

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXVIII.

1. November 1908.

N^o 21.

Inhalt: **Schultz**, Über ontogenetische und phylogenetische Rückbildungen. — **Lubosch**, Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Synovialhaut und der Sehnen mit Hinweisen auf die Entwicklung des Kiefergelenks der Säugetiere. — **v. Frisch**, Studien über die Pigmentierung im Facettenauge (Schluss).

Über ontogenetische und phylogenetische Rückbildungen.

Von Eugen Schultz (St. Petersburg).

In einer Reihe von Schriften habe ich zu beweisen gesucht, dass unter gewissen Bedingungen die Entwicklung und Differenzierung von Zellen, Organen und ganzen Tieren rückgängig gemacht werden kann, dass eine rückgängige Entwicklung möglich ist und dass diese, wenn sie nicht durch Anpassung abgelenkt wird, dieselben Stadien in umgekehrter Reihenfolge durchläuft, die die Entwicklung genommen hatte. Eine solche rückläufige Entwicklung wird aber nicht nur durch Hunger etc. hervorgerufen, sondern wir sehen sie auch bei rudimentären Organen in der normalen Embryogenese.

So wichtig die rudimentären Organe vom Standpunkte jedes nicht voreingenommenen Forschers für jede Theorie der Vererbung und Embryogenese überhaupt sind, so wurden sie doch fast nur im Interesse der Phylogenie untersucht und als Indizien für Verwandtschaften und als einleuchtende, demonstrative Beweise der Abstammungslehre verwendet.

Wie so oft verhinderte auch hier Popularisierung der Wissenschaft die Vertiefung der Forschung. Man suchte immer frappantere Beweise für die Deszendenztheorie und diese Bekehrungsarbeit lenkte

die Gelehrten vom tieferen Eindringen in das Wesen dieser Prozesse ab.

Dass ein Organ sich in der Ontogenie anlegt, sich weiter entwickelt, ohne zu funktionieren und darauf wieder rückgebildet wird, dient als Beweis, dass es ein ursprüngliches Gesetz und keine Anpassung ist, welche dieses Wiederauftauchen nun nutzloser Gebilde verursacht, die ja praktischer direkt zu eliminieren wären.

Was ist nun die Ursache der Rückbildung eines Organes? Zweifellos ist es der Nichtgebrauch dieses Organes im Leben der einzelnen Individuen, welcher den Schwund desselben in der Stammesgeschichte verursacht. Wie man sich hier Stammesgeschichte und Ontogenie verknüpft denkt, ob auf dem weiten Umwege neo-darwinistischer Anschauungen, oder auf dem direkteren der Vererbung funktioneller Anpassungen, lassen wir dahingestellt sein. Erst recht ist von der direkten ursächlichen Verknüpfung, die die weitere Ausbildung des Organes hemmt, noch nichts bekannt, und sich mit Redensarten über die schlechte Ernährung retrograder Organe und Materialentziehung etc. zu begnügen, heisst das Problem nur verschleiern, denn die Ernährung allein ist es sicher nicht, die ein Organ sich rückbilden lässt, und Funktionieren ist kein einheitlicher Begriff für verschiedene Organe und Gewebe; der Mangel der Kontraktion der Muskeln und der Lichtmangel, der den Verlust des Sehorgans verursacht, sind ganz heterogen; auch gibt es eine Masse Organe, die überhaupt nur für eine einmalige Funktion ausgebildet werden, wie z. B. die Muskulatur des Uterus, oder die Flügel der geschlechtlichen Ameisen, die nur einmal beim Hochzeitsfluge gebraucht werden.

Kohl nimmt für das Rudimentärwerden des Auges als direkte Ursache Hemmungen an. Ich glaube aber nicht, dass irgendein Hemmungsreiz dabei wirksam zu sein braucht; und in Analogie mit dem, was uns von der unvollkommenen Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale und der äußeren Geschlechtsorgane bekannt ist und was von Herbst zusammengestellt wurde, wäre es einfacher anzunehmen, dass auch hier der Reiz fehlt, welcher die volle Ausbildung eines Organes bedingt, dasselbe auf der Höhe hält und den Eintritt rückläufiger Entwicklungsprozesse verhindert, dieser Reiz kann nur die Funktion selbst sein oder von ihr hervorgerufen werden.

Wir können also nur ganz allgemein sagen, dass die Unnötigkeit eines Organes den Schwund desselben herbeiführt. Solches Unnötigwerden einer Anpassung wird besonders dann eintreten, wenn ein Tier seine Lebensweise ändert und mit dem Übergang in ein neues Medium alle Anpassungen an das bisherige Medium unnütz werden. So, wenn ein Landtier mit Anpassungen ans Landleben zum Wasserleben übergeht, wenn für ein Höhlentier die Seh-

organe, oder für einen Parasiten die fürs Freie eingerichteten Bewegungsorgane nutzlos werden, die für schwer verdauliche Nahrung angepasste Darmdifferenzierung funktionslos wird.

Bleiben wir z. B. bei den Cetaceen stehen. Sie sind unzweifelhaft von Landtieren entstanden, und mit dem Übergang ins Wasser wurden alle Anpassungen ans Land aufgegeben, in vielen Fällen ganze Organbestandteile, ja ganze Organe, wie z. B. die Speicheldrüsen. Das äußere Ohr wird mehr oder weniger geschlossen. Der Hals, dessen Differenzierung und Gelenkigkeit eine Landanpassung war, die beim Schwimmen nur hinderlich sein konnte, wird wieder verkürzt, und die Wirbel selbst werden flacher. Die ganze Wirbelsäule wird gleichfalls sehr vereinfacht, nur die Wirbel des Schwanzes, der zu einem mächtigen Fortbewegungsorgane wird, gewinnen sekundär verlängerte Dornfortsätze (Sirenen, Cetaceen). Wir sehen also die einen Organe einfach rudimentär werden, einfach atrophieren, während die anderen sich nicht einfach rückbilden, sondern dabei auch neue Anpassungen erwerben. Sehr typisch tritt dieses bei den Extremitäten zutage. Die Hinterextremitäten reduzieren sich vollkommen, das Skelett der vorderen wird sehr rudimentär, da die Extremität aus einer Flosse entstanden ist und nun wieder zum Flossenzustande zurückkehrt (wie auch dasjenige der ans Wasser angepassten Schildkrötenextremität), gewinnt aber dabei auch neue Anpassungen, wie die Hyperphalangie. Bei Ichthyosaurus finden wir ja sogar eine Vergrößerung der Phalangenzahl. Das Intermedium wird bei einigen Cetaceen zwischen den distalen Enden der Ulna und des Radius wieder beweglich, was bei keiner anderen Säugergruppe vorkommt, wohl aber bei der so ursprünglichen Schildkrötenextremität. Die Zahl der Karpalelemente steigt bei den Zahnwalen auf 12 und ihre Lage ist durchaus typisch für die hypothetische Ausgangsform des Säugetierkarpus, wie er sich bei der Schildkröte erhalten hat, oder wieder geworden ist. Eine Rückbildung ist auch die Verkürzung des Armes und Vorderarmes, eine Anpassung die Verlängerung der Finger. Ursprünglich ist die einförmige Gestalt der Zähne. Die Testes der Cetaceen, Sirenen und Phociden liegen wieder in der Körperhöhle selbst, wie bei den Vorfahren der Säuger.

Ähnliche Rückbildungen erleiden die Flügel einiger Tiere, wenn sie ihr Luftleben aufgeben. So bei den Käfern Madeiras und der Kerguelen. Auch hier geht ein Organ einfach verloren.

Eine phyletische Rückbildung finden wir an den Augen blinder Insekten. Die Krabbe der Mammothöhle in Kentucki haben nur die beweglichen Stiele der Augen nachbehalten, während die Augen selbst vollständig atrophiert sind.

Eine Menge von Rückbildungen finden wir endlich bei Parasiten, — der Extremitäten, der Sinnesorgane des Nervensystems etc.

Wie gehen nun diese Rückbildungen in der Ontogenie vor sich? Meistenteils haben wir es mit einem Stehenbleiben auf einem früheren Entwicklungsstadium zu tun: das Organ differenziert sich nicht zu Ende, und dieses sehen wir in all den Fällen, wo das Organ phylogenetisch schon längst außer Tätigkeit gesetzt ist. Im Beginne phylogenetischer Regression aber legt sich das Organ normal an, entwickelt sich weiter und erreicht vielleicht noch die höchste Stufe der Entwicklung, um nachher sich wieder zurückzuentwickeln. Auch Kohl, der ja gerade die Hypothese von einer Hemmung in der Entwicklung in Fällen rudimentärer Organe angenommen hatte, sagt in betreff der rudimentären Sehorgane: „dass neben dieser Hemmung freilich in den meisten Fällen auch in der Ontogenie wirkliche Rückbildungen eintreten, zeigt sich bei Betrachtung der verschiedenen Tiere sehr deutlich“ (p. 266). Bei *Anguis fragilis* legt sich die freie Extremität als Stummel an, der sich darauf rückbildet (Born). Bei anderen Reptilien kommt es, wie es scheint, nicht mehr zu einer ontogenetischen Rückbildung. Die im erwachsenen Zustande fußlosen Caeciliiden weisen während der Entwicklung kleine Verdickungen an der Stelle der vorderen Extremitäten auf, die nachher wieder verschwinden (*Hypogeophis* nach Brauer). Dasselbe beschrieb Sarasin auch für die hinteren Extremitäten. Auch bei Cetaceen sind die Hintergliedmassen auf frühen Entwicklungsstadien nachgewiesen worden (Guldberg, Kükenthal), so bei *Phocaena communis*. Beim Strauße wird der erste und fünfte Finger angelegt und wieder rückgebildet (Mehnert): das Knorpelgewebe schwindet und an seine Stelle treten indifferente Gewebezellen, die Konturen werden undeutlich und alle Andeutung, dass sie Skeletteile waren, schwindet. Auf den jüngsten Entwicklungsstadien von *Phocaena communis* (Kükenthal) erscheinen nicht zwei, sondern acht Zitzenanlagen, doch werden die übrigen wieder rückgebildet. Ähnliche Rückbildungen weist das Haar vieler Tiere — auch des Menschen auf; vollständig aber schwindet das Haar der Cetaceen. Es wird durch ein Fettlager ersetzt, welches besser als das leicht durchnässte Haar, die Wärmeausstrahlung verhindert. Die erwachsenen Sirenen haben nur geringe Reste eines Haarkleides, während die Embryonen noch Spuren eines über den ganzen Körper sich erstreckenden Behaarung haben. Das neugeborene Nilpferd hat lanugoartiges Haar, welches später schwindet. Bei jungen *Balaenoptera musculus* kommen an der Spitze der Unterkiefer keine Haare mehr zum Vorscheine, wohl aber Vertiefungen als Rest der Haarfollikel; solche Gruben finden wir am ganzen Körper, tiefere, flachere und endlich nur entsprechende Pigmentflecke. Beim Weißwal und Narwal kommen auch keine Spuren von Haaren mehr vor. Hier sehen wir so recht den Weg des allmählichen Schwundes

eines Organes in der Phylogenie. Auch die Hautdrüsen, glatte Muskeln und Hautnerven reduzieren sich. Dieser allmähliche Schwund scheint hier überall während der Ontogenese vor sich zu gehen, so dass wir auch hier ontogenetische Rückbildungen und nicht „Hemmungen“ vor uns haben. Bei den Zahnwalen legt sich ein typisches äußeres Ohr in Gestalt von sechs Höckern an, die aber zu einer Papille sich vereinen, die wieder vollständig verstreicht. Ähnliches sehen wir bei den rudimentären Augen von *Myxine glutinosa*. Bei der Entwicklung sind die Augenblasen zuerst noch dickwandig, die Linse wird als Ektodermverdickung angelegt (v. Kupffer), schwindet nachher aber wieder. Auch bei *Proteus anguineus* wird die Linse angelegt, bildet sich darauf aber wieder zurück (Kohl). *Micropterus* — eine Ente aus Südamerika — kann in erwachsenem Zustande nicht fliegen, wohl aber in der Jugend. Der Schwanz ist beim menschlichen Embryo stark entwickelt, bildet sich darauf aber zurück. — Es ließen sich gewiss leicht noch viele Beispiele solcher rückläufiger ontogenetischer Entwicklung auffinden.

Jede phylogenetische Rückbildung äußert sich demnach, wie ich es mir vorstelle, in der Ontogenie in der Weise, dass die Entwicklung des betreffenden Organes zuerst zu Ende verläuft und nachher wieder die letzten Stadien rückgebildet werden, d. h. die jüngsten Zellen werden zerstört, so dass das betreffende Organ auf einer früheren Entwicklungsstufe erscheint. Da die embryonale Entwicklung rudimentärer Organe leider meist nur ungenau erforscht ist, so sind uns nur die Endstadien besser bekannt, während es meist unentschieden bleibt, ob eine ontogenetische Rückdifferenzierung im betreffenden Falle vor sich geht. Auf späteren phylogenetischen Stadien fällt die Differenzierung und Rückdifferenzierung fort, und wir erhalten Abbreviationen, wie sie Mehnert nannte, d. h. frühzeitigen Abschluss der Entfaltung. Ich nehme also an, dass wir um so umfangreichere ontogenetische Rückbildungen zu Gesicht bekommen, je kürzere Zeit zurück eine phylogenetische Rückbildung begonnen hat. Ein Beispiel dafür bietet die Verschmelzung der letzten Wirbel bei einigen Säugern (Schwein, Schaf). Es ist höchst charakteristisch für den Prozess, was Schauinsland darüber sagt: „Zu bemerken ist endlich noch, dass sich die Rückbildungserscheinungen und namentlich die zu lang angelegte Chorda, nicht etwa, wie man vielleicht meinen sollte, am meisten bei Tieren mit kurzen Schwänzen finden, sondern dass sie im Gegenteil in größter Ausbildung bei langschwänzigen Arten vorkommt und vielleicht gerade deswegen, weil bei diesen der Reduktionsprozess noch in lebhaftem Flusse ist.“ Auch bei Vogelembryonen wird nach M. Braun das letzte Chordaende — das Chordastäbchen angelegt und wieder resorbiert.

Schon bei den angeführten Beispielen können wir bemerken, dass sowohl in der phylogenetischen Regression als auch in der ontogenetischen das zuletzt gebildete zuerst schwindet, — dass wir es also auch hier mit jener Umkehrbarkeit der Lebensprozesse zu tun haben, welche ich unlängst ausführlicher behandelt habe, und mit einer Verjüngung der betreffenden Teile, falls diese in der Phylogenie zur Anlage zurückkehren oder in der Ontogenie auf dem Stadium der Anlage stehen bleiben. Es genügt, auf das Auge von *Myxine*, dessen Choroidalrinne sich das ganze Leben hindurch erhält, hinzuweisen. Freilich können nur reine Rückbildungen ein volles Bild der rückläufigen Entwicklung geben. Dort, wo das betreffende Organ nicht nur zurückgebildet wird, sondern dabei auch Anpassungen erleidet, wie z. B. die oben erwähnte vordere Extremität der Cetaceen, die Bildung des Pygostyls der Vögel etc. haben wir es schon mit sekundären Komplikationen zu tun, welche das Gesetz verschleiern. Ähnlich verhalten sich in vielen Fällen die rudimentären Augen. Im allgemeinen aber werden auch hier die zuletzt differenzierenden Teile zuerst aufgegeben: Cornea, Tumor aqueus, Glaskörper, später auch die Linse. Sehr instructive Beispiele bietet das Gliedmaßenskelett. Braus sagt darüber: „Bei allmählichem Verluste der freien Gliedmaße verlaufen die Rückbildungen am Skelett meist so ab, dass von der distalen Spitze nach dem Zonoskelett zu ein Abschnitt nach dem anderen verschwindet, bis endlich auch der Extremitätengürtel selbst in Fortfall kommt. In der Ontogenie können noch Anlagen von Skelettteilen auftreten, die weiter distal liegen als diejenigen, welche in endgültigem Zustande erhalten bleiben.“ Wie bekannt geht aber die Differenzierung der Extremität in umgekehrter Richtung distal vom Zonoskelett zu den Phalangen. (Schluss folgt.)

Die Stammesgeschichtliche Entwicklung der Synovialhaut und der Sehnen mit Hinweisen auf die Entwicklung des Kiefergelenks der Säugetiere.

(Vorläufige Mitteilung auf Grund eines auf der 22. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Berlin gehaltenen Vortrages.)¹⁾

Von Dr. W. Lubosch, a.-o. Professor, Jena.

Längere Zeit bereits sind Fragen, die mit der Entstehung der Gelenke zusammenhängen, Gegenstand meiner Untersuchungen. Die schon durch die Abhandlungen von Schaffer (96, 01, 03, 05)

1) Der Wortlaut des gehaltenen Vortrages ist nebst den Abbildungen der dort demonstrierten Wandtafel in den Verhandlungen des Kongresses enthalten. Die dort gegebene kurze Vortragszeit hat nicht gestattet, die Grundlagen der vorgelegten Anschauungen ausführlich zu behandeln. An dieser Stelle erscheint der

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Schultz Eugen

Artikel/Article: [Über ontogenetische und phylogenetische Rückbildungen. 673-678](#)