

## Über den Einfluss von Organen metamorphosierter Amphibien auf den Verlauf der Amphibienmetamorphose.

Von Prof. Dr. Jan Hirschler.

Direktor des zoologischen Instituts a. d. Jan Kazimierz Universität in Lemberg.

Die Frage nach der Abhängigkeit, respektive Unabhängigkeit einzelner Vorgänge, die das Gesamtbild der Amphibien-Metamorphose ausmachen, ist, wie bekannt, bislang nur äußerst dürftig gelichtet. Ich stellte mir nun zur Aufgabe, mittels eines neuen Verfahrens dieser Frage näher zu kommen und unternahm eine Reihe von Versuchen, die auf folgenden Voraussetzungen fußen:

Metamorphosierte Amphibien mit Larven derselben Spezies verglichen, weisen, bekannterweise, eine Reihe sehr durchgreifender Unterschiede, sowohl morphologischer wie auch physiologischer Natur auf, so daß die Differenzen, die zwischen ihnen herrschen, meistens viel größer sind von denjenigen, welche zwischen Tieren verschiedener Spezies (also z. B. zwischen zwei Fröschen oder zwischen zwei Kaulquappen gleichen Alters, die verschiedenen Spezies angehören) beobachtet werden. Angesichts dieser Differenzgröße würde es vielleicht angehen in unserem Falle von Speziesdifferenzen zu sprechen, wodurch wir theoretisch für unsere Versuche einen wichtigen Anhaltspunkt zu gewinnen glauben.

Fassen wir nämlich die zuerst genannten Differenzen als Speziesdifferenzen auf, so ist zu erwarten, daß Organe metamorphosierter Amphibien, Larven derselben Spezies ein- oder aufgepflanzt, in den letzteren die Entwicklung von Abwehrkörpern verursachen werden. Da den Abwehrkörpern wenigstens eine gewisse Spezifität zukommt, sie demnach, vor allem, gegen das einverlebte Organ gerichtet sein werden, so ist weiter zu erwarten, daß sie auch das larvale, dem einverlebten homologe Organ oder seine Sekrete angreifen werden, sobald dieses Organ eine Entwicklungsstufe erreicht, welche es dem einverlebten Organ näher rückt. Auf diese Weise könnte es zu einer teilweisen oder gänzlichen Entwicklungshemmung des betreffenden larvalen Organs, respektive zur Neutralisierung seiner Sekrete kommen und würde die Entwicklung oder Involution anderer larvaler Organe von der Entwicklung dieses Organes oder von der Wirkung seiner Sekrete abhängen, so würde unser Eingriff auch die Hemmung der Entwicklung oder Involution dieser Organe zur Folge haben müssen.

Die Annahme einer Speziesdifferenz, in unserem Falle, scheint mir durch Tatsachen auch serologischer Provenienz gestützt zu sein; so konnte nämlich Braus<sup>1)</sup> den Nachweis führen, daß von Fröschen gewonnene Extrakte im Säugetierkörper die Entwicklung von Präzipi-

1) Braus, H., Über das biochemische Verhalten der Amphibien-Larven (Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Organismen, Bd. 22, 1906).

2) Mendelejew-Goldberg, P., Die Immunitätsfrage bei der Trypanosamenkrankheit der Frösche (Arch. f. Protistenkunde, Bd. 31, 1913).

tin verursachen, welche eine Reaktion nur mit Frosch-Extrakten geben, nicht aber mit Kaulquappen-Extrakten, obwohl die dazu gebrauchten Quappen derselben Spezies angehörten. Ähnliche Differenzen wurden bekanntlich auch für Säugetiere nachgewiesen und die Entwicklung von Hämolsinen nach erfolgten Injektionen von embryonalen Blutkörperchen in ausgewachsene Tiere derselben Spezies festgestellt, welche Tatsachen dafür zu sprechen scheinen, daß zwischen Larven oder Embryonen und vollkommen entwickelten Tieren derselben Spezies derartige Differenzen herrschen, die für gewöhnlich zwischen Individuen verschiedener Spezies vorkommen und demnach als Speziesdifferenzen betrachtet werden.

Die Annahme einer Bildung von Abwehrkörpern im Amphibien-Organismus scheint mir durch die Tatsachen gestützt zu sein, welche Mendelejew-Goldberg<sup>2)</sup> für das Serum von mit Trypanosomen befallenen Fröschen festgestellt hat. In diesem Falle konnte der Nachweis erbracht werden, daß dieses Serum zytolytische Abwehrkörper ambozeptorenartiger Natur besitzt, die gegen die Trypanosomen gerichtet sind. Zwar sind mir derartige Tatsachen, die Amphibienlarven betreffend, nicht bekannt, dennoch scheint mir die Möglichkeit einer Abwehrkörperbildung ihrerseits wahrscheinlich zu sein, angesichts dessen, daß es gelungen ist, Larven wirbelloser Tiere (Insekten), Bakterien gegenüber, zu immunisieren.

Gegen meine Versuchsordnung könnte man dennoch vielleicht einwenden, daß die Einverleibung eines Transplantates in den Körper einer Amphibienlarve den Organismus vor einen höchst komplizierten Faktor stellt, welcher eventuell imstande sein könnte, normal vorhandene Korrelationen aufzuheben oder neue, normal nicht vorkommende Korrelationen zu schaffen. Demgegenüber ist zu betonen, daß unser Vorgehen sich keineswegs von anderen, zum Nachweis von physiologischen Korrelationen und Autonomien dienenden Versuchsordnungen prinzipiell unterscheidet, denn wenn wir im zweizelligen Stadium den Einfluß einer Blastomere auf ihre Nachbarin studieren wollen, so töten wir z. B. eine Blastomere ab; sehen wir dann, daß die zurückgebliebene einen ganzen Embryo hervorbringt, so sagen wir, daß die eine Blastomere auf die andere eine Hemmungskorrelation ausübt; diese Tatsache läßt aber auch eine andere Deutung zu, denn man kann ebensogut sagen, daß der Tod einer Blastomere eben die Entwicklung einer Totipoten~~z~~ in der zurückgebliebenen zur Folge hat und dann kann natürlich vom Wirken der Hemmungskorrelationen in normalen Zweizellen-Embryo nicht mehr die Rede sein. Dieses Beispiel, um viele andere nicht anzuführen, genügt, wie es scheint, einem Fachmanne zur Erläuterung. Der vorher genannte Einwand kann nicht speziell meine Versuchsordnung treffen, er hat dagegen eine gewisse Erkenntnis — theoretische Berechtigung — in bezug auf die Methoden überhaupt, die zum Nachweis von Korrelationen und Autonomien in Anwendung gebracht werden.

In meinen Versuchen wurden Hautstücke von ausgewachsenen Amphibien auf Larven derselben Spezies aufgepflanzt. Die Transplantationstechnik kam der Uhlenhutschen<sup>3)</sup> ziemlich nahe, weswegen mir eine genaue Darstellung derselben, welche in manchen Einzelheiten praktisch modifiziert wurde, überflüssig erscheint. Jungen, nur mit kleinen Hinterbeinen versehenen Kaulquappen von *Rana esculenta*, wurden auf den Kopf (zwischen die Augen) (Serie 1), auf den Rücken (Serie 2) und auf den Schwanz (Serie 3) Hautstücke von ausgewachsenen Fröschen derselben Spezies transplantiert. Zur Kontrolle wurden entsprechende homoplastische Transplantationen mit der Kaulquappenhaut ausgeführt. Jungen 34 bis 40 mm langen Larven von *Triton cristatus*, wie auch jungen 30 bis 32 mm langen Larven von *Salamandra maculosa* wurden auf den Rücken Hautstücke ausgewachsener Tiere derselben Spezies den ersteren aufgepflanzt, den letzteren unter die Haut eingepflanzt. An den Kaulquappen wurden im ganzen 48 Froschhauttransplantationen, an den Triton-Larven 20, an den Salamander-Larven 8 Verpflanzungen der Haut von ausgewachsenen Tieren ausgeführt. Da mich meine Vorversuche davon belehrten, daß Amphibien-Larven mit homoplastischen Transplantaten von metamorphosierten Tieren, bei Zimmertemperatur (Sommertage) gezüchtet, schnell eingehen, kultivierte ich sie hernach mit den Kontrolltieren die ganze Versuchsdauer hindurch in Kühlräumen von  $+15^{\circ}$  C. bis  $+17^{\circ}$  C., was bei den Versuchstieren die Mortalität vollkommen (bei den Kaulquappen bis zu einer gewissen Zeit) aufhob. Es ist noch zu bemerken, daß derartige Transplantationen leicht gelingen, die Transplantate bewahren ihr frisches Aussehen, unterliegen keiner Resorption und häuten sich regelmäßig in mehrtätigen Intervallen, als ob sie auf ihrer normalen Unterlage verweilten. Die Versuchs- und Kontrolltiere wurden natürlich, wie es bei solchen Versuchen üblich ist, genau auf dieselbe Weise behandelt, was Nahrung (Regenwürmer, Froschfleisch), Wassererneuerung, Wasserniveau und dergleichen anbelangt. Das meinerseits benutzte Kaulquappenmaterial zeigte keine natürliche Tendenz zur Neotenie, indem die Tiere, bei Sommertemperatur gezüchtet, rasch ihre Metamorphose durchmachten und während der Herbstmonate in den Tümpeln, von welchen sie stammten, keine, sowohl Larven-Formen wie auch überhaupt, unvollkommen ausmetamorphosierte Tiere zu finden waren.

Homoplastische Transplantate von erwachsenen Urodelen (*Triton*, *Salamandra*), auf Larven gleicher Spezies aufgepflanzt, üben auf die Dauer des Larvenlebens und auf den Verlauf der Metamorphose jedenfalls keinen größeren Einfluß aus; dies ergibt sich daraus, daß Versuchs- und Kontrolltiere annähernd gleichzeitig ihre Metamorphose beginnen, wobei dann das Involutionstempo larvaler Organe, wie der Kiemenanhängsel und des Flossensaumes, bei beiderlei Tieren an-

3) Uhlenhut, E., Die Transplantation des Amphibienauges (Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Organismen Bd. 33, 1912).

nähernd dasselbe ist; es läßt sich also nach genannter Hauttransplantation keine „Beschleunigung der Metamorphose“, d. i. weder eine Verkürzung des Larvenlebens, noch eine schneller verlaufende Involution larvaler Organe feststellen; dieses Ergebnis scheint mir im Einklange mit meinen früher angestellten Versuchen<sup>4)</sup> zu stehen, nach welchen Larvenhaut auf metamorphosierte Tritonen aufgepflanzt nur dann eine Metamorphose durchmacht (und zwar ungefähr 2 Monate nach erfolgter Transplantation), wenn diese Aufpflanzung an Tieren, welche ungefähr vor 2 Wochen ihre Metamorphose beendet haben, vorgenommen wird, führt man sie dagegen an Tieren aus, die vollkommen erwachsen und geschlechtsreif sind, so bleiben die Transplantate der Larvenhaut auch nach viermonatlichem Aufenthalte unmetamorphosiert. Wie also im metamorphosierten, geschlechtsreifen Tritonen-Organismus keine Faktoren mehr herrschen, welche die Metamorphose der Larvenhaut verursachen könnten, so besitzt die Haut erwachsener Tritonen, auf Larven derselben Spezies aufgepflanzt, auch keine Fähigkeit, die Metamorphose der Larven zu beschleunigen. Obwohl nun diese Fähigkeit der Tritonenhaut und Salamanderhaut fehlt, möchte ich mich vor einer Verallgemeinerung dieser Tatsache auf andere Organe erwachsener Tritonen und anderer Urodelen einstweilen noch jedenfalls zurückhalten.

Während Hauttransplantate von erwachsenen Urodelen auf den Verlauf der Metamorphose gleichartiger Larven keinen jedenfalls größeren Einfluß ausüben, konnte ein solcher auf die Metamorphose von *Esculenta*-Quappen, denen Froschhaut aufgepflanzt wurde, nachgewiesen werden.

Bei diesen Versuchen lenkten wir vor allem unsere Aufmerksamkeit auf den größten sämtlicher Involutionsvorgänge, die uns aus der Amphibienmetamorphose bekannt sind, nämlich auf die Involution des Kaulquappenschwanzes. Während bei den sowohl unoperierten wie auch mit Kaulquappenhauttransplantaten versehenen Kontrolltieren die Involution des ganzen Schwanzes 27 bis 36 Tage dauerte, erwies sich das Involutionstempo des Schwanzes bei den Versuchstieren stark verlangsamt. Mit dem Beginn der Schwanzinvolution stellte sich leider das alte Übel ein, nämlich eine starke Mortalität der Versuchstiere, von denen 21 eingingen. Es konnte somit nur bei den 27 übriggebliebenen die Schwanzinvolution näher studiert werden. Diese zuletzt genannten Tiere zeigten ein folgendes Verhalten: 17 Tiere resorbierten binnen 33 bis 45 Tagen ihren Schwanz bis annähernd zur Hälfte seiner früheren Länge und gingen in diesem Stadium der Metamorphose ein, 10 Tiere resorbierten binnen 51 bis 83 Tagen ihren Schwanz etwas über die Hälfte seiner früheren Länge; von den letztgenannten gingen 7 Tiere in diesem Metamorphosestadium ein, eines vollendete am 108. Tage, vom Beginn der Schwanzinvolution rechnend, diesen Vorgang nicht,

4) Hirschler, J., Sur la metamorphose provoquée chez l'axolotle a l'aide d'iode et des experiences apparentées (Kosmos. bulletin de la Soc. polonaise d. Naturalistes à Léopol An. 1918/19).

die zwei übrigen zeigten noch am 150. und 158. Tage (vom Beginn der Schwanzinvolution) ziemlich große Schwanzstummeln, beendeten also sogar nach dieser Frist die Schwanzresorption nicht. Diese Daten bedürfen einer näheren Erläuterung nicht, sie zeigen uns aufs deutlichste, daß das Involutionstempo des Kaulquappenschwanzes bei den Versuchstieren aufs über zweifache, respektive mehrfache verlangsamt und somit teilweise gehemmt ist. Zu dieser Hemmung der Schwanzinvolution gesellt sich bei 90 % der 27 vorher genannten Versuchstiere die Unmöglichkeit, das Operculum seitens eines der beiden Vorderfüße durchzubrechen, welcher Vorgang bei den Kontrolltieren zu Beginn der Schwanzinvolution stattfindet. Die bei den Versuchstieren unter dem Operculum verweilenden Vorderfüße scheinen weder in ihrem Wachstum noch in ihrer Entwicklung gehemmt zu sein, sie dehnen die Opercularwände stark aus, wobei letztere, wahrscheinlich unter dem Drucke der Vorderfüße, sich in geräumige Säcke umwandeln. Da ein zu langes Verweilen der Vorderfüße in diesen Opercularsäcken eine Nekrose der ersteren herbeiführt, diese aber für das Leben der Kaulquappe gefährlich ist, habe ich bei den meisten Tieren, um ihr Leben zu verlängern, die Vorderfüße auf operativem Wege aus den Opercularsäcken herausgenommen, welcher Eingriff seitens der Tiere sehr gut ertragen wird. Diese Anomalie im Verhalten der Versuchstiere scheint mir deswegen interessant zu sein, weil die Foramenbildung im Operculum (wie Braus<sup>5</sup>) dies für *Bombinator*-Kaulquappen nachgewiesen hat) auch bei Abwesenheit der Vorderfüße stattfindet, was darauf hinweist, daß sie nicht auf dem Wege eines seitens der Vorderfüße ausgeübten Druckes, sondern auf dem Wege einer Gewebsinvolution zustande kommt. Somit haben wir in unseren Versuchen neben der Hemmung der Schwanzinvolution auch mit der Hemmung der kurz vorher genannten Gewebsinvolution zu tun.

Dieser Gruppe von Vorgängen, die bei Anwesenheit von Froschhauttransplantaten eine Alteration aufweisen, ist eine Gruppe von Vorgängen gegenüberzustellen (wie z. B. Involution des Darmtraktes, Umfärbung des Farbenkleides, Umformung des Kopfes, Entwicklung des Froschmaules, Wachstum der Vorder- und Hinterfüße), die in ihrem Verlaufe normal erscheinen. Zwischen diesen beiden Gruppen von Vorgängen scheint also eine jedenfalls weitgehende Autonomie zu herrschen, während die gleichzeitige Hemmung mancher Involutionvorgänge entweder auf ihre Korrelation oder auf ihre gemeinsame Abhängigkeit von einer einstweilen nicht näher bekannten Faktorenkette hinweist, deren erstes Glied uns jedenfalls im Froschhauttransplantate gegeben ist.

Die Tatsache der Hemmung mancher Involutionvorgänge steht mit unserer theoretischen Voraussetzung insofern im Einklange, daß auch diese, im allgemeinen, eine Dauerverlängerung larvaler Charaktere

5) Braus, H., Vordere Extremität und Operculum bei *Bombinator* Larven. Ein Beitrag zur Kenntnis morphogener Korrelation und Regulation (Morphologisches Jahrbuch Bd. 35, 1906).

postuliert. Ob aber diese Verlängerung, in unserem Falle, durch Immunisierung oder auf anderem Wege verursacht ist, diese Frage muß erst näher analysiert werden. Die Verschiedenheit, welche in unseren Versuchen die Urodelen den Anuren gegenüber aufweisen, mag vielleicht ihren Grund darin zu haben, daß die „Speziesdifferenz“, schon nur nach morphologischen und physiologischen Kriterien schließend, bei den ersteren, zwischen larvalen und ausgewachsenen Tieren, bedeutend geringer ist als bei den letzteren.

Lemberg, im Januar 1922.

## Über den Begriff „Homologie“ und seine Anwendung in der Embryologie.

Von Karl Peter.

Prof. der Anatomie in Greifswald.

### Inhaltsübersicht.

#### Einleitung.

#### I. Der Begriff „Homologie“.

1. Homologie und kausal-analytische Forschung.
2. Homologie und Abstammungslehre.
3. Homologie und Morphologie.

#### II. Die Anwendung des Homologiebegriffs in der Embryologie.

1. Anlage eines bleibenden Organs (Riechorgan der Amphibien).
  - a) Die primitiven Choanen.
  - b) Unterer Blindsack und Jacobsonsches Organ.
  - c) Die Nasenmuschel der Amphibien.
2. Embryonale Organe.
3. Embryonale Stadien.

Eine erneute Durcharbeitung der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans der Wirbeltiere führte mich zu Problemen, die mich schon vor 20 Jahren beschäftigt hatten.

Es handelt sich um den Vergleich des Geruchsorgans der Amphibien in seinen einzelnen Teilen mit den entsprechenden Partien der Nase der anderen Vertebraten. Sind sie einander homolog? In dieser Frage stehen sich vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte gegenüber.

Vom vergleichenden Standpunkt aus fügt sich das Riechorgan der Lurche gut zwischen das der Fische und der Amnioten ein, entsprechend der systematischen Stellung der Amphibien als niedrigstehender Tetrapoden. Schwierigkeiten entstehen beim Vergleich nicht. Wir finden ein Rohr mit zwei Öffnungen, deren hintere, wie es bei Luftatmern notwendig ist, in die Mundhöhle mündet, — schon die Lungenfische zeigen dies Verhalten, dann auch alle Amnioten. Die Oberflächenvergrößerung geschieht durch Wülste und Blindsäcke, die bei den Am-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [42](#)

Autor(en)/Author(s): Hirschler Jan

Artikel/Article: [Über den Einfluss von Organen metamorphosierter Amphibien auf den Verlauf der Amphibienmetamorphose. 303-308](#)