ausserordentliche Fülle fossilen Materials gegeben: - dass sich die heutigen Formen aus früheren, andersartigen und diese noch früher aus wieder anderen Formen entwickelt haben. Ist dies unbestritten, so ist doch schon die Frage kontrovers, welche *heute* beobachtbaren Veränderungen auf diese Stammesgeschichte im grossen übertragen werden können. Den Anhängern der Mutationslehre genügen die von den Genetikern festgestellten Mutanten. Zahlreiche kleine Mutationsschritte sollen sich zu grossen und systematisch fundamentalen Unterschieden summieren und kombinieren können - eine Anschauung, die um so theoretischer wird, je grössere stammesgeschichtliche Umwandlungen wir betrachten, wie etwa die Entfaltung der Wirbeltiergruppen.

Anderen Forschern scheint dieser Weg ungangbar. Man lese neuerdings VANDEL<sup>3</sup>: «La réalité de la mutation est hors de question; son importance en génétique incontestable. Sans les mutations, la génétique n'existerait pas... Mais hérédité et évolution ne se confondent point, et apparaissent bien plutôt comme les deux tendances opposées du vivant: la stabilité et le changement. On est en droit de se demander si la mutation correspond effectivement à la variation évolutive.»

Ein zweites Problem wird dadurch gestellt, dass die Organismen in ihrem Bau und ihrem Verhalten an ihre Umwelt angepasst sind. Die Erklärung dieser Tatsache wird von den einen Forschern in der Selektion des Passendsten gesehen - in dieser Richtung bewegt sich das bekannte Buch HUXLEYS<sup>4</sup>. Oder es wird die Ortho-

genese stärker betont, wie von CUÉNOT<sup>1</sup>: «De même que l'ontogenèse est préparante du futur de l'individu, les orthogenèses sont préparantes du futur des lignées.» Die Ausgangstypen von Stammreihen sollen ein «potentiel évolutif» haben.

Gegenüber diesen Unsicherheiten sind sich andererseits wohl alle Forscher wenigstens in einer grundsätzlichen Richtung einig: Man betrachtet heute die Evolution *primär* nicht mehr als eine Evolution der erwachsenen Formen wie zur Zeit der Formulierung des «biogenetischen Grundgesetzes» durch HAECKEL, sondern als eine Evolution der *Keimzellen*. Wenn *diese* von primären Veränderungen betroffen werden, gleichgültig aus welchen Ursachen, ändern sich als Folge die Faktoren der Embryonalentwicklung. Damit entstehen abgeänderte Embryonalstadien bis hinauf zu einer abgeänderten, erwachsenen Form.

Von dieser allgemein angenommenen Grundlage aus gehört die entwicklungsphysiologische Betrachtung neben der Genetik als zentraler Teil in den Rahmen des Evolutionsproblems hinein, eine Forderung, die schon vor 60 Jahren von W. ROUX<sup>2</sup> ausgesprochen wurde, damals aber nur ein Postulat sein konnte.

Wir müssen hier kurz die Gesichtspunkte der beschreibenden und der experimentellen Methode einander gegenüberstellen. Seit rund 120 Jahren hat die deskriptive vergleichende Entwicklungsgeschichte an stammesgeschichtlichen Problemen mitgewirkt. Sie hatte zusammen mit der vergleichenden Anatomie grundlegende morphologische Prinzipien ausgearbeitet, dasjenige der Homologie und der Typenähnlichkeit, und sie mit dem Gedanken der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft verbunden. Dabei bildet der Nachweis von Homologien das Tatsachenmaterial, die Postulierung der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft die aus ihnen folgende Deutung.

Ogleich der Begriff der Homologie einen Angelpunkt bildet, herrscht doch über seine Definition eine erhebliche Unsicherheit (vgl. HAAS und SIMPSON<sup>3</sup>).

<sup>1</sup> Mit Unterstützung der Stiftung Dr. J. de Giacomini der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft und der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der bernischen Hochschule. Der Verfasser möchte beiden Stiftungen für ihre tatkräftige Hilfe den besten Dank aussprechen und dankt zugleich seinen Mitarbeitern G. ANDRES, H. ROTH, G. WAGNER und P. S. CHEN.

<sup>2</sup> Zoologisches Institut der Universität Bern.

<sup>3</sup> A. VANDEL, *Analyse de quelques tendances de l'évolutionisme contemporain*, Revue scientifique, N° 3309 (Les Editions de la Revue scientifique, Paris, 1951).

<sup>4</sup> J. HUXLEY, *Evolution, the modern synthesis* (George Allen & Unwin, London, 1945).

<sup>1</sup> L. CUÉNOT, *L'évolution biologique* (Masson, Paris 1951), S. 537.

<sup>2</sup> W. ROUX, *Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik*, Ges. Abh. Bd. 2, Nr. 15 (Engelmann, Leipzig 1895). Auch in MERKEL-BONNET, *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, Bd. II, Bergmann, Wiesbaden 1892).

<sup>3</sup> O. HAAS und G. G. SIMPSON, *Proc. Amer. Philos. Soc.* 90, 319 (1946).

Wir definieren hier: Homologe Organe entstehen aus gleichwertigen «typisch ähnlichen», morphologisch sichtbaren Anlagen; sie sind äquivalent in ihrem Bauplan und ihrer topographischen Beziehung zu den anderen Körperbereichen. Diese Ähnlichkeit ist vor allem für die embryonale Entwicklung zu fordern. Sie braucht nicht bis zum Erwachsenenstand bestehen zu bleiben. So hat das Skelett der vorderen Gliedmassen aller höheren Wirbeltiere den gleichen homologen Bauplan, handle es sich nun um das Vorderbein eines Hundes oder Pferdes, um den Flügel einer Fledermaus oder eines Vogels, um die Flosse eines Wales oder um den Arm eines Menschen.

Die Deutung, dass homologe Organe auf gleicher Abstammung beruhen, hat eine ausserordentliche Tragweite. Sie bilden damit das Fundament für das natürliche System und sind neben den Befunden der Paläontologie die Grundlage für unsere stammesgeschichtlichen Vorstellungen.

Schon morphologische Untersuchungen haben jedoch zu einer elastischeren Fassung des Homologiebegriffs genötigt. So ist die oben erwähnte Forderung einer gleichen Einordnung homologer Organe und einer gleichen Aufteilung der Gesamtorganisation nur mit Einschränkung zu halten. Ein besonders eindrucksvolles Beispiel sind (nach SEVERTZOFF<sup>1</sup>) die Reptilienarten, bei denen die Gliedmassen verkürzt oder völlig rückgebildet sind und der Körper verlängert ist (wie bei unserer Blindschleiche und bei den Schlangen). Die Zahl der Somiten und damit auch der Wirbel wird auf das 2–3fache vermehrt. Der einzelne Somit und Wirbel hat dann kein genaues Homologon zu den Somiten bei den Ausgangsformen mehr, wohl aber besteht eine Homologie in der Somitengesamtheit und im Prinzip der segmentalen Aufteilung des Mesoderms. CUÉNOT versucht, aber doch wohl unzureichend, diesen Befund entwicklungsphysiologisch zu erklären. «L'augmentation considérable du nombre des vertèbres... résulte d'un changement embryonnaire dans le rythme de la ségmentation du corps<sup>2</sup>.» – Ähnliche Verhältnisse, wenn auch nicht so extrem, finden wir auch bei den beiden Ordnungen der Amphibien, mit denen wir uns im folgenden näher beschäftigen werden. Die Urodelen mit zahlreichen und die Anuren mit wenigen Segmenten sind nicht Segment für Segment vergleichbar.

Wir begegnen tieferen und grundsätzlichen Schwierigkeiten, wenn wir den Homologiebegriff entwicklungsphysiologisch-genetisch zu fassen versuchen. Sie liegen schon in der oben wiedergegebenen Anschauung, wonach die Keimzellen und nicht die erwachsenen Formen die primären Träger der Stammesgeschichte sind. Sie steigern sich weiter, wenn wir die Embryonalentwicklung als Trägerin von Homologien nicht nur morphologisch, sondern entwicklungsphysiologisch be-

trachten. Hierauf hat schon SPEMANN 1915<sup>1</sup> in einem auch heute noch aktuellen Aufsatz nachdrücklich hingewiesen. «Es scheint», sagt der Autor, «dass der Homologiebegriff in der Fassung der historischen Periode sich unter unseren Händen auflöst, wenn wir auf kausalem Gebiet mit ihm arbeiten wollen.»

Im folgenden soll dieses Problem, das nicht nur Homologie und Stammesgeschichte, sondern gleichzeitig auch das Verhältnis der vergleichend-morphologischen und der entwicklungsphysiologischen Betrachtungsweise berührt, auf Grund experimenteller Ergebnisse untersucht werden.

\*

Bei sehr ähnlicher morphologischer Entwicklung sind naturgemäss auch ähnliche entwicklungsphysiologische Verhältnisse zu erwarten. Bei divergenter Entwicklung verwandter Formen aber stellt sich die Frage, in welchem Grade auch entsprechend geänderte entwicklungsphysiologische Systeme vorausgehen. Ein Weg, diese Frage der Lösung näher zu führen, ist die *xenoplastische Transplantation*. Bei diesem Experiment werden Keimbereiche von systematisch und morphologisch stark verschiedenen Arten mit divergenter Entwicklung zu einer Einheit, einer «Chimäre» kombiniert, und diese wird in ihrer weiteren Entwicklung verfolgt. Naturgemäss kommen hiefür nur Gruppen in Frage, bei denen sich überhaupt xenoplastisch transplantieren lässt, also vor allem die Amphibien. Man kann relativ leicht Material von Anurenkeimen in Urodelenkeime überpflanzen und umgekehrt und diese «Ordnungschimären» auch bis zu Larven weiterzüchten.

Im folgenden sind die Experimente dieser Art, die wir hier in Bern seit zahlreichen Jahren ausführten, in den Vordergrund gestellt. Es ist kaum nötig, hinzuzufügen, dass Arbeiten anderer Autoren vorausgegangen sind. (HARRISON<sup>2</sup>, MANGOLD<sup>3</sup>, SPEMANN-SCHOTTÉ<sup>4</sup>, SPEMANN<sup>5</sup>, HOLTFRETER<sup>6</sup>, ROTMANN<sup>7</sup>, OPPENHEIMER<sup>8</sup>).

Solche xenoplastische Kombinationen haben zunächst auch ohne den Gesichtspunkt der Homologie ihren grossen entwicklungsphysiologischen Wert und können tiefer in die kausale Analyse der embryonalen Entwicklung der Amphibien hineinführen als homoplastische Kombinationen. Sie lassen aber experimen-

<sup>1</sup> H. SPEMANN, *Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie* (in «Kultur der Gegenwart», hg. v. P. HINNEBERG, Bd. I. *Allgemeine Biologie* (B. G. TEUBNER, Leipzig 1915), S. 63, 84.

<sup>2</sup> R. G. HARRISON, *Heteroplastic grafting in Embryology*, The Harvey lectures, 1933/34, S. 116. – Ferner: J. exp. Zool. 41, 349 (1925).

<sup>3</sup> O. MANGOLD, *Naturwissenschaften* 19, 905 (1931); 37, 365 (1950).

<sup>4</sup> H. SPEMANN und O. SCHOTTÉ, *Naturwissenschaften* 20, 463 (1932).

<sup>5</sup> H. SPEMANN, *Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung* (J. Springer, Berlin 1936).

<sup>6</sup> J. HOLTFRETER, *Roux' Arch.* 133, 367 und 427 (1935).

<sup>7</sup> E. ROTMANN, *Decheniana* (Bonn) 100 B, 51 (1941); ferner: Verh. dtsh. Zool. Ges. 1935, 76.

<sup>8</sup> J. M. OPPENHEIMER, *Proc. Soc. exp. Biol. Med.* 34, 461 (1936). Ferner: J. exp. Zool. 80, 391 (1939).

<sup>1</sup> A. N. SEVERTZOFF, *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution* (G. Fischer, Jena 1931).

<sup>2</sup> L. CUÉNOT, *L'évolution biologique* (Masson, Paris 1951), S. 48.

tell auch stammesgeschichtliche Beziehungen erkennen, indem sie uns zeigen, in welchem Grade in der Herkunft eines Organs allgemeine und spezialisierte Anteile enthalten sind.

Als Material für unsere Transplantationen dienten die jungen Keime der Unke (*Bombinator*) und des Molches (*Triton*). Die Larven dieser beiden Formen sind sich in einer Reihe von Organen recht ähnlich (Gehirn, Rückenmark, Auge, Labyrinth), in anderen stark verschieden (Haftorgane, Somitenzahl). Wieder andere Organe kommen nur im einen Larventypus vor (Hornplatten als Rasselapparat bei Anurenlarven, echte Zähne bei Tritonlarven). Damit hat auch die embryonale Xenoplastik mannigfaltige Möglichkeiten:

1. Es kann das Material zu Organen verpflanzt werden, die sich in beiden Partnern ähnlich entwickeln, deren Homologie damit ausser Frage steht. Die wesentliche Divergenz liegt dann vor allem in Unterschieden des Wachstums, der Gewebemenge und der Arealgrößen. Als besonders schönen Fall dieser Art, bei dem das fremde Organ auch zur typischen Funktion kommt, sollen hier *xenoplastische Labyrinth* betrachtet werden.

2. Es kann andererseits das Material für Organe ausgetauscht werden, die zwar in beiden Vertretern vorhanden sind, sich aber bei den beiden Arten doch so verschieden entwickeln, dass eine Homologie zweifelhaft ist. Ein solches Beispiel werden wir bei den larvalen *Haftorganen* und *einzelnen Teilen des Viszeralskeletts* finden.

3. Endlich kann das Material für Organe transplantiert werden, die im fremden Partner überhaupt kein Äquivalent haben. Ein Beispiel sind die Hornplatten in dem berühmten Experiment von SPemann-SCHOTTÉ<sup>1</sup>. Wenn sich solche Organe xenoplastisch im fremden Wirt entwickeln, stellt sich die Frage, in welchem Grad auch sie hier Wirtshilfe erhalten haben. Damit wird auch hier das Problem der Homologie (besser: der Homodynamie) berührt, obgleich eine Homologie im morphologischen Sinn überhaupt nicht vorhanden ist.

Die Analyse macht einige schärfere begriffliche Bezeichnungen notwendig. Wir werden den Terminus homolog dort brauchen, wo es sich um *morphologisch sichtbares äquivalentes Material* handelt. Dagegen bezeichnen wir eine *entwicklungsphysiologische* und als solche unsichtbare Äquivalenz als *Homodynamie* (vgl. BALTZER<sup>2</sup>). Dabei ist nicht zu verkennen, dass es Übergänge gibt: Es kann ein Gewebe der Urodelen- und Anurenentwicklung zuerst als homodynamer Induktor, dann aber als homologes organbildendes Material äquivalent sein.

Eine zweite Präzisierung betrifft einige entwick-

lungsphysiologische Ausdrücke. Ein Beispiel mag zur Erklärung genügen:

Wenn ein noch nicht determiniertes Stück Bauchektoderm der jungen Bombinatorgastrula in den Kopfnuralwulst einer Tritonneurula gesetzt wird (wie in Abb. 1b, BoJ, dorsaler Teil), so wird dieses Xenoplatat *ortsgemäss* auch zu Neuralwulst determiniert. Es wandert als solches in den Bereich des später zu bildenden Viszeralskeletts des Wirtes und nimmt an der Bildung von dessen Viszeralskelett teil. Es verhält sich damit *wirtsgemäss*. Zugleich aber entwickelt es *artbegrenzt* die Formcharaktere des Viszeralskeletts von *Bombinator*.

\*

1. *Xenoplastische Labyrinth* (G. ANDRES<sup>1</sup>). Die Darstellung sei hier auf einen Hauptversuch beschränkt, der in Abbildung 1 schematisch wiedergegeben ist. Der Autor hat nicht unterlagertes Ektoderm der Bombinatorgastrula in den seitlichen vorderen Kopfbereich der Tritonneurula verpflanzt, wo später das Labyrinth gebildet wird (Abb. 1a und 1b, BoJ). In der Gastrula ist dieses Organ noch nicht vorhanden und auch noch nicht determiniert. Dies geschieht erst im Neurulastadium, wobei mehrere benachbarte Kopfbereiche als Induktoren wirken (Kopfdarm, Nachhirn, Mesektoderm). Die Einzelheiten der Induktion sollen uns hier nicht beschäftigen.

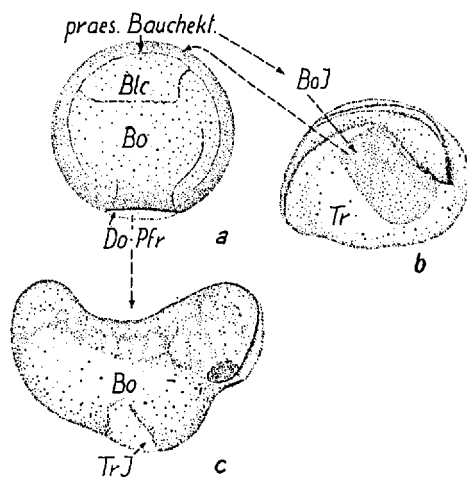


Abb. 1. Experiment von G. ANDRES (Genetica 24, Abb. 1 [1949]), zur Entwicklung von Bombinatorlabyrinth in Triton. Erklärung im Text.

a Junge Bombinatorgastrula (Spender). – b Tritonneurula mit Bombinatorimplantat, 6 Stunden nach Operation. – c Bombinator-spender mit Tritonimplantat auf der Bauchseite nach 1½ Tagen. Blc Blastocoel, Bo Bombinator, BoJ Bombinatorimplantat, Tr Triton, TrJ Tritonimplantat.

In 106 Versuchen von ANDRES entwickelte sich in 101 Fällen ein Labyrinth, also in 95%. Die xenoplastischen Labyrinth erreichen verschiedene Realisationsgrade (vgl. LEHMANN<sup>2</sup>, ANDRES<sup>3</sup>). Uns sollen hier nur

<sup>1</sup> H. SPemann und O. SCHOTTÉ, Naturwissenschaften 20, 463, (1932).

<sup>2</sup> F. BALTZER, Rev. suisse Zool. 57, 451 (1950); 57, 93 (1950) Supplement.

<sup>1</sup> G. ANDRES, Genetica 24, 1 (1949). – Z. vergl. Physiol. 32, 1 (1950).

<sup>2</sup> F. E. LEHMANN, 8. Jber. Schweiz. Ges. Vererbungsforsch. Arch. Julius-Klaus-Stiftung 23, 568 (1948).

<sup>3</sup> G. ANDRES, 8. Jber. Schweiz. Ges. Vererbungsforsch. Arch. Julius-Klaus-Stiftung 23, 562 (1948).

die optimalen Fälle beschäftigen. Das fremde Material bildet, vom Wirt induziert, am richtigen Ort ein vollständiges Sinnesorgan aus. Dieses hat in allen Einzelheiten Bombinatorereigenschaften. Es wächst auch im Tritonkopf wie im reinen *Bombinator* etwas rascher als das Tritonlabyrinth, wird grösser und differenziert sich etwas schneller (Abb. 2, B-Lab. links, T-Lab. rechts).

Auch späte Entwicklungsvorgänge verlaufen in der xenoplastischen Kombination richtig und normal. Ein Beispiel bildet die Entwicklung der knorpeligen Labyrinthkapsel.

Wenn das häutige Labyrinth seine endgültige larvale Form mit Bogengängen, Utriculus und Sacculus erreicht hat (etwa am zehnten Tag), wird das umliegende Mesoderm zur Bildung einer knorpeligen Kapsel induziert. Die Induktion geht, wie man aus anderen Versuchen weiss, vom häutigen Labyrinth aus. In der Chimäre gehört das häutige Labyrinth *Bombinator*, das umliegende Mesoderm dem Wirt (*Triton*) an. Auch hier wird diese Kapsel in typischer Form und zur richtigen Zeit ausgebildet. Der in Abbildung 2 dargestellte, 17 Tage alte Keim hat auf der linken Seite zu dem normalen xenoplastischen Bombinatorlabyrinth eine typische Tritonknorpelkapsel geliefert. Dabei bildet sich auch an der richtigen Stelle eine typische Fenestra vestibularis.

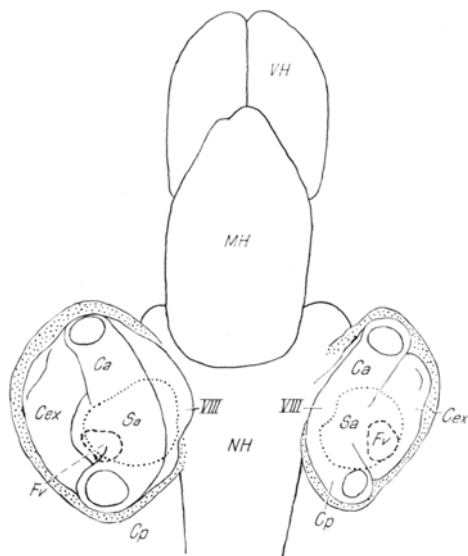


Abb. 2. Gehirn und Labyrinth einer Tritonlarve aus Operation Abbildung 1b. Larve, 17 Tage nach Operation fixiert. Rechts wirt-eigenes Triton-, links xenoplastisches Bombinatorlabyrinth. Um beide haben sich Knorpelkapseln (punktiert mit Vestibularfenster [Fv]) ausgebildet. Ca, Cp, Cex vorderer, hinterer, äusserer Bogengang. VIII Abgang des Labyrinthnervs. Sa Sacculus. VH, MH, NH Vorder-, Mittel- und Nachhirn.

Nach G. ANDRES, *Genetica* 24, Abb. 31 und 32 (1949) kombiniert.

Ebenso wichtig wie die Frage der artbegrenzten und wirtsgemässen Entwicklung ist für uns hier das Problem des Anschlusses der Labyrinthnerven an das Nachhirn des Wirtes. Es bilden sich normale xeno-

plastische Labnerven aus (Abb. 3, R VIII Bo). Die fremden Nervenfasern (Neuriten) von *Bombinator* dringen an der richtigen Stelle in das Nachhirn von *Triton* ein, dort, wo sich das Ausstrahlungsgebiet der Mauthnerschen Riesenzelle befindet (Abb. 3, R VIII Bo, Mz). Das Einstrahlungsbild entspricht demjenigen der nicht operierten Wirtseite. Über die feinere Verbindung sind wir nicht unterrichtet, da keine spezifischen Nervenfärbungen angewandt wurden.

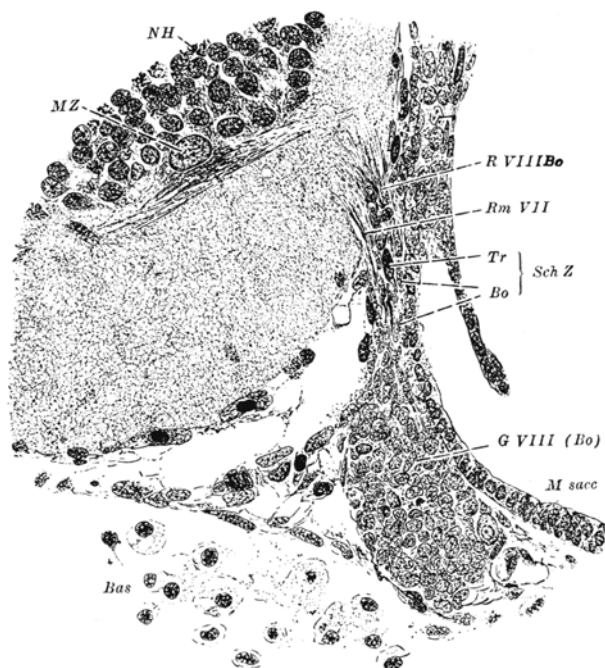


Abb. 3. Ähnliches Labyrinth wie Abbildung 2. Schnitt durch xenoplastisches Labyrinthganglion (G VIII Bo) mit Labyrinthnerv (R VIII Bo). Dieser strahlt in den Bereich der Mauthnerschen Riesenzelle (MZ) des Tritonachhirs (NH) ein. Bas Basalplatte; Msacc Macula Sacculi. R VII N. facialis. Tr-Bo Schz Schwannsche Scheinzellen von *Triton* und *Bombinator*.

Nach G. ANDRES, *Z. vergl. Physiol.* 32, Abb. 2 (1950).

Nach dieser Entwicklung ist zu erwarten, dass die fremden Labyrinth auch sinnesphysiologisch normal mitarbeiten. Diese Erwartung hat sich erfüllt. ANDRES<sup>1</sup> hat 30 Tritonlarven mit einseitigem und 8 Larven mit doppelseitigen Bombinatorlabyrinth bis zu Larven mit funktionierenden Vorderbeinen aufziehen können. Wir wollen hier überwiegend die doppelseitig operierten Tiere betrachten. Sie arbeiten überhaupt nur mit Bombinatorlabyrinth, die an der Stelle der Tritonlabyrinth stehen.

Das entscheidende Stadium tritt bei zwei Wochen alten Larven ein. Intakte normale Tritonlarven fangen in diesem Alter an, kleine Würmchen und Daphnien zu schnappen. Sie brauchen dazu die Vorderbeine als Stützen und zum Vorwärtsschieben des Körpers. Der Körper nimmt dabei die typische horizontale Haltung des Tetrapoden ein, mit Rücken nach oben, Bauch nach unten. Ausserdem schwimmen diese Larven mit

<sup>1</sup> G. ANDRES, *Z. vergl. Physiol.* 32, 1 (1950).

schlängelnden, regelmässigen Bewegungen ziemlich weite Strecken frei durchs Wasser. Bei künstlicher Rotation um die Längsachse zeigen sie eine kompensatorische Bewegung der Vorderbeine entgegen der Rotationsrichtung. Sie rührt von Lagereizen der Utriculus-Otolithe der Labyrinth her (LOEWENSTEIN<sup>1</sup>).

Die Vorderbeine gleichaltriger Bombinatorlarven sind noch in der Kiemenhöhle eingeschlossen und werden überhaupt noch nicht zur Fortbewegung gebraucht. Die Bewegung dieser Larven beruht ausschliesslich auf schlängelnder Bewegung des Körpers, der die verschiedensten Stellungen zur Horizontale und Vertikale einnehmen kann. Oft hängen die Larven mit der Ventralseite nach oben an der Wasseroberfläche.

Gegenüber normalen Larven zeigen labyrinthlose Tritonlarven schwere Bewegungsstörungen. Einseitig labyrinthlose Tiere kippen und rollen bei heftigen Bewegungen nach der labyrinthlosen Seite. Bei doppelseitig labyrinthlosen Tieren beschränken sich die Bewegungen auf ein unkoordiniertes Zappeln. Die statischen Reflexe der Vorderbeine fehlen vollkommen.

Mit diesen labyrinthlosen Larven kontrastieren die Tritonlarven mit einseitig oder beidseitig xenoplastischem Bombinatorlabyrinth in ausserordentlichem Mass. Sie sind in allen ihren Bewegungen und in den statischen Reflexen normal. Ihre Schwimmfähigkeit lässt sich in den guten Fällen nicht von derjenigen normaler Tritonlarven gleichen Stadiums unterscheiden.

Darnach müssen die physiologischen Leistungen der Labyrinth bei *Triton* und *Bombinator* in diesen Stadien bis in Einzelheiten übereinstimmen. Die xenoplastischen Labyrinthnerven müssen die richtigen Nervenzentren im Nachhirn erreicht und dort die feinmorphologischen Verbindungen mit den Wirtsneuronen hergestellt haben. – Die im späteren Stadium eintretende Degeneration der xenoplastischen Labyrinth wird auf Seite 295 kommentiert werden.

Stammesgeschichtlich ist noch folgendes hinzuzufügen: die heutigen Urodelen und Anuren haben sich seit dem Paläozoikum in zwei getrennten Reihen entwickelt. Diese Tatsache ist für die erwachsenen Formen paläontologisch beweisbar. Sie gilt wahrscheinlich auch für die Larvenformen. Trotz dieser uralten Trennung und obgleich die Bewegungsart der beiden Larventypen heute verschieden ist, können sich also die entwicklungsphysiologischen Faktorensysteme und die Funktionen der larvalen Labyrinth gegenseitig vertreten. Die stammesgeschichtliche Auseinanderentwicklung der beiden Amphibienordnungen erfasst also nicht alle Teile der Organisation gleichmässig. Es gibt Anteile, «die in ihrem Wesen unverändert übernommen und weitergegeben werden» (ANDRES<sup>2</sup>, BALTZER<sup>3</sup>).

\*

<sup>1</sup> O. LOEWENSTEIN, Z. vergl. Physiol. 17, 806 (1932).

<sup>2</sup> G. ANDRES, Z. vergl. Physiol. 32, 1 (1950).

<sup>3</sup> F. BALTZER, Verh. Schweiz. naturf. Ges., Versammlung in Sitten 1942, 59.

Als zweite experimentell zu untersuchende Frage war oben formuliert worden: Wie verhält sich die xenoplastische Entwicklung von Organen, die sich bei den reinen Arten so verschieden entwickeln und im fertigen Zustand so verschieden sind, dass für sie *keine oder nur eine zweifelhafte Homologie* besteht? Ein solches Beispiel bietet die Entwicklung der *larvalen Haftorgane*. Sie bestehen bei den Anurenlarven aus einfachen, flachen *Drüsenscheiben* mit einer inneren Schicht gewöhnlicher Epidermiszellen (*EZ*) und einer äusseren Schicht dichtgedrängter hochzylindrischer Drüsenzellen mit klebrigem Sekret (*DZ*). Ihr Bau ist aus Abbildung 9 ersichtlich. (Der in dieser Abbildung dargestellte Tritonkeim besitzt ein Bombinatorimplantat mit typischer Haftscheibe.)

Gegenüber den einfachen Haftscheiben haben die Larven von *Triton* und anderen Urodelen lange, steife Haftschräuche mit klebrigem Ende («Haftfäden», Abb. 5b Hfd und 5c). Ihre Wand wird auch hier aus den bei den Amphibien vorhandenen Epidermisschichten gebildet. Wie bei *Bombinator* werden die Sekretzellen nur von der äusseren Schicht geliefert. Das Innere des Schlauches wird von einem lockeren Gewebe mesektodermaler Herkunft ausgefüllt. Dieses scheidet unter der Epidermis und von dieser induziert, eine Stützmembran (Abb. 5c, *Stm*) aus, die dem Schlauch seine Festigkeit gibt. Lage, Form und Bau des Haftfadens sind aus Abbildung 5b und c ersichtlich, die einer operierten Molchlarve mit intakter linker Wirtsseite zugehören.

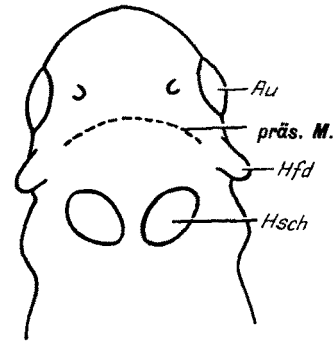


Abb. 4. Kombiniertes Bild zur Darstellung der gegenseitigen Lage der Bombinatorhaftscheibe und des Tritonhaftfadens. *Au* Auge, *Hfd* Haftfaden, *Hsch* Haftscheibe, *präsum. M.* präsumptiver Mundbereich. Weitere Erklärung im Text.

Der Bildungsort der beiden Organe ist deutlich verschieden: Die Drüsenscheiben der Anurenlarven liegen median etwas hinter dem Mund, die Haftschräuche der Urodelenlarven seitlich zwischen Auge und vorderster Kieme. Diese topographische Verschiedenheit ist in Abbildung 4 wiedergegeben. Das Bild stellt eine junge Tritonlarve dar, in die ausser ihrer eigenen Haftfadenanlage (*Hfd*) auch die Haftscheiben (*Hsch*) einer gleichalten Bombinatorlarve hineingezeichnet sind.

Nach Entwicklung, Bildungsort und fertiger Form können die beiden Haftorgane nicht als homolog bezeichnet werden. Die entwicklungsphysiologische Analyse hat aber doch eine Reihe von Gemeinsamkeiten aufgedeckt. Die ersten xenoplastischen Haftscheiben in Tritonlarven erzielten SPEMANN und SCHOTTÉ<sup>1</sup>. Sie transplantierten nicht determiniertes Ektoderm einer jungen Anurengastrula in die zukünftige Mundregion von Tritongastrulen und erhielten dort typische funktionierende Anurenhaftorgane. Das Experiment wurde von anderen Autoren wiederholt. Eine eingehende Analyse hat CHEN<sup>2</sup> vorgenommen.

Aus seinen Versuchen ergibt sich folgendes:  
1. Das *achsiale Mesektoderm* des Tritonhaftfadens kann xenoplastisch auch von *Bombinator* geliefert werden und wandert in *Triton* in gleicher Weise in den Schlauch ein, obgleich die Bombinatorlarve *keinen Schlauch* ausbildet und für den Bau ihrer Haftscheiben kein Mesektoderm verwendet. Ein Beispiel ist in Abbildung 5 a-c gegeben:

Es wurde der jungen Gastrula von *Bombinator* (ähnlich wie in Abbildung 1 a) ein Stück nicht determiniertes Ektoderm entnommen und in den vorderen, seitlichen Kopfbereich einer Tritonneurula eingepflanzt (Abb. 5 a). Dieses Bombinatorematerial entwickelt sich teilweise zu Epidermis (Abb. 5 b, *BoEp*) weiter, die sich über einen grösseren Teil des Kopfes ausbreitet; teilweise wandert es in das Innere des Kopfes ein und wird zu Mesektoderm (*BoMek*).

Damit entstehen für die Beteiligung der Epidermis und vor allem des Mesektoderms vom Wirt und Xenoplasmat verschiedene Möglichkeiten. Im vorliegenden Fall besteht die Epidermis des Haftschauches ganz aus Triton-, das achsiale Gewebe ganz aus Bombinatormaterial (Abb. 5 b und c). Ein achsial-chimärischer Haftfaden dieser Zusammensetzung wird normal lang und funktioniert normal als Haftorgan. Auch die Stützmembran (*Stm*), die eine spezifische Haftfadenbildung ist, wird (Abb. 5c) vom fremden Mesektoderm gebildet. Überdies hängt die Haftfadenbildung primär von einer Induktion des (mandibularen) Mesektoderms ab. Dieses gehört hier zu *Bombinator*, hat also vor seiner Verwendung als achsiales Gewebe auch als Induktor gedient.

2. In anderen, operativ ähnlichen Fällen hat auch die Haftfadenepidermis teilweise xenoplastische Herkunft. Ihre Zusammensetzung kann periklinal gemischt sein, wobei *Bombinator* einen Teil der äusseren Epidermisschicht beisteuert, die innere Schicht aber ganz *Triton* zugehört. Solche Haftfäden können (in seltenen Fällen) auch normale Länge bekommen. Oder die Mischung kann sektorial sein, indem ein Sektor in ganzer Wanddicke aus Bombinatorzellen besteht. Solche Haftfäden bleiben auf einem Stadium ähnlich

Abbildung 4 (*Hfd*) stehen (BALTZER und CHEN<sup>1</sup>). Niemals hat Bombinatorepidermis für sich allein mit Tritonmesektoderm Haftfadenanlagen ausgebildet. Das Artbegrenzende der Tritonhaftfadenbildung liegt also in der Tritonepidermis, während das Tritonmesektoderm durch Bombinatormesektoderm vertreten werden

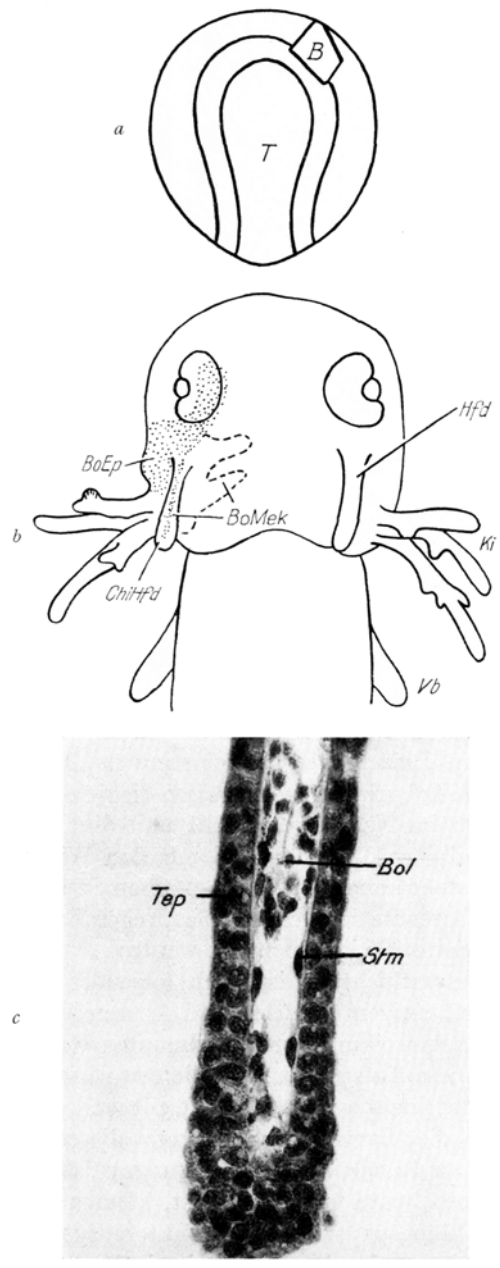


Abb. 5. Experiment von CHEN zur Herstellung chimärischer Haftfäden. (Nach BALTZER und CHEN, unveröffentlicht.)

a Implantation von nichtdeterminiertem Bauchektoderm B einer Bombinatorgastrula in den präsumptiven Haftfadenbereich einer Tritonneurula T. – b Larve nach 7 Tagen. Ventralansicht (dazu die dorsal gelegenen Augen). Rechts der normale Haftfaden *Hfd*, links chimärischer Haftfaden *ChiHfd*. *BoEp* Bombinatorepidermis, *BoMek* Bombinatormesektoderm, *Ki* Kiemen, *Vb* Vorderbeinanlage. – c Längsschnitt dieses chimärischen Haftfadens. *BoJ* Bombinatormesektoderm, *Stm* Stützmembran, *Tep* Tritonepidermis.

<sup>1</sup> H. SPEMANN und O. SCHOTTÉ, *Naturwissenschaften* 20, 463 (1932).  
<sup>2</sup> P. S. CHEN, *Roux'Arch.* 145, 462 (1952).

<sup>1</sup> F. BALTZER und P. S. CHEN, *Exper.* 7, 140 (1951). – Ausserdem unveröffentlichte Versuche von P. S. CHEN und F. BALTZER.

kann. Wir können nach diesem Resultat nicht von einer wirklichen Homologie, wohl aber von äquivalenten Eigenschaften im Mesektoderm sprechen, obgleich dieses Gewebe an den Haftorganen von *Bombinator* normalerweise gar nicht beteiligt ist.

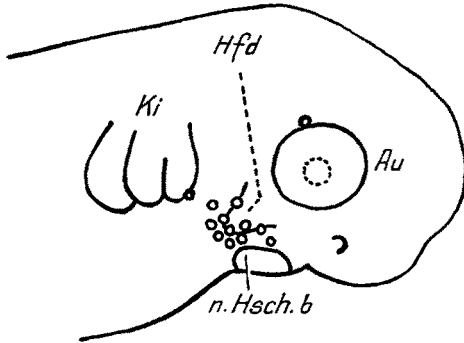


Abb. 6. Entwicklung von xenoplastischen Haftscheiben am «Haftfadenort» in *Triton*. Keim in Seitenansicht. Der Bereich *n.Hsch.b.* gibt, auf den Tritonkeim übertragen, den Bezirk an, in dem sich bei *Bombinator* die normalen Haftscheiben befinden würden. Die kleinen Kreise geben die Mittelpunkte der einzelnen Haftscheiben aus 13 Experimenten an. *Au* Auge, *Hfd* Bereich des Haftfadens, *Ki* Kiemenanlage. — Nach P. S. CHEN und F. BALTZER, *Rev. suisse Zool.* 58, Abb. 9 (1951).

3. Die beiden Haftorgane entstehen in der normalen Entwicklung, wie Abbildung 4 darlegte, an verschiedenen, wenn auch benachbarten Orten. Experimentell aber können die Haftscheiben auch am Haftfadenort hervorgerufen werden. In Abbildung 6 ist eine grössere Zahl solcher Experimente nach CHEN und BALTZER<sup>1</sup> zusammengestellt. Die Operation ist dieselbe wie in Abb. 5a, nur war das *Bombinator*implantat auf die obere Kopfseite beschränkt und reichte in der weiteren Entwicklung nicht bis in die ventrale Kopfregion. Dann entsteht die Haftscheibe hart am ventralen Implantatrand und liegt im Haftfadenbereich. Jeder Kreis in Abbildung 6 bedeutet ein Experiment und eine Haftscheibe. In diesem Experiment ist also eine *Homodynamie der Bildungsorte* vorhanden. Die Erklärung wird unter Punkt 4 gegeben.

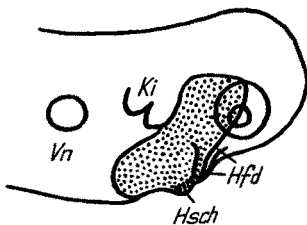


Abb. 7. Implantation vom nichtdeterminierten Ektoderm einer jungen *Bombinator*gastrula in die seitliche Kopfregion einer Tritoneurula. Keim 4 Tage nach Operation. Es hat sich ein grosser Bereich xenoplastischer *Bombinator*epidermis (punktiert) gebildet, dessen unterer Rand eine Haftscheibe *Hsch* entwickelt hat und der dicht daneben an einer Haftfadenanlage *Hfd* teilnimmt. *Ki* Kiemenanlage, *Vn* Vorniere.

Nach F. BALTZER und P. S. CHEN, *Exper.* 7, Abb. 2 (1951).

Eine besondere Gruppe bilden die Beispiele, in denen beiderlei Haftorgane auf der gleichen Kopfseite *dicht nebeneinander* vorkommen. In Abbildung 7 ist ein jüngeres Stadium dieser Art wiedergegeben, wo Haftfaden (mit zum Teil chimärischer Epidermis) und Haftscheibe dicht hintereinanderliegen. Dass dies möglich ist, spricht gegen eine vollständige Homologie, ist aber mit partieller Äquivalenz vereinbar.

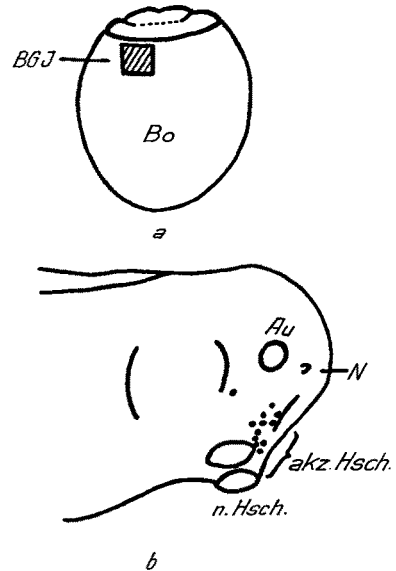


Abb. 8a. Homoplastische Einpflanzung von nichtdeterminiertem Ektoderm einer jungen *Bombinator*gastrula *BGJ* (schraffiert) in den vorderen Kopfbereich einer *Bombinator*neurula *Bo*.

b. Entwicklung verspäteter akzessorischer Haftscheiben (*akz. Hsch*, verkleinert als Punkte dargestellt) über dem Bereich des mandibularen Mesektoderms. (Vgl. Abb. 9). *Au* Auge, *n.Hsch* normale Haftscheiben, *N* Nasengrube. Nach P. S. CHEN, *Roux' Arch.* 145, Fig. 24 (1952).

4. Mit diesem Ergebnis kommen wir weiter zur Frage des Induktionsmechanismus. Haftscheiben und Haftfäden werden in der normalen Entwicklung in verschiedenen frühen Larvenstadien sichtbar und werden von verschiedenen Induktoren induziert. Die Induktion der Haftscheiben geschieht in der normalen Entwicklung schon während der Gastrulation durch das Entoderm des Kopfdarmes (YAMADA<sup>1</sup>, CHEN<sup>2</sup>), diejenige der Haftfäden erst nach Schluss des Neuralrohrs durch das mandibulare Mesektoderm, das wir schon als Lieferant des axialen Haftfadengewebes kennen gelernt haben. *Die normalen Induktoren sind also nicht homodynam.* Mit dieser Verschiedenheit des Induktors hängt auch diejenige des Bildungsortes der beiden Haftorgane zusammen. Das Kopfentoderm, das die Haftscheibenbildung induziert, liegt weiter hinten und weiter ventral, das mandibulare Mesektoderm, der Induktor des Haftfadens stärker seitlich und weiter vorn, nahe dem Mund.

<sup>1</sup> T. YAMADA, *J. Facult. Sci. Imp. Univ. Tokyo* 5/H. 1, 133 (1938).

<sup>2</sup> P. S. CHEN und F. BALTZER, *Rev. suisse Zool.* 58, 522 (1951).



Im Experiment aber können die Haftscheiben auch vom Haftfaden-Induktor induziert werden und entwickeln sich dann entsprechend der Lage dieses Induktors näher am Mund und stärker seitlich. Dies gilt für den homoplastischen Fall, das heisst für *Bombinator* selbst, wenn noch nicht determiniertes Ektoderm der jungen Bombinatorgastrula in eine Bombinatorneurula gepflanzt wird (Operation in Abbildung 8a). Dann entsteht vor den ventralen, normal induzierten Haftscheiben eine vom mandibularen Mesektoderm induzierte akzessorische Haftscheibe. In Abbildung 8b ist dies für 12 Experimente zusammengefasst. Jeder Kreis bedeutet ein Experiment und eine akzessorische Haftscheibe.



Abb. 9. Gleiches Experiment wie in Abb. 8a; jedoch Bombinator-Gastrulaektoderm in Tritonneurula. Larve 4 Tage nach Operation fixiert. Längsschnitt. Die Grenzen des Bombinatorimplantats sind mit Pfeilen angegeben. Die akzessorische Haftscheibe Hsch ist von Tritonmesektoderm TMK unterlagert. EZ innere Epidermisschicht, DZ Sekretzellenschicht der Haftscheibe. Nach P. S. CHEN, Roux' Arch. 145, Abb. 16 (1952).

Das gleiche gilt auch für den xenoplastischen Fall, wenn das nicht determinierte Bombinatorrektoderm in die Kopfseite einer Tritonneurula eingepflanzt wird. Dann wird es vom mandibularen Tritonmesektoderm, das heisst dem legitimen Haftfadeninduktor, unterlagert, der nun in diesem Fall in der Bombinatorepidermis eine Haftscheibe induziert. Ein Beispiel ist in Abbildung 9 wiedergegeben. Innen an der Haftscheibe liegt Tritonmesektoderm. Es kommt, wie schon lange bekannt ist, von der dorsalen Neuralleiste her. Seine Ausbreitung im jungen Embryo ist für *Bombinator* und *Triton* gleich und in Abbildung 10 abgebildet. Man kann das wandernde Material leicht verfolgen, wenn man das betreffende Neuralwulststück in der Neurula vor der Auswanderung durch ein gleichwertiges, vitalblaugefärbtes Wulststück ersetzt hat (Abb. 10a).

Die normale frühe Induktion der Haftscheibe kann also durch einen späteren, andersartigen Induktor ersetzt werden. Diese *Substituierbarkeit* der Induktionen bildet ein schönes Beispiel von entwicklungsphysiologischer Plastizität und kann hierin für unsere

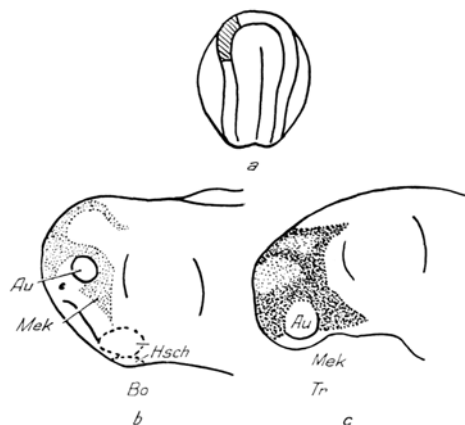


Abb. 10. a Orthotope Einpflanzung eines vitalblaugefärbten arteigenen Neuralwulststückes (schraffiert) bei *Bombinator* und bei *Triton*. – b Wanderung des gefärbten Materials MeK in Bombinator. 2 Tage nach der Operation. Hsch normale Haftscheiben, Au Auge. – c Entsprechende Wanderung in *Triton* vor Sichtbarwerden der Haftfadenanlage, zwei Tage nach Operation. Nach P. S. CHEN, Roux' Arch. 145, Abb. 33 und 23b (1952).

Vorstellung von stammesgeschichtlichen Möglichkeiten von Bedeutung sein. Denken wir uns *hypothetisch* die Bildung von Haftfäden als stammesgeschichtlich neue Erwerbung gegenüber einem Larventypus mit Haftscheiben, so konnte das wesentlich Neue auf eine Potenzänderung der Epidermis beschränkt sein; die übrigen Potenzen (das heisst diejenigen des mesektodermalen Induktor- und Baumaterials) standen schon zur Verfügung.

\*

Als dritte Möglichkeit bezeichneten wir die Entwicklung xenoplastischen Materials zu Organen, die *nur im einen Partner vorhanden* sind. Hierher gehören die im Mund der Anuren sich ausbildenden Hornplatten, die als Raspelorgane zur Nahrungsaufnahme dienen. Sie können, wie das schon genannte Experiment von SPEMANN und SCHOTTÉ<sup>1</sup> gezeigt hat, auch vom Tritonkopf induziert werden, wenn dieser ein Anurentransplantat in der Mundregion besitzt.

Ein zweites Beispiel bilden die Rostralknorpel des Viszeralskeletts, die bei den Anurenlarven den Hornplatten als Stütze dienen und bei den Urodelenlarven kein Homologon haben. Das Gegenstück bildet die Bezaehlung und die Entwicklung von Zahnknochen, die bei Urodelenlarven ausgebildet werden, den Anurenlarven aber fehlen. Sie entwickeln sich in dieser Gruppe erst mit der Metamorphose.

<sup>1</sup> H. SPEMANN und O. SCHOTTÉ, Naturwissenschaften 20, 463 (1932).



Das *Viszeralskelett* des Kopfes eignet sich für xenoplastische Versuche besonders gut, weil sich ein Teil der Viszeralknorpel schon in den jungen Urodelen- und Anurenlarven verschieden ausbildet. Diese xenoplastische Entwicklung und ebenso diejenige der Zähne ist von WAGNER<sup>1</sup> eingehender untersucht worden, dessen Ergebnissen das folgende entnommen ist.

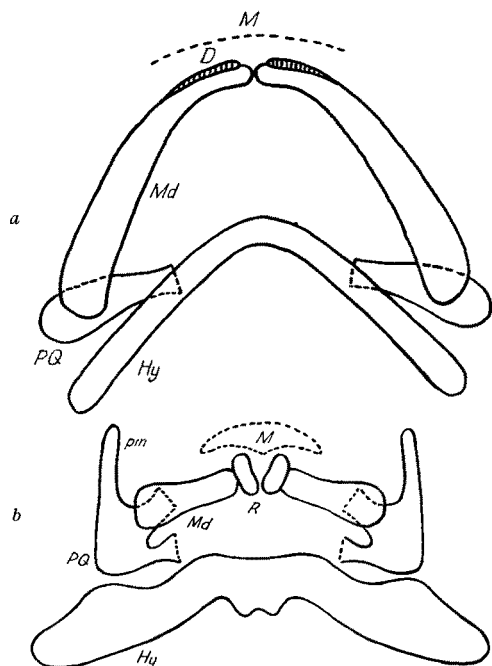


Abb. 11. Larvale Skelette (vordere Viszeralbögen) der Unterkieferregion. Ansicht von ventral. Nach G. WAGNER, Rev. suisse Zool. 56, Abb. 4, vereinfacht (1949).

a Bei *Triton*. – b Bei *Bombinator*. D Dentale, nur bei Urodelen vorhanden, Hy Hyale, M ungefähre Lage des (späteren) Mundes, Md Mandibulare, PQ Palatoquadrat, pm Processus muscularis des PQ, R Infrarostrale, nur bei Anurenlarven vorhanden.

In Abbildung 11a und b sind, mit Beschränkung auf die Elemente des Unterkiefers, einige wichtige Unterschiede dieses Skeletts für *Triton* und *Bombinator* abgebildet. Die Mandibularknorpel (Abb. 11a, Md) sind bei *Triton* lang und säbelförmig. Ihnen liegt nach vorn ein zahntragender Hautknochen an: das Dentale (D). Bei der gleichaltrigen Bombinatorlarve ist das Mandibulare kurz und plump; Hautknochen gibt es nicht. Dagegen schliesst sich nach vorn an das Mandibulare ein besonderes Knorpelstück an, der untere Lippenknorpel (Infrarostrale, Abb. 11b, R). Es hat, wie aus den beiden Bildern hervorgeht, die gleiche Lage wie das Dentale. Alle diese Elemente, die Knorpel sowohl wie die Hautknochen, sind mesektodermalen Ursprungs. Die Zähne dagegen sind gemischter Herkunft: Das Schmelzorgan gehört der Epidermis, die Dentinpapille wiederum dem Mesektoderm an.

Das von WAGNER ausgeführte Experiment ist in Abbildung 12 wiedergegeben. Es wurde im Kopfbereich der Tritonneurula derjenige Teil des Neural-

wulstes durch ein entsprechendes Stück des Bombinatorwulstes ersetzt, aus dem das Viszeralskelett und bei *Triton* auch das zahnbildende Mesektoderm und die Knochen selbst hervorgehen (vgl. HÖRSTADIUS und SELLMANN<sup>1</sup>). Dann sind chimärische Skelette und eventuell chimärische Zähne zu erwarten, die zum Teil aus Triton-, zum Teil aus Bombinatormaterial bestehen.

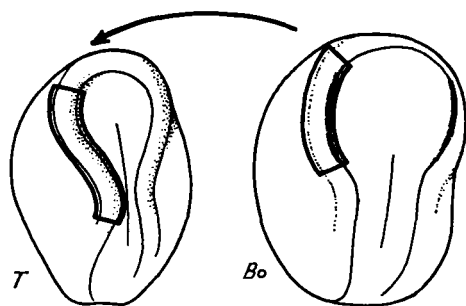


Abb. 12. Experiment G. WAGNER, Rev. suisse Zool. 56, Abb. 1 (1949). Ortsgleiche Verpflanzung präsumptiven Viszeralmaterials (Neuralwulst) aus einer jüngeren Bombinatorneurula Bo in eine ältere Tritonneurula zur Erzeugung xenoplastischer viszerale Skelettbögen.

Es seien hier nicht die einzelnen Etappen dieser Entwicklung, sondern nur die Endergebnisse und auch nur die Elemente der Unterkieferregion berücksichtigt. Dabei ist auch hier, wie bei den Haftorganen, die Frage zu stellen, in welchem Grade sich artbegrenzte und allgemeine Gestaltungsfaktoren kombinieren.

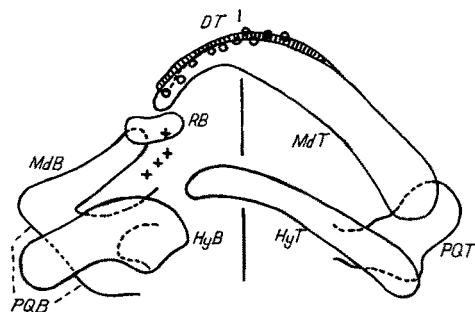


Abb. 13. Unterkieferregion einer Tritonlarve mit Bombinatorskelett auf der linken Seite in Ventralansicht. Bombinatoranteile sind mit B, Tritonanteile mit T bezeichnet. Übrige Bezeichnungen wie in Abbildung 11. Kleine Kreise bedeuten normale Tritonzähne; Kreuze sind chimärische Zähne. Die Vertikale bezeichnet die Sagittalebene. Die Tritonbögen haben auf die Transplantatseite übergegriffen. Nach G. WAGNER, Rev. suisse Zool. 56, Abb. 6 (1949).

1. Wenn ein grosses Stück Neuralwulst verpflanzt wird, entstehen Skelette, die auf der Operationsseite eine nahezu vollständige Bombinatorskeletthälfte haben mit Mandibulare, Infrarostrale, Palatoquadrat und Hyale (Abb. 13). Dabei liegt das Rostrale auch im Tritonkopf an der richtigen Stelle am weitesten vorn.

<sup>1</sup> S. HÖRSTADIUS und S. SELLMANN, Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis 4, 13, 8 (1946). – S. HÖRSTADIUS, The Neural Crest (Oxford University Press, London 1950).

<sup>1</sup> G. WAGNER, Rev. suisse Zool. 56, 519 (1949).

Das Palatoquadrat kann weitgehend die typische vierarmige Form haben, die für *Bombinator* charakteristisch ist. Dies spricht für arteigene Formbildung. Da aber einige dieser Fortsätze embryonal auch bei *Triton* angelegt werden, könnten auch Wirtsfaktoren mitspielen (RAVEN<sup>1</sup>).

Dieses Element ist auch für die Beziehung zwischen Skelett und Muskulatur interessant. An den vorderen Knorpelfortsatz, der nur bei *Bombinator* vorhanden ist, setzt ein Muskelstrang an. Er ist mit gleichem Ansatz auch in der Chimäre vorhanden, gehört jedoch hier zur Tritonmuskulatur. Der entscheidende Faktor für den Muskelansatz liegt also beim Skelett.

2. Bei Verpflanzung kleinerer Neuralwulststücke entstehen Viszeralelemente, die in sich selbst chimärisch sind. Die Bereiche verschiedener Herkunft schliessen sich zu einheitlichen Knorpelspangen zusammen. Interessant ist dabei ein besonderer Fall: Es kommt bisweilen ein solcher eingesprengter Bereich von Tritonzellen zwischen das Bombinatormandibulare und das Rostrale zu liegen. Dann schloss sich in den bisherigen Fällen das Tritonmaterial an das Mandibulare an, das heisst an dasjenige Element, das auch in der Tritonorganisation vertreten ist, und nicht an das Tritonfremde Rostrale (Abb. 14, *Tz*).



Abb. 14. Infrarostrale und chimärischer linker Mandibularbogen nach Operation wie Abbildung 11. Der Schnitt zeigt (undeutlich) auch quergeschnittene chimärische Zahnanlagen *ZBo*, 'vgl. Abbildung 15. *MdBö* grosser Bombinatoranteil, *Tz* kleiner Tritonanteil des Mandibulare, *IrBo* Infrarostrale. Nach G. WAGNER, Rev. suisse Zool. 56, Abb. 16 (1949).

3. Eine bemerkenswerte Zusammenarbeit von Wirt und Implantat finden wir schliesslich auch bei der Zahnbildung. Die Bombinatorlarve ist, wie oben schon erwähnt wurde, zahnlos. Dies hängt zweifellos damit zusammen, dass ein Zahnknochenmaterial bei den Anurenlarven überhaupt noch nicht vorhanden ist und dass Hornplatten als neues Kauorgan ausgebildet wurden. Bei der Tritonlarve dagegen hat schon die Larve Zahnknochen und Zähne, die sich aus einem kegelförmigen epidermalen Schmelzorgan und einer mesektodermalen Dentinpapille entwickeln.

Bei den Chimären entstehen chimärische Zähne, zu denen die Tritonepidermis das Schmelzorgan, das Bombinatormesektoderm aber die Dentinpapille bei-

steuern (Abb. 15). Eine dünne Schicht von Dentin scheint gebildet zu werden, ob mehr, konnte nicht entschieden werden, da ältere Zahnanlagen noch nicht zur Verfügung stehen. Diese chimärischen Zähne sind zwar an den Epidermisbereich von *Triton*, nicht aber an dessen Knochenbereich gebunden; sie kommen auch im Knorpelbereich des Bombinatoranteils vor (Abb. 13 (+)). Die Chimären beweisen also, dass bei der Zahnbildung die beiden beteiligten Gewebe entwicklungsphysiologisch eine verschiedene Spezifität haben: Die Epidermis ist der art- oder richtiger ordnungsspezifische, das Mesektoderm der allgemeine Anteil.

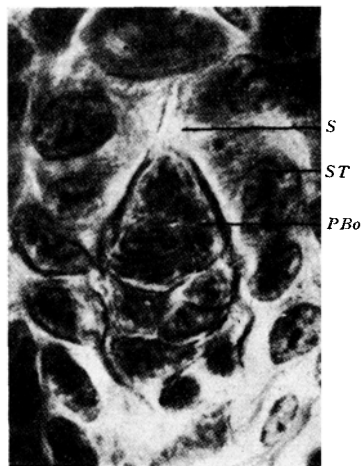


Abb. 15. Chimärische Zahnanlage in Tritonlarve mit Bombinator-implantat. Längsschnitt. *PBo* Bombinator-Dentinpapille, *S* Prä-dentin (?), *ST* Tritonschmelzorgan. Nach G. WAGNER, Rev. suisse Zool. 56, Abb. 18b (1949).

Da der Larventypus der Anuren sicher der sekundäre ist gegenüber demjenigen der Urodelen, können wir die Zahnlosigkeit der Bombinatorlarve als «Retardation» im Sinne DE BEERS<sup>1</sup> auffassen. Konkret stammesgeschichtlich ausgedrückt: Die Realisierung der Potenz, Zähne zu bilden, die stammesgeschichtlich schon in der Larve vorhanden war, wurde bei den Anuren in Zusammenhang mit der Ausbildung eines neuen larvalen Kauapparates (der Hornplatten) zeitlich hinausgeschoben. Sie wird ontogenetisch erst realisiert, wenn dieser Kauapparat verschwindet. Diese Retardation betrifft aber, wie das Experiment zeigt, *nur die Epidermis und nicht das Mesektoderm*.

Fassen wir kurz das Wesentliche über diese Skelettchimären zusammen. Sie zeigen gegenüber den Verhältnissen bei Haftorganen wiederum ein etwas anderes Bild, vor allem eine grössere Artbegrenztheit im reagierenden Material. Auf der anderen Seite sind die topogenetischen und induktiven Vorgänge in hohem Mass homodynam: die Bildung des Viszeralskeletts setzt umfangreiche Wanderungen des Mesektoderms, das diese Skelettelemente liefert, voraus. Bei der

<sup>1</sup> CHR. P. RAVEN, Diskussionsbemerkung zu BALTZER, Rev. suisse Zool. 57, Supplement, S. 112 (1950).

<sup>1</sup> G. R. DE BEER, *Embryos and Ancestors* (Clarendon Press, Oxford 1951).

Lenkung dieser Wanderung spielen, wie HÖRSTADIUS und SELLMANN<sup>1</sup> eingehend gezeigt haben, die Viszeraltaschen des Vorderdarms eine wichtige Rolle. Das Mesektoderm wandert in die Räume zwischen diesen Taschen ein.

Im Tritonkopf führt das xenoplastische Bombinatormaterial ohne Schwierigkeit die gleichen Wanderungen aus und landet hier zwischen den Viszeraltaschen des Tritondarmes. Damit kommt es auch zur richtigen Anlage der getrennten Bogen. Oder es kommt, wenn sich xenoplastisches und wirtseigenes Neuralleistmaterial schon früh mischen, zu mosaikmässig harmonisch zusammengesetzten Elementen.

Dann setzt die Formbildung der einzelnen Bogenstücke ein, deren Homologisierung von *Triton* zu *Bombinator* bei Mandibulare, Palatoquadrat und Hyoid keine Schwierigkeiten bietet. Sie geschieht art-eigen oder überwiegend arteigen. Dies ist besonders beim Palatoquadrat deutlich. Wenn es aus Bombinatormaterial besteht, tendiert es auch zu der für *Bombinator* charakteristischen vierarmigen Form.

Eine Analyse unter genauerer Berücksichtigung der Formdifferenzen könnte hier wohl weitere Aufschlüsse geben. Dass die Gestaltung des Knorpelskeletts in hohem Grade artbegrenzt ist («intrinsic growth pattern», WEISS<sup>2</sup>), haben FELL<sup>3</sup> sowie WEISS und AMPRINO<sup>4</sup> für Gewebeskulturen gezeigt. Es wäre die Frage, ob in einem artfremden Amphibienkopf die Beeinflussung nicht doch grösser sein kann als in der Gewebeskultur.

Problematischer sind die Rostralknorpel (Lippenknorpel), wobei ich mich auf die Betrachtung der im Unterkieferbereich liegenden Infrarostralia beschränken möchte. Nach der gemeinsamen mesektodermalen Herkunft und nach der entsprechenden Lage wäre das Infrarostrale der Anuren mit dem Dentale der Urodelen zu homologisieren. Ersteres ist aber Knorpelgewebe, letzteres Knochen. Die Chimären stützen eine Homologisierung in topographischer Hinsicht. Das Bombinatorrostrale hat im Tritonkopf immer die gleiche Lage wie das Dentale. Die topogenetischen Bedingungen können also für das Bombinatorelement von *Triton* übernommen werden. Das Infrarostrale gliedert sich bei seiner normalen Entwicklung in *Bombinator* vom Mandibulare ab und tut dies auch im Tritonkopf, der selbst ein Rostrale gar nicht besitzt und auch stammesgeschichtlich gar nie besessen hat. Irgendwie muss dabei der fremde Wirt mitbeteiligt sein. Sonst wäre nicht zu verstehen, dass die Abtrennung immer am richtigen «rostralen Ort» vor sich geht (vgl. WAGNER<sup>5</sup> Abbildung 13 und 14). Überdies kommen auch

hier (wie bei den Haftorganen) beide Elemente unter experimentellen Bedingungen «am homologen Ort» zusammen vor, wenn Mesektoderm beider Partner am rostral-dentalen Ort liegt (WAGNER<sup>1</sup>, Abbildung 14, b, c, e). Andere Charaktere sind streng artbegrenzt: So die besondere Form, ausserdem aber auch, was schwerer wiegt, der Gewebecharakter. Immer ist das Rostrale knorpelig, das Dentale knöchern, und es kommt nicht vor, dass das Bombinatormesektoderm ein knöchernes Element liefert.

### Zusammenfassung

Im folgenden ist eine Zusammenstellung sämtlicher Resultate gegeben, wobei folgende Fragen in den Vordergrund gestellt werden:

In welchem Mass verhalten sich die Induktionssysteme bei den beiden im Experiment verwendeten Arten homodynam, in welchem Mass artbegrenzt?

In welchem Umfang entwickeln sich die organaufbauenden Gewebe homolog? In welchem Mass besteht eine Äquivalenz, insbesondere auch bei Organen, die sich in den beiden Arten verschieden entwickeln oder überhaupt nur bei der einen Form vorhanden sind?

In welchem Mass verteilen sich Äquivalenz und Artbegrenztheit auf Epidermis und Mesektoderm? Nach HOLTFRETER<sup>2</sup> verhält sich die Epidermis bei xenoplastischer Entwicklung allgemein stärker artbegrenzt, das Mesektoderm stärker homodynam und homolog. Unsere Ergebnisse bestätigen grösstenteils diese Ansicht.

In welchem Grade endlich können wir die gefundenen Homodynamien und Homologien mit der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Amphibien in Beziehung bringen? Wir nehmen dabei an, dass die Urodelen der Stammgruppe, den Stegocephalen, näherstehen und dass die Anuren die stammesgeschichtlich sekundäre Gruppe bilden<sup>3</sup>.

I. Die *Induktionssysteme* arbeiten in dem betrachteten xenoplastischen Material *immer homodynam*, und zwar nicht nur bei den primären Induktionen der ersten Organanlagen, sondern auch bei späteren Induktionvorgängen, die der primären Induktion nachgeordnet sind<sup>4</sup>. Ein gutes Beispiel hierfür bildete die Induktion der knorpeligen Labyrinthkapsel<sup>5</sup>.

<sup>1</sup> G. WAGNER, Rev. suisse Zool. 56, 519 (1949).

<sup>2</sup> J. HOLTFRETER, Roux'Arch. 133, 541 (1935).

<sup>3</sup> Nach anderer Annahme gehen die beiden Amphibienordnungen überhaupt getrennt auf verschiedene Fischgruppen zurück.

<sup>4</sup> Vgl. die Schemata von HOLTFRETER, Roux' Arch. 138, 636 (1938), und J. NEEDHAM, Biochemistry and Morphogenesis (University Press, Cambridge 1950), Abb. 162.

<sup>5</sup> Degeneration der xenoplastischen Organe. Die Molch-Unken-Transplantate verfallen alle schon während der Larvenentwicklung der Degeneration, am frühesten die Epidermis, dann Neuralrohrstücke [H. ROTH, Rev. suisse Zool. 56, 291 (1949); 57, 621 (1950)], etwas später – ungefähr vom 17. Tag an – die Labyrinth, noch später die Pigmentzellen und Knorpel. Über die zeitliche Reihenfolge haben G. ANDRES und H. ROTH, Rev. suisse Zool. 56, 298 (1949) Angaben gemacht. Einer eben erschienenen Mitteilung von N. FARINELLA-FERRUZZA [Bollet. Zool. 17, 113 (1950)] zufolge

<sup>1</sup> S. HÖRSTADIUS und S. SELLMANN, Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis 4, 13, 8 (1946).

<sup>2</sup> P. WEISS, Diskussionsbeitrag zu BALTZER, Rev. suisse Zool. 57, Supplement, 113 (1950).

<sup>3</sup> H. J. FELL, Philos. Trans. Roy. Soc. London [B] 229, 407 (1939).

<sup>4</sup> P. WEISS und R. AMPRINO, Growth 4, 3, 245 (1940).

<sup>5</sup> G. WAGNER, Rev. suisse Zool. 56, 519 (1949).

Diese weitgehende Homodynamie der Induktionssysteme gilt auch für Organe, die *dem induzierenden Wirt teilweise artfremd sind oder ihm überhaupt fehlen*. Dies ist der Fall bei der Induktion der Haftorgane, der Zahnentwicklung, wahrscheinlich auch der viszeralen Rostralknorpel.

II. Als *reagierende Gewebe*, aus denen die Organe aufgebaut werden, kommen in den hier betrachteten Experimenten Epidermis und Mesektoderm in Betracht. Für die *mesektodermalen Anteile* ist xenoplastische Vertretbarkeit, also Homologie, die Regel, auch dann, wenn das xenoplastische Mesektoderm an einem Organ teilnimmt, das in der Spenderart *nicht* vorkommt. Beispiele sind die Haftfadenbildung mit achsialem Bombinatormesektoderm, die Zahnanlage mit Dentinpapille von Bombinatormesektoderm. In beiden Fällen handelt es sich um das Mesektoderm der stammesgeschichtlich abgeleiteten Art (*Bombinator*).

Die *epidermalen Anteile* verhalten sich deutlich stärker artgebunden. Beispiele folgen unter III.

III. Im einzelnen wurden folgende xenoplastische Organentwicklungen untersucht:

1. *Xenoplastische Bombinatorlabyrinth* (Seite 287 ff.). Sie sind rein epidermaler Herkunft und entwickeln auch in *Triton* ihre Bombinatormerkmale. Andererseits ist ihre histologische und sinnesphysiologische Einordnung (Nervenbahnen zum Nachhirn und statische Funktion) in den artfremden und statisch abweichenden Wirt völlig eingepasst.

2. *Entwicklung der Haftorgane* (Seite 228 ff.). Die xenoplastische Bombinator*epidermis* bildet in *Triton* typische Haftscheiben mit reinen Bombinatormerkmalen. Sie kann an der für *Triton* charakteristischen Haftfadenbildung nur in beschränktem Mass teilnehmen.

Die beiden Haftorgane haben in der normalen Entwicklung verschiedene, wenn auch benachbarte *Bil-*

entwickelt sich Tritonschwanzgewebe auf *Discoglossus* bis über die Metamorphose. Allen Fällen ist gemeinsam, dass die Xenoplatate zuerst ihre morphologische und histologische Ausbildung vollenden und mindestens auch einen grossen Teil ihrer Funktionen übernehmen. Die Degeneration *setzt erst nachher ein*. Nach G. ANDRES [Z. vgl. Physiol. 32, 25 (1950)] würde sie am ehesten mit der während der Ontogenese zunehmenden Spezifizierung von Proteinkomponenten, zum Teil aber auch mit banaleren Stoffwechseldifferenzen zusammenhängen. Eine solche Erklärung liegt in der Richtung der von COTRONEI [Lit. bei H. ROTH, Rev. suisse Zool. 56, 291 (1949)] und seiner Schule gegebenen Auffassung.

So dringend die genauere Untersuchung der Degeneration ist, so stellt sich uns hier doch vor allem die Frage, ob dieser Zerfall die Auswertung der xenoplastischen Leistungen für das Homologieproblem beeinträchtigt, weil sich die Xenoplatate eben nicht von einer Generation zur nächsten erhalten. Eine solche Beeinträchtigung besteht nach unserer Auffassung nicht. Die hier durchgeführte Analyse betrifft die Frage, in welchem Grad sich ein Xenoplatant mit seiner Entwicklungsrichtung im Wirtssystem von einem anderen Typus *entwickeln und mit diesen zusammenarbeiten kann*. Die gefundenen Tatsachen haben solche Entwicklungsmöglichkeiten in weitem Umfang bewiesen. Sie haben gleichzeitig nähere Anhaltspunkte dafür gegeben, in welchem Grade auch bei weittragenden stammesgeschichtlichen Umwandlungen abgeänderte Organentwicklungen in eine unverändert gebliebene Gesamtorganisation eingebaut werden können.

*dungsorte*. Im Experiment kann die Haftscheibe auch am Haftfadenort entstehen. Dann ist ihr normaler Induktor durch den Haftfadeninduktor ersetzt.

3. Das *Viszeralskelett* (Seite 292 ff.) ist bei den Amphibienmesektodermalen Ursprungs (Neuralleistenmaterial). Im Vergleich zu den Leistungen bei der Haftfadenentwicklung scheinen die Entwicklungsvorgänge hier stärker art- bzw. ordnungsbegrenzt.

a) Die *segmentalen viszeralen Skelettbogen* können im Kopf von *Triton* xenoplastisch auch von Bombinatormesektoderm weitgehend normal gebildet werden. Ihre Bildung setzt ein kompliziert gestaffeltes, topographisch detailliertes, in beiden Arten homodynames Induktorensystem voraus.

b) Die *Form* der einzelnen Bogen ist bei einigen Elementen verschieden, so beim Palatoquadrat. Das Bombinatormesektoderm entwickelt im Tritonkopf überwiegend seine artbegrenzte, vierarmige Form. Es setzt sich also der stammesgeschichtlich jüngere Charakter durch.

c) Die *Muskulatur* des Wirtes setzt, soweit die Beobachtungen reichen, in wirtsfremder Weise an das fremde Skelett an. Das Skelett ist der hierfür entscheidende Faktor.

d) Abgrenzung und Bildungort der xenoplastischen *Rostralia*, die für *Triton* artfremd sind, werden wahrscheinlich teils vom Tritonkopf, teils von arteigenen Faktoren des Materials selbst bestimmt. Soweit der Tritonkopf massgebend ist, passt sich hier das stammesgeschichtlich jüngere Material dem älteren System an.

4. Die Ausbildung von *Zähnen* ist in den Larvenstadien auf *Triton* beschränkt. Ähnlich wie bei der Haftfadenentwicklung verhält sich der epidermale Anteil stark artgebunden; Zähne entstehen nur, wenn Tritonepidermis vorhanden ist. Dagegen ist der mesektodermale Anteil, wenigstens bei jüngeren Stadien der Zahnentwicklung, homodynam (ältere Stadien stehen bisher nicht zur Verfügung). Hier ordnet sich also das stammesgeschichtlich jüngere Mesektoderm der älteren Epidermis ein.

IV. *Rückblick*. Es besteht unter den Forschern weitgehende Übereinstimmung darüber, dass Homologien als stammesgeschichtliche Verwandtschaften erklärt werden müssen. Der vorliegende Aufsatz hatte die Aufgabe, das Wesen homologer Entwicklung und stammesgeschichtlicher Verwandtschaft auf Grund xenoplastischer Experimente von der entwicklungsphysiologischen Seite her zu analysieren und damit gleichzeitig einen Beitrag zu unserer allgemeinen Auffassung über stammesgeschichtliche Entwicklung zu liefern. Aus dieser Analyse ging hervor, dass in nicht wenigen Fällen *partiell äquivalente (homodyname oder homologe) Bildungen vorhanden sind, auch bei Organen, die morphologisch in ihrer Entwicklung kaum eine Homologie*

erkennen lassen oder einem Partner der Chimäre überhaupt fehlen. Mit anderen Worten: Die Formvergleichung hat Grenzen, über die die entwicklungsphysiologische Methode hinausführt.

Die letztere ergab in der Embryonalentwicklung von «Ordnungschimären» ein bemerkenswertes Zusammenspiel art- oder ordnungsbegrenzter und gemeinsamer Teilvorgänge. Sie zeigte, dass auch bei divergenter Entwicklung ein Grundstock von Gemeinsamkeiten vorhanden ist<sup>1</sup>, und dass eine unerwartete gegenseitige Substituierbarkeit des geweblichen Materials möglich ist. Auf die Stammesgeschichte zurückprojiziert bedeutet dies, dass bei evolutivem Geschehen eine grosse Plastizität und Kombinierbarkeit von Teilvorgängen angenommen werden kann. Dies vermindert bis zu einem gewissen Grad die Schwierigkeiten, denen wir bei der stammesgeschichtlichen Entstehung stark abweichender neuer Typen begegnen.

#### Summary

The present paper deals with xenoplastic transplantations between germs of *Triton* and *Bombinator*; transplant and host belong to different Amphibian orders. These transplants have developed into the following larval organs:—

- (1) functional *Bombinator*-labyrinths in *Triton*-host (ANDRES 1949, 1950);

<sup>1</sup> Vgl. auch F. E. LEHMANN, Vjschr. Naturf. Ges. Zürich 83, 187 (1938), (Festschrift KARL HESCHELER).

- (2) suckers of *Bombinator* in *Triton*-host, chimeric *Triton*-balancers in *Bombinator* and in *Triton* (CHEN-BALTZER 1951, CHEN 1952);
- (3) chimeric teeth: enamel organ from *Triton*, dentine papilla from *Bombinator* (WAGNER 1949);
- (4) chimeric or pure visceral arches of *Bombinator* in *Triton* head (WAGNER 1949).

The important result is the fact that the cell material of *Bombinator* participates in the formation of *Triton*-specific organs, which are not present in *Bombinator*. Moreover a similar combined development occurs in organs, which are, if at all, only partially homologous in the two Amphibian types. Such findings may contribute to an experimental analysis of the developmental background of homologies (BALTZER 1950). In this respect the experimental facts provide indications which the pure morphological comparison is not able to give: namely, in two points.

(a) It is well known that *inductions* are non-specific. Moreover, non-equivalent induction-processes may be substituted for one another between the two Amphibian groups (case of sucker induction in the *Bombinator* gastrula and the *Triton* neurula, CHEN 1952).

(b) It is not surprising that the *cell material* and the *organ-primordia* can mutually replace each other in the development of homologous organs (*Bombinator*-labyrinths in *Triton* [ANDRES, l.c.], *Bombinator* neural cord in *Triton* and vice versa, ROTH, 1950). However, it is unexpected that similar replacements can also occur in cases where no homology, or at best a partial one, exists (cases 2–4 enumerated above).

Ultimately these findings contribute to phylogenetic conceptions. Substitutions and replacements as described above suggest a very great plasticity in phylogenetic changes.

## Brèves communications - Kurze Mitteilungen Brevi comunicazioni - Brief Reports

Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. – Für die kurzen Mitteilungen ist ausschliesslich der Autor verantwortlich. – Per le brevi comunicazioni è responsabile solo l'autore. – The editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents.

### The Diffuse X-Ray Reflections from Diamond

It has been known for some years that in addition to the usual X-ray diffraction spectra diamonds may give diffuse reflections of two types. One type is always observed, namely, that which is attributed to thermal diffuse scattering, but the other does not occur in all crystals and is qualitatively different from the thermal type. On a Laue photograph the thermal type of scattering gives rise to spots having diffuse boundaries, whereas the second type is associated with sharp extra spots. The sharp spots occur in positions on the photograph corresponding to the intersection with the reflecting sphere of spikes passing through each relp (reciprocal

lattice point) and parallel to the edges of the unit cell. Certain rules have been established concerning their presence or absence<sup>1</sup>.

From Laue photographs taken with various radiations we have studied (a) the occurrence of spikes for a number of relps, (b) the law of variation of the scattering density along any given spike, (c) the relative intensities of the various spikes, and (d) the absolute intensity of one spike for one crystal. Our results show that the scatter-

<sup>1</sup> C. V. RAMAN and P. NILAKANTAN, Proc. Ind. Acad. Sci. [A] 14, 356 (1941). – K. LONSDALE, Proc. roy. Soc. [A] 179, 315 (1942). – A. GUINIER, Bull. Soc. franç. Min. 67, 382 (1944). – H. GRENVILLE WELLS (Thesis, London 1951).