Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 122 (1942)

Artikel: Über Einheit und Spezialisation in der tierischen Entwicklung

Autor: Baltzer, Fritz

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90435

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 09.01.2026

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

Über Einheit und Spezialisation in der tierischen Entwicklung[1]

Von

Prof. Dr. Fritz Baltzer, Bern

Karl Ernst von Baer hat in dem nach ihm benannten Gesetz dargelegt, dass die verschiedenen Tierformen innerhalb eines « Bauplans » (eines Tierstammes oder einer Tierklasse nach heutiger Ausdrucksweise) als Embryonen einander auffallend ähnlich sind, so verschieden sie auch später im erwachsenen Zustand sein mögen. Die Entwicklung ist «Umbildung einer allgemeinen Grundform in vielfach speziellere Formen ». « Die allgemeinsten Charaktere des Wirbeltieres bilden sich also zuerst » ... « wobei noch die histologische und morphologische Sonderung äusserst gering ist und nur beginnt. » « Indem diese Sonderungen fortschreiten », geht der Embryo aus seiner ersten Grundform, ... « aus dem Charakter einer Tierklasse in den einer Ordnung und einer Familie, später in eine noch beschränktere über usw. » Dieses Baersche Gesetz ist eine biologische Erkenntnis von höchstem Rang. Es ist nicht verwunderlich, dass es nach verschiedenen Seiten hin theoretisch ausgewertet wurde. Seine grösste und über die weise Mässigung des Autors selbst weit hinausdrängende Deutung, die wir hier jedoch nicht näher zu betrachten haben, hat es in stammesgeschichtlicher Richtung durch Haeckel erfahren, nach dessen Ansicht die Gleichartigkeit der frühen Entwicklungsstadien auf der Gleichheit der erwachsenen Ahnenformen beruht. Aber auch von der experimentellen Entwicklungsgeschichte her drängt

[1] Wegen des beschränkten Druckraumes musste der Vortrag für die Veröffentlichung auf die Hälfte seines Umfanges gekürzt und es musste auf Abbildungen verzichtet werden. Infolgedessen kann hier nur ein Teil des Vortrags wiedergegeben werden.

sich eine Auseinandersetzung mit dem BAERschen Gesetz auf. Die Frage lautet dann : In welchem Grade sind nicht nur *morphologisch* bei frühen Embryonen oder embryonalen Organen ähnliche Gestaltungen, sondern in welchem Grade sind auch entwicklungsphysiologische Gemeinsamkeiten vorhanden ? In welchem Grade ist also das System der Entwicklungs*bedingungen* gemeinsam, als deren Folge erst die Embryonalformen entstehen ? [1]

Eine erste Grundlage für die Ähnlichkeit dieser Entwicklungsbedingungen liegt bereits im Anlagenmuster des Eies, das für die Chordaten, auf deren Besprechung wir uns hier beschränken wollen, eingehend untersucht worden ist. Immer sind, wie ausführlich in dem Buche von DALCQ [2] dargelegt wird, die späteren embryonalen Hauptbereiche (der epidermale, neurale, chordomesodermale Bereich usw.) topographisch in sehr ähnlicher Weise im Plasma des Eies angeordnet. Diese ähnliche Topographie erhält sich auch in der nachfolgenden Forschung bis zum Blastulastadium; aber sie steht in schärfstem Gegensatz zu den späteren erwachsenen Tiertypen. Schlechterdings kann man sich kaum verschiedenere Tierformen denken als die schlauchförmigen « wirbellosen » Tunicata (z. B. die Seescheiden) und die verschiedenen Wirbeltiertypen, und doch sind alle Angehörige des Stammes der Chordatiere.

Das Anlagenmuster erhärtet also das BAERsche Gesetz. Man kann allerdings sagen : es handelt sich auch hier um morphologische Dinge. Immerhin aber dreht es sich gleichzeitig um die Ausgangszustände für die nachfolgenden entwicklungsphysiologischen Vorgänge, der Gastrulation, Neurulation und der Bildung der Organanlagen selbst.

Die Determination der embryonalen Hauptorgane geschieht während der Gastrulation und dem anschliessenden Stadium der Neurula.[3] Dann ist die Organisation im wesentlichen skizziert und besonders klar bei der Amphibienentwicklung erforscht : Die Neuralplatte liefert mit ihrem vorderen Teil die Hirnbereiche, ent-

---

[1] Siehe u. a. F. E. LEHMANN : Die morphologische Rekapitulation des Grundplans bei Wirbeltierembryonen und ihre entwicklungsphysiologische Bedeutung. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, LXXXIII, 1938.

[2] A. DALCQ. L'œuf et son dynamisme organisateur. Albin Michel, Paris, 1941.

[3] Für die Neurula siehe vor allem T. YAMADA, Roux' Archiv 137, 1937.

hält gleichzeitig im vordersten Bezirk die Anlagen für die beiden Augenblasen (Retina und Pigmentschicht). Aus der hinteren Hälfte der Neuralplatte entwickelt sich das Rückenmark des Rumpfes, unter ihr liegt in der Mediane der Zellstrang der Chorda, rechts und links flankiert von den Reihen der Mesodermsegmente, aus denen, dem Rückenmark am nächsten benachbart, die Muskelsegmente hervorgehen. Es erübrigt sich hier, auf die zahlreichen anderen Organanlagen einzugehen.

Aber nicht nur die topographisch umschreibbaren Organbereiche selbst, sondern auch die entwicklungsbestimmenden Beziehungen zwischen den einzelnen Bereichen, die Korrelationen, müssen berücksichtigt werden. Eine Reihe von Organanlagen, wie diejenige des Herzens, der Chorda oder der Muskelsegmente, entwickeln sich in hohem Grade unabhängig. Andere aber brauchen nachbarliche Einflüsse. So ist die Anlage der Augenblasen von der richtigen Entwicklung des unterlagernden vordersten Urdarmabschnittes, die Ausbildung der ektodermalen Augenlinsen in vielen Fällen von der Entwicklung der nachbarlichen Augenblasen abhängig, die Anlage der ektodermalen Hörblasen (des späteren inneren Ohrs) vom benachbarten Mesoderm usw.

Unter « Anlage » ist dabei die erste Ausbildung verstanden. Aber auch die normale *weitere* Differenzierung hängt vielfach von Nachbarorganen ab. So ist für die typische *histologische* Verteilung von Nervenzellen und Nervenfasern im Rückenmark eine normale Entwicklung der unterlagernden Chorda und der flankierenden Muskelsegmente notwendig.

Alles dies, die topographischen Anlagen selbst wie die geschilderten Entwicklungsabhängigkeiten können wir in ihrer Gesamtheit als Organisationsplan bezeichnen. Sie machen kraft der vielen Querbeziehungen ein Ganzes, die embryonale Einheit aus.

Kehren wir nun zur Ausgangsfrage zurück : Wieweit ist die frühembryonale Entwicklung nicht nur morphologisch, sondern auch in diesem Organisationsplan bei den verschiedenen Wirbeltierklassen oder, in engerem Rahmen, bei morphologisch verschiedenen *grösseren Untergruppen* einer Klasse gemeinsam ?

Wie unsere Kenntnis von Organisationsplänen fast ganz auf Experimenten beruht, so kann eine Antwort auf die eben bezeichnete Frage auch nur experimentell erlangt werden. Das entscheidende Wort haben dabei die Experimente der xenoplastischen

Transplantation, bei der Anteile stark verschiedener Tierarten zu Chimären verbunden werden. Sie sind für unsere Frage von grösstem Wert, allerdings nicht für Gemeinsamkeiten zwischen verschiedenen Klassen, immerhin aber für solche zwischen den zwei grossen Gruppen innerhalb der einen Klasse, der Amphibien, zwischen Anuren und Urodelen. Diese Experimente gehen auf H. SPEMANN[1] zurück. Wenn ein Stück eines jungen Froschkeimes in frühem Stadium, während der Gastrulation oder Neurulation einem ungefähr gleich alten Molchkeim an den entsprechenden Ort verpflanzt wird, so muss es sich im fremden Körpermilieu entwickeln, und diese weitere Entwicklung kann Aufschlüsse über Gemeinsamkeiten und Differenzen im Organisationsplan der beiden kombinierten Tierformen geben.

SPEMANN und SCHOTTÉ (1932) und vor allem HOLTFRETER (1935, 1936, Roux' Archiv, Bd. 133 und 134) haben festgestellt, dass die in solchen Chimären entstehenden ordnungsfremden Organe ihrem *Typus* nach ortgemässen Charakter haben, dass sich aber *die Art* der Ausbildung herkunftsgemäss vollzieht, also wie beim Spender verläuft. In den klassischen Experimenten der genannten Autoren wurde vor allem zukünftiges Ektoderm beliebiger Herkunft aus einer Froschgastrula in die Kopfregion einer Molchgastrula oder auch umgekehrt aus einer Molchgastrula in einen Froschkeim übergepflanzt. Das Implantat entwickelt sich und liefert, wenn es in den Kopfbereich gekommen war, Froschhornkiefer und Hornzähnchen, Froschhaftdrüsen oder auch erstaunlich gut eingepasste Hirnanteile oder Teile des Viszeralskeletts. Umgekehrt bildet der junge Froschkeim mit einem Implantat von Molchektoderm in der Mundregion später am richtigen Ort einen Molchhaftfaden (HOLTFRETER 1935, ROTMANN 1935).

Die Versuchstiere wurden von den genannten Autoren in jüngerem Alter (von etwa 2 Wochen) fixiert. Sie waren selten ganz normal. Eigene Versuche zeigten, dass die Entwicklungsfähigkeit wesentlich weiter reicht. Damit trat die Frage in den Vordergrund, der dieser Aufsatz gewidmet ist, in welchem Grade und bei welchen Organen die Entwicklungspläne der beiden Amphibienordnungen, der Anuren und der Urodelen, in den *Larven* noch übereinstimmen oder aber auseinandergehen. Dabei lassen sich

[1] Zusammenfassung bei SPEMANN, Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. Springer, Berlin, 1936.

zwei extrem verschiedene Möglichkeiten denken : 1. Es kann der Gegensatz zwischen der Ausbildungsart des Implantats und der entsprechenden Wirtsregion sehr gross sein. Das ordnungsfremde Organ oder Gewebe macht die weiteren larvalen Entwicklungsschritte nicht mit. Ein solches negatives Resultat weist für die betreffenden Stadien und Organe auf verschiedene Entwicklungspläne der beiden Tiertypen hin. Das xenoplastische Organ findet dann offenbar im ordnungsfremden Wirt keine oder sehr wenig spezifische Entwicklungshilfe. Die Richtigkeit der Deutung wird sich vor allem durch den Vergleich der Leistungen solcher Organe nachprüfen lassen, von denen man weiss, dass sie auch in der normalen Entwicklung in verschiedenem Grade der Hilfe benachbarter Organe bedürfen. 2. Es könnte sich anderseits das Implantat in der ordnungsfremden Larve normal weiterentwickeln und dabei in typischer Weise an der Wirtsorganisation teilnehmen. Damit zeigt sich an, dass der Entwicklungsplan der beiden Ordnungen für dieses Organ gleich oder wenigstens sehr ähnlich ist. Dieser Schluss gilt natürlich nur dann, wenn das Organ an und für sich auch bei normaler Entwicklung Umgebungshilfe braucht, was z. B. für das Zentralnervensystem zutrifft.

In vielen Fällen ist natürlich neben der entwicklungsphysiologischen auch die betriebsphysiologische Leistung des Implantats von Interesse, so gerade beim Nervensystem, ebenso auch bei verschiedenen Sinnesorganen.

Unter dieser Fragestellung wurde eine Anzahl von Experimenten ausgeführt. Einige Ergebnisse sollen im folgenden kurz dargestellt werden :

1. *Ordnungsfremde Pigmentzellen.* Eine reichliche ordnungsfremde Pigmentzellenbesiedelung wird erhalten, wenn Stücke der Neuralwülste ausgetauscht werden. Diese Besiedelung bleibt bis in die spätesten Larvenstadien erhalten (Baltzer 1941, Leuenberger 1942, beide in Revue suisse de Zoologie, Bd. 48, 49). Ihre Verteilung passt sich zum Teil in das Muster des Wirts ein. So ordnen sich die schwarzbraunen Laubfrosch- oder Unkenmelanophoren in die charakteristischen dunklen Längsstreifen der jungen Molchlarve ein, die bei den Spenderarten nicht gebildet werden. Die musterbedingenden Faktoren können sich bei den beiden Ordnungen zum Teil vertreten.

2. Ein Stück Neuralrohr, aus dem jungen Molchembryo in den Froschembryo, dessen entsprechendes Stück entfernt worden war, eingepflanzt, bildet eine normal gebaute, gut eingeordnete Rückenmarkstrecke mit Ganglienmasse, Nervenfasern und Spinalganglien. Die Neural-Chimäre schwamm normal herum und wurde 3 Wochen nach der Operation fixiert. Das Implantat ist auf Grund der grösseren Zellkerne mit grosser Klarheit feststellbar. Um die Bedeutung dieser xenoplastischen Entwicklungsleistung zu bewerten, muss man sich vergegenwärtigen, dass ein normales Rückenmark mit richtig verteilter Nervenzellmasse und Fasersubstanz nur unter Mithilfe der umgebenden Organe (der Chorda und der sich entwickelnden Myotome) zustande kommt. Diese somatischen Umgebungsfaktoren wurden dem Molchimplantat hier durch den ordnungsfremden Laubfroschkeim geboten. Er konnte in dieser Hinsicht das Körpermilieu des neuralen Spenders ersetzen. Für die Frage, in welchem Grade die fremde Rückenmarkstrecke auch funktioniert, braucht es ein grösseres Material.

3. Im präsumtiven Vorderhirnbereich einer jungen Molchneurula wurde die eine Hälfte durch den entsprechenden neuralen Sektor einer gleich alten Unkenneurula ersetzt. Es entwickelte sich ein Molchauge mit einem Unkenanteil. Das Tier wurde als 4 Wochen alte Larve fixiert. Der Unkensektor des Auges ist völlig normal eingeordnet mit typischer Retina, Sehelementen, Ganglienzellschichten, Tapetum. Der Implantatbereich ist an den kleineren Zellkernen leicht festzustellen. Auch hier vermag sich also das xenoplastische Material in den fremden Organisationsplan einzuordnen. Liess der sehr ähnliche Bau der Augen und des Rückenmarks bei Frosch- und Unkenlarven eine weitgehende Übereinstimmung auch in entwicklungsphysiologischer Beziehung erwarten, so wird diese Erwartung durch die Experimente bestätigt. Die Versuche werden weitergeführt.

4. Xenoplastische Transplantate in Körperbereichen mit stark divergenten morphologischen Charakteren zeigen ein anderes, jedoch noch nicht entwirrbares Bild. Auch hier ist die Entwicklungsfähigkeit an und für sich, soweit sie lediglich die Erhaltung des Implantats in älteren Larvenstadien anbetrifft, bemerkenswert gross. Die harmonische Einordnung in die Organisation des Wirts aber ist gering.

Hierher gehören Verpflanzungen von Kopfektoderm aus Molchneurulen in Unkenneurulen. Diese Implantate sind auch in alten Larven (bis 7 Wochen nach der Operation aufgezogen) noch erhalten und nehmen u. a. am Mundbereich teil, ohne aber zu besonderen Leistungen zu kommen.

Xenoplastische Molchhautbezirke im Rumpfbereich dagegen ordnen sich gut in die Unkenlarve sein. Sie machen die Entwicklung normal mit und werden wie die Unkenepidermis selbst in der für diese Larven charakteristischen Weise von der unterliegenden Kutis abgehoben.

Zusammenfassend lässt sich folgendes sagen :

1. Während der Gastrulation und Neurulation können sich die Organisationspläne auch bei später stark auseinandergehenden Tiergruppen wie den beiden Amphibienordnungen, noch vertreten. (Spemann, Schotté, Holtfreter). Das morphologische Baersche Gesetz hat hier eine entwicklungsphysiologische Parallele.

2. Auch in den späteren, auseinandergehenden Larvenstadien der beiden Amphibiengruppen gibt es noch Organe mit bemerkenswerter entwicklungsphysiologischer Übereinstimmung: das Neuralrohr und das Auge (eigene Versuche). Beide Organe sind zwar in sich hoch spezialisiert, haben aber doch offenbar ein ähnliches Entwicklungsschema, das über die Grenzen der beiden Amphibienordnungen hinweg eine gegenseitige Vertretung erlaubt. Ähnliches gilt auch für die Hörblase (Holtfreter). Es sind Organe, die auch morphologisch in den beiden Ordnungen weitgehend ähnlich sind.

3. Endlich gibt es Organe mit früh divergenter Entwicklung. Sie erscheinen schon morphologisch als die eigentlichen Träger der grossen systematischen Trennung und sind es nach den bisher gemachten Beobachtungen auch entwicklungsphysiologisch. Hierher gehören nach den bisherigen Versuchen Organe der Mundregion, ferner bestimmte Hautbereiche des Kopfes. Entwicklungsphysiologische Divergenzen und Fähigkeiten der Einordnung gehen hier durcheinander und sind in ihren Grenzen noch unklar.

* * *

Mit diesen Ergebnissen berühren wir stammesgeschichtliche Fragen. Offenbar gibt es, auch wenn stammesgeschichtlich ein neuer, stark abweichender Typus entsteht (wie der Froschtypus

gegenüber dem ursprünglicheren Molchtypus), Organe, deren Entwicklung gewissermassen als Klischee ohne grosse Änderungen übernommen wird. Andere Organe aber erfahren, um einen BÖKERschen Ausdruck zu gebrauchen, eine grundlegende anatomische Umkonstruktion.[1]

Eine Reihe neuerer Autoren betonen gerade auch unter dem Eindruck der entwicklungsphysiologischen Forschung die Ganzheit der Organisation. (BÖKER 1935, KÄLIN 1941, u. A.) « Biologisch-anatomisches Denken ist Ganzheitsdenken » (BÖKER 1935). BÖKER umschreibt von diesem Standpunkt aus auch die Artumwandlung. Sie ist Umkonstruktion, dies will sagen : sie ist *nicht* Änderung an anatomischen Einzelheiten, sondern Änderung « an Komplexen, deren harmonisches Zusammenspiel notwendig ist » (l. c. S. 77). Er hält, da Mutationen nur Einzeländerungen seien, eine Erklärung der Artumwandlung durch Mutationen für unmöglich.

Die genauere Untersuchung der Entwicklung xenoplastischer Organe wird uns Einsichten in den Aufbau der Ordnungsunterschiede zwischen den beiden Amphibiengruppen verschaffen und als Analyse grösserer Systemunterschiede wertvoll sein. Sie wird vielleicht auch zeigen können, ob « Umkonstruktionen » in Einzelunterschiede auflösbar sind und dann vielleicht auch leichter in die Mutationslehre eingebaut werden können.

---

[1] Vgl. A. MEYER-ABICH, Konstruktion und Umkonstruktion. Anatom. Anz. *92*, 1941.