

# UNTERSUCHUNGEN AN CHIMÄREN VON TRITON UND BOMBINATOR

TEIL I

ENTWICKLUNG XENOPLASTISCHER LABYRINTHE UND KOPFGANGLIEN

VON

GERT ANDRES

Mit 18 Tabellen und 45 Textabbildungen

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern)

(Eingegangen Juli 1948)

## INHALT

	Seite
I. EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG . . . . .	388
II. TECHNISCHES . . . . .	390
III. EXPERIMENTE . . . . .	391
A. Die entwicklungsphysiologischen Bedingungen der Labyrinth- entwicklung. . . . .	391
B. Art der Experimente und Übersicht über die hergestellten Chi- mären . . . . .	393
C. Entwicklungsphysiologischer Zustand der verpflanzten Bereiche	397
1. Reaktionsfähigkeit (Kompetenz) des in die <i>Tritoneurula</i> im- plantierten <i>Bombinator</i> -Gastrulaektoderms . . . . .	397
2. Das Verhalten von praesumptiver Kopfeperidermis und von Medullarwulst der <i>Tritoneurula</i> als Isolat und als Implantat in der <i>Bombinator</i> gastrula . . . . .	400
3. Zusammenfassung . . . . .	401
D. Die Entwicklung der Xenoplantate. . . . .	401
1. Entwicklung von <i>Bombinator</i> -Gastrulaektoderm in <i>Triton</i> - Neurulen . . . . .	404
Fall 1: Embryo mit eben gebildetem xenoplastischem Ohr- bläschen . . . . .	404

	Seite
Fall 2: Jüngstes Larvenstadium. Xenoplastische Ohrblase mit Anlage des Ductus endolymphaticus und des Ganglion acusticum . . . . .	409
Fall 3: Junge Larve. Xenoplastische Ohrblase mit erster Anlage der Bogengänge. Beispiel für xenoplastische Kopfganglien . . . . .	413
Fall 4: Molchlarve mit grossem <i>Bombinator</i> -Implantat. Rechtes Labyrinth, fast alle Kopfganglien und starker Anteil der Kopfneuralleiste xenoplastisch. . . . .	431
Fall 5: Molchlarve schlüpfreif, <i>Bombinator</i> bereits fressend. Ohrblasen von <i>Triton</i> und <i>Bombinator</i> mit grösstem Entwicklungsunterschied . . . . .	443
Fall 6: Molchlarve beiderseits mit <i>Bombinator</i> -Labyrinthen. Stadium des Übergangs zu aktiver Ernährung und zum Gebrauch der Vorderbeine . . . . .	450
Fall 7: <i>Triton</i> mit kleinem <i>Bombinator</i> -Implantat rechtsseitig. Larve mit 4-zehigen, gebrauchsfähigen Vorderbeinen und hochentwickeltem xenoplastischem Labyrinth . . . . .	466
Fall 8: Molchlarve mit chimärisch-einheitlichem <i>Bombinator-Triton</i> -Labyrinth . . . . .	486
2. <i>Triton</i> -Implantate in <i>Bombinator</i> . . . . .	496
Fall 9: <i>Bombinator</i> mit <i>Triton</i> -Implantat rechts. Jüngeres Larvenstadium . . . . .	496
Fall 10 und 11: Ältere <i>Bombinator</i> -Larve mit <i>Triton</i> -Labyrinth. Ältere <i>Triton</i> -Larven mit <i>Bombinator</i> -Labyrinthen	505
IV. ZUSAMMENFASSUNG . . . . .	517
V. ABKÜRZUNGEN IN DEN ABBILDUNGEN UND LITERATURVERZEICHNIS.	527

## I. EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG

Die Transplantation von Organanlagen dient seit den Versuchen von SPEMANN, HARRISON und zahlreichen anderen Autoren der entwicklungsphysiologischen Analyse. Dabei können heteroplastische und xenoplastische Kombinationen besonders leistungsfähig sein, wenn Transplantat und Wirt durch ihre Zellcharaktere dauernd unterscheidbar bleiben. In der von uns verwendeten Kombination von *Triton* und *Bombinator* ist dies der Fall: die *Bombinator*-Kerne sind in allen Geweben und Entwicklungsstadien kleiner und blasser als bei *Triton*.

Gerade an xenoplastischen Chimären, zumal bei Amphibien lässt sich jedoch, wie u.a. F. BALTZER 1941 kurz dargelegt hat, noch ein

zweites Problem experimentell angreifen, dasjenige der Entwicklungsähnlichkeit und Organisationsverwandtschaft zwischen Vertretern grösserer systematischer Gruppen. Dies gilt sowohl für einzelne Organe wie für die Gesamtorganisation der systematisch verschiedenen Typen.

Beide Gesichtspunkte sind in den Arbeiten von SPEMANN, HARRISON, HOLTFRETER u.A. verfolgt worden. Nach HOLTFRETER (1935 S. 492) stimmt der „Grundplan des Organisierungsvorganges bei Anuren und Urodelen weitgehend überein“. Doch lassen diese Untersuchungen noch eine Reihe von Fragen offen, u.a. auch diejenige nach der *physiologischen Leistung* der Transplantate. Obschon HOLTFRETER zeigen konnte, dass zwischen den ordnungsfremden Anteilen Nervenverbindungen hergestellt werden, konnte er den Beweis für die entsprechende Sinnes- und nervenphysiologische Zusammenarbeit nicht erbringen (vgl. HOLTFRETER 1935b, S. 459 und 1936, S. 468).

Auch von einem dritten Gesichtspunkt aus, demjenigen der biochemischen Verträglichkeit, sind diese Chimären von Interesse. Er ist einlässlich von COTRONEI und seinen Mitarbeitern behandelt worden (Zusammenstellung bei REVERBERI 1939).

Das Ziel der vorliegenden Arbeit <sup>1)</sup> ist, für die Kombination *Triton-Bombinator* die Entwicklung xenoplastischer Labyrinth und anschließend auch deren statische Funktion zu untersuchen.

Die sinnesphysiologischen Untersuchungen sollen jedoch erst in einem folgenden Teil der Arbeit besprochen werden, ebenso die Frage nach den Grenzen der Zusammenarbeit von Wirt und Implantat, die wir im vorliegenden Teil nur kurz streifen werden (vgl. hierzu ANDRES 1945 und 1946).

Die Art der Transplantationen (vgl. Kap. IIIB S. 00) brachte es mit sich, dass in den Chimären nicht nur xenoplastische Labyrinth, sondern noch zahlreiche andere Organe und Gewebe ektodermaler Herkunft gebildet wurden. Hiervon werden wir nur die *Kopfganglien* und *Nerven* etwas ausführlicher besprechen. Dank der Kerngrössenunterschiede von Wirt und Implantat wird es uns möglich

---

<sup>1)</sup> Die Arbeit ist auf Anregung von Herrn Prof. F. BALTZER entstanden. Ich möchte ihm für die stete Anteilnahme und das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, sowie für seine Unterstützung herzlich danken.

Auch Herrn Prof. F. E. LEHMANN und Herrn Dr. S. ROSIN bin ich für vielfältige wertvolle Hinweise und Ratschläge zu Dank verpflichtet.

sein, die Herkunft der einzelnen Ganglienanteile genauer zu bestimmen, insbesondere die Herkunft der SCHWANN'schen Scheidenzellen. Es werden aber auch Fragen der Morphogenese und der geweblichen Zusammenarbeit berührt, namentlich dort, wo es sich um die Bildung chimärisch zusammengesetzter Ganglien und das Auftreten von Nervenverbindungen zwischen Wirt und Implantat handelt.

## II. TECHNISCHES

Die Gewinnung des Eimaterials von Molchen ist bekannt. Für die Unken bewährte sich die Haltung von 40–60 Stück in möglichst grossen Aquarien (130 × 50 × 45 cm) bei 20–26°C. Reichliche Fütterung ist notwendig. Kopulation und Eiablage traten fast regelmässig nach intensiver Besonnung und Erwärmung des Terraquariums ein. Manchmal liess sich das selbe Ergebnis auch allein durch Zugabe warmen Wassers (30°C) erzielen.

Operiert wurde nach der von BALTZER (1941) angegebenen Methode mit Platinstiften und -Schlingen.

Die *Bombinator*larven erhielten als Futter aufgeschlämmtes Brennesselpulver (von GASCHÉ 1943 zur Aufzucht von *Xenopus*larven eingeführt), was sich sehr gut bewährt hat.

Als Fixierungsmittel dienten hauptsächlich Zenkersche Flüssigkeit und Bouin, für metamorphosierte Tiere auch das von ECKE (1934) empfohlene Gemisch nach Bouin-Hollande (ROMEIS S. 83 § 227). Färbung mit Boraxkarmin-Anilinblau-Orange G. Bei einigen Serien wurden die Schnitte nach der Methode von PETRY 1942 1) mit einer farblosen Lacklösung übergossen; nach Trocknen und Erhärten des Lacks lässt sich dieser durch Einlegen der Platten in Wasser als Folie samt den eingeschlossenen Schnitten vom Glase ablösen. Um unliebsame Schrumpfung zu vermeiden, müssen die Schnitte ganz allmählich vom Alkohol absol. in die Verdünnungsflüssigkeit des Lacks und dann in diesen selbst übergeführt werden 2). Wird das beachtet, dann liefert dieses sehr einfache und praktische Verfahren ebenfalls gute Resultate.

Die wichtigsten Fälle wurden graphisch rekonstruiert. Hierzu habe ich die einzelnen Schnittbilder (Schnittdicke 12  $\mu$ ) ineinander gezeichnet, ähnlich wie Höhenkurven in einer Landkarte, wobei besonders Chorda und Gehirn als natürliche Richtmarken dienten, und darnach ein plastisches Bild des Ganzen

1) Bezogen wurde „Cyclon“-Lack II No. 96295 B, farblos, lufttrocknend und „Cyclon“-Lack-Verdünnung von der Firma Naegely-Eschmann & Cie., Zürich-Oerlikon. Auf die Methode hat uns Prof. E. HADORN, Zürich, aufmerksam gemacht.

2) Jeweils 3–4 Minuten: Alkohol 100% I und II. — 1 Teil Alkohol 100% + 1 Teil Verdünnungsflüssigkeit. — Verdünnungsflüssigkeit. — Verdünnungsflüssigkeit + Lack (einige %). — Übergiessen der Schnitte mit verdünntem Lack und vor Staub geschützt trocknen lassen.

entworfen. Die Ansicht der Rekonstruktion wird durch die Richtung der Schnittführung bestimmt.

Die Stadienbezeichnung geschieht nach GLAESNER (1925), obschon dessen für *Molge vulgaris* (*Triton taeniatus*) gemachte Angaben nicht strikte auch für *Triton alpestris* gelten. Für die *Bombinator*keime liegt keine entsprechende Stadieneinteilung vor. Für die Morphologie der Labyrinth beider Typen diente die Arbeit von BIRKMANN (1940), die sich auf *Triton alpestris* und *Rana temporaria* bezieht, als Grundlage.

### III. EXPERIMENTE

Vor der Beschreibung der Experimente selbst sollen kurz die entwicklungsphysiologischen Bedingungen der Labyrinthentwicklung und der entwicklungsphysiologische Zustand der verpflanzten Bereiche besprochen werden.

#### A. DIE ENTWICKLUNGSPHYSIOLOGISCHEN BEDINGUNGEN DER LABYRINTHENTWICKLUNG

Wie alle ektodermalen Organe bedarf das Labyrinth zu seiner Entstehung der induktiven Mithilfe anderer Keimteile. Nach übereinstimmenden Angaben mehrerer Autoren (LEWIS 1907; ROEHLICH 1929; YNTEMA 1933, 1939; ZWILLING 1941, daselbst weitere Angaben) erreicht der Ektodermbereich, in dem die praesumptive Ohranlage liegt <sup>1)</sup>, erst während der Neurulation allmählich die Fähigkeit zu einer gewissen Selbstdifferenzierung. Vom Ende der Gastrulation an müssen also Faktoren wirksam werden, die das Ektoderm in diesem Areal allmählich zu Ohrbildung bestimmen. Morphologisch sichtbar wird die Ohranlage aber erst nach dem Schluss des Neuralrohrs, und zwar als undeutliche Verdickung der inneren Ektodermis, die sich etwas später als Ohrplakode („Hörplatte“) klarer abgrenzen lässt. In dieser ordnen sich die Zellen fächerförmig an, worauf sich die Platte zur Grube einsenkt, zum Säckchen vertieft und zum Bläschen schliesst. Dieses löst sich darauf von der Epidermis ab und senkt sich in das unterlagernde Bindegewebe ein <sup>2)</sup>. Während ihrer Bildung wird die Ohranlage vom Material der Neuralleiste umströmt (STONE 1922, 1929; RAVEN 1931; TRÄMPUSCH 1941 u.A.), vorn durch die Acusticofacialleiste, hinten

<sup>1)</sup> Genaue Lokalisation dieses Bereichs bei ROEHLICH 1929.

<sup>2)</sup> Die weitere Entwicklung und die morphologischen Verschiedenheiten des Labyrinths bei Molch und Unke werden auf S. 411 ff. beschrieben.

durch diejenige des Glossopharyngeus. Das ventral wandernde Material steht dabei vor und hinter der Labyrinthanlage mit den entsprechenden dorsolateralen und epibranchialen Plakoden in Kontakt (KNOUFF 1927, NIESSING 1932, YNTEMA 1937 u.A.). Medial stehen die Ohrblasen in engster Nachbarschaft zum Nachhirnabschnitt des Neuralrohres, basal werden sie durch Mesoderm vom Kopfdarmepithel getrennt.

Vor allem HARRISON und seine Mitarbeiter haben die Entwicklung des Labyrinths der Amphibien eingehend untersucht und dabei gefunden, dass bis zum Stadium der flachen Ohrplatte die Labyrinthanlage ein äquipotentiell System (DRIESCH) oder plastisches Blastemfeld (nach LEHMANN 1945) ist: vor diesem Stadium bildet eine halbe Anlage noch ein ganzes Labyrinth (KAAN 1926), zwei Anlagen vermögen zu einer einzigen zu verschmelzen (HARRISON 1924), nachher aber nicht mehr. Umgebungseinflüsse bestimmen die Polarität der Ohranlage. Schon während sich die Ohrplatte bildet, wird die antero-posteriore Achse festgelegt, bis zum Schluss des Bläschens ist dann auch die dorso-ventrale Achse fixiert (HARRISON 1936, 1945; HALL 1939, 1941).

Nach den bisherigen Erfahrungen dürfte der erste Anstoss zur Induktion des Ohres wohl vom Kopfmesoderm aus gehen (eingehende Diskussion zuletzt bei ZWILLING 1941 und HARRISON 1945); Fähigkeit zu Ohrinduktion besitzen aber auch das Nachhirn (STONE 1931, RAGOSINA 1937, GORBUNOVA 1939, KOGAN 1939, HARRISON 1945 u.A.) und das auswandernde Material der Kopfneuralleiste (zuletzt TRAMPUSCH 1941a, b). Für die Polarisierung der Ohranlage kommen wohl am ehesten die beiden letzteren in Frage (TRAMPUSCH 1941, HARRISON 1945, HOERSTADIUS und SELLMAN 1945). Die Experimente HARRISONS (1945, S. 287–292) zeigen eindrucklich, dass zur normalen Entwicklung des Labyrinths das Zusammenspiel *aller* Induktoren unbedingt notwendig ist. Schon der Ausfall eines einzigen (z.B. des Nachhirns) setzt die Entwicklungsfähigkeit der Ohrblase sehr stark herab.

Charakteristisch ist die lang anhaltende Abhängigkeit von den induktiven Umgebungseinflüssen: selbst vollständig abgeschnürte Ohrbläschen erweisen sich als unfähig, ausserhalb der Ohrregion normale Formen auszubilden (STERNBERG 1924, BALINSKY 1925, FILATOV 1927 u.A.). Zur Realisierung der typischen Labyrinthstruktur scheint das Vorhandensein von reaktionsfähigem Kopfmesenchym notwendig zu sein (KAAN 1930, 1938).

In späteren Stadien veranlassen spezifische, vom Labyrinth ausgehende Induktionsreize das umliegende Mesenchym, sich reichlich um das Labyrinth anzusammeln und zu einer festen Kapsel zu verknorpeln (KAAN). Es spielen vor allem die Korrelationen zwischen der epithelialen Ohrblase und dem umliegenden mesodermalen Bindegewebe eine entscheidende Rolle (KAAN 1930, 1938 u.A.).

Diese Hinweise mögen genügen um zu zeigen, dass bei der Induktion und Entwicklung eines xenoplastischen Labyrinths vielfache Bedingungen erfüllt sein müssen, soll dieses auch nur eine annähernd normale Form und Differenzierung erreichen. Trifft dies zu, wofür schon einige Fälle von HOLTRETER (1935b, S. 466 ff.) sprechen, dann sind bei gleichzeitiger richtiger Innervierung die morphologischen Voraussetzungen für eine harmonische sinnes- und nervenphysiologische Einordnung in den Funktionsplan des Wirtsorganismus gegeben.

#### B. ART DER EXPERIMENTE UND ÜBERSICHT ÜBER DIE HERGESTELLTEN CHIMÄREN

Wir hatten das Ziel, möglichst die ganze Entwicklung der xenoplastischen Labyrinth von der ersten Induktion bis zum ausgebildeten Organ zu verfolgen und Chimären mit möglichst normalen fremden Labyrinth zu erhalten. Die ausgeführten Experimente sind in 2 Hauptgruppen einzuteilen: I. Austausch zwischen Molch- und Unkenkeimen in gleichen Entwicklungsstadien, II. Verpflanzung zwischen verschiedenen weit entwickelten Keimen.

##### *Versuchsgruppe I*

Bei der ersten Gruppe wurde angestrebt, möglichst entsprechende Bereiche orthotop und mit gleicher Orientierung wechselzeitig auszutauschen. Je nach dem Entwicklungsstadium der verwendeten Keime betraf dies:

1. Transplantation von Ektodermstücken der Kopffregion zwischen Neurulen. Mit dem Kopfektoderm sollten auch die praesumptiven Ohranlagen ausgetauscht werden (Abb. 1, Exp. I).
2. Verpflanzung sich einstülpender Ohrgrüben zwischen Embryonen im Augenblasenstadium. (Abb. 1, Exp. II).

3. Austausch geschlossener Ohrbläschen zwischen noch etwas älteren Embryonen.

Zur ersten Gruppe wären auch die HOLTFRETERSchen Experimente (1935) zu rechnen. Er transplantierte Ektodermstücke zwischen frühen Gastrulen und erhielt neben gut entwickelten Hirnchimären u.a. auch *Rana*-Ohrblasen im *Triton*wirt. Jedoch stellte sich, wie er selber (l.c. S. 468) ausführt, „die xenoplastische Induktion der Ohrblase als ein nur in seltenen Fällen einigermaßen normaler Entwicklungsvorgang dar“. HOLTFRETER führt das auf den Entwicklungsvorsprung der Anurenorgane zurück: „In dem Stadium, wo das Froschektoderm schon reaktionsbereit geworden ist, sind die Induktoren des sich langsamer entwickelnden *Triton*wirtes wahrscheinlich noch nicht herangereift oder aufeinander abgestimmt: Das „Kreuzfeuer“ des Induktionsfeldes ist noch nicht zentriert. So entstehen dann gleichzeitig an verschiedenen Stellen mehrere Froschohrblasen, die auffallenderweise immer zu weit rostral liegen. Wenn dann auch das *Tritonektoderm* reaktionsfähig geworden ist, so entsteht noch eine weitere, und zwar erst diese an der richtigen Stelle. Nach dieser Hypothese wäre zu erwarten, dass bei Verwendung von etwas jüngerem Froschektoderm, das sich im gleichen Reaktionsstadium mit dem Wirtsektoderm befindet, nur eine normale und vielleicht chimärische Ohrblase an richtiger Stelle gebildet wird“. Ausser dem Mangel an zeitlicher Kongruenz konnte beim HOLTFRETERSchen Experiment auch die schwierigere Aufzucht von Keimen, die als frühe Gastrulen enthüllt und operiert wurden, Störungen mit sich bringen. Bei unseren Experimenten suchten wir eben dies zu vermeiden, indem wir zwischen älteren Keimen transplantierten (vgl. auch BALTZER 1941, 1942).

Trotzdem war der Erfolg dieses Experiments, wenigstens was die Entwicklung des xenoplastischen Labyrinths betraf, unerwartet schlecht. Es entstanden nur 12, bzw. 17,7% gut entwickelter Labyrinth (vergl. Tab. 1). Auf die Ursachen hierfür können wir im Einzelnen nicht eingehen. Sie dürften bei der Gruppe I vor allem darauf zurückzuführen sein, dass Wirt und Implantat nicht nur im Entwicklungstempo, sondern auch in ihrer Massenentwicklung stark voneinander abweichen.



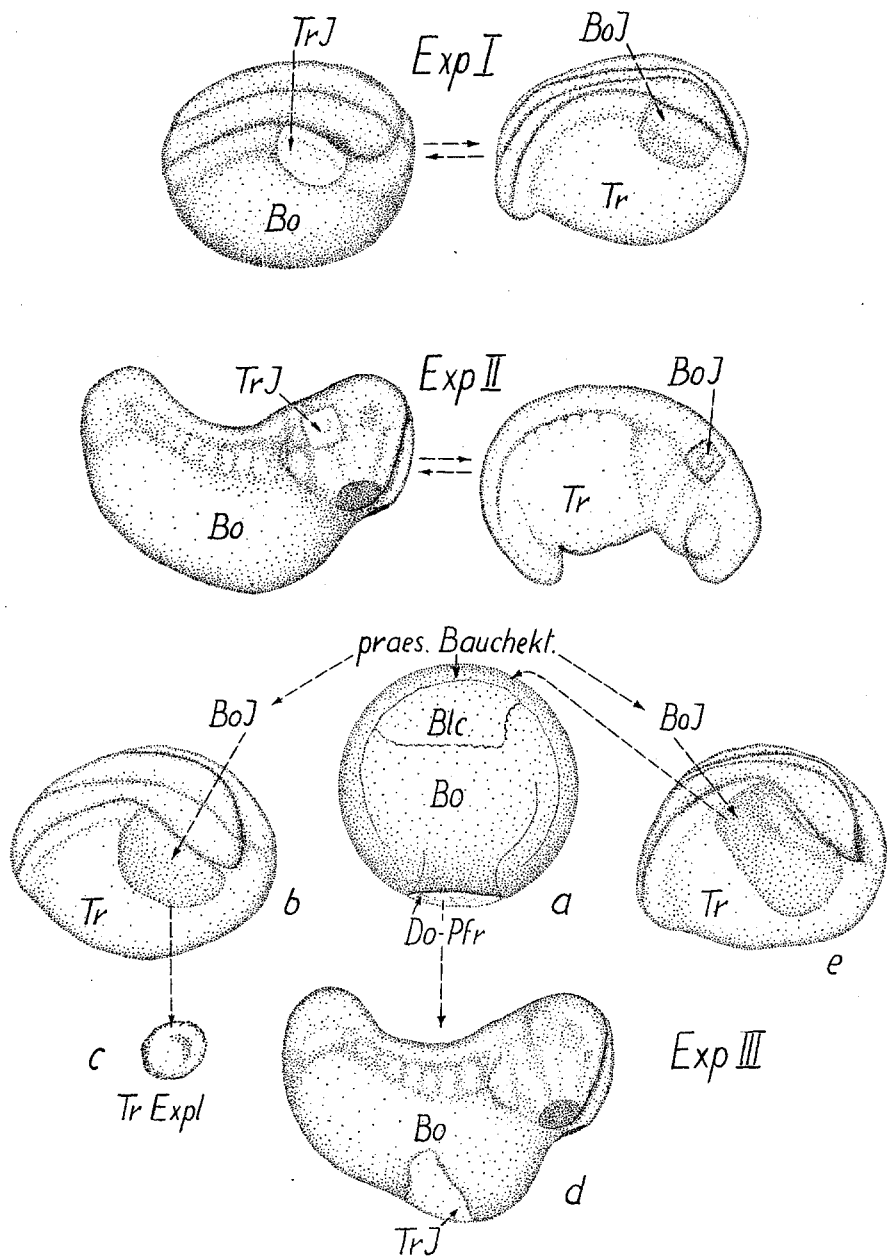


Abb. 1. Operationsbilder. I. Austausch zwischen *Triton*- und *Bombinator*-Neurula, 1 Stunde nach der Operation (nach Protokollskizzen des Falles XVIII *Bo*<sub>4</sub> A<sub>4</sub>). Der Implantatbereich umfasst Neuralleiste, praesumptive Epidermis und Labyrinthanlage. II. Austausch von Ohrgrübchen zwischen Keimen im Augenblasenstadium. III. Austausch zwischen *Bombinator*-Gastrula und *Triton*-Neurula. a) *Bombinator*-Gastrula, Spender von praesumptivem Bauchektoderm, Schema nach GOETTE 1874, Fig. 31. b) *Triton*-Neurula mit *Bo*-Implantat, 6 Stunden nach der Operation (nach Photo). c) Explantat des aus b) entnommenen *Triton*-Materials. d) *Bombinator*-Keim, 1½ Tage nach der Operation, mit *Triton*-Implantat im Rumpf, das aus der Neurula e) stammt. d) und e) nach Photographien des Keimpaars XXVIII *Bo*<sub>2</sub> A<sub>2</sub> gezeichnet. Blc — Blastocoel, Do-Pfr — Dotterpfropf. Vergr. ca. 15×.

*Versuchsgruppe II*

Bei der Besprechung seiner Versuche hat HOLTFRETER (1935b, S. 468) die Ansicht geäußert, dass nach Transplantation von Ektodermbereichen zwischen jüngeren Anurengastrulen und etwas älteren Molchgastrulen „nur *eine* normale und vielleicht chimärische Ohrblase an richtiger Stelle gebildet wird“. Ich habe nichtunterlagertes Ektoderm der mittleren Unkengastrula in die frühe Molchneurula verpflanzt (Abb. 1, Exp. III). Dieses Ektoderm ist noch frei von induktiven Einflüssen seitens des Kopfdarmes und des Mesoderms. Bei seiner Verpflanzung spielt einzig die richtige Grösse des Implantats eine Rolle, seine Orientierung im Wirt ist ohne Belang, Mesoderm wurde nie mit verpflanzt. Da das Ektoderm, dem das Implantat entstammte, im normalen Verband des Spenderkeims nur Bauchepidermis, nach Isolation (vergl. HOLTFRETER 1938a) aber nichts als atypische Epidermisblasen bildet, müssen alle Differenzierungen, die dieses *Bombinator* ektoderm im *Triton* keim liefert, durch den ordnungsfremden Wirt induziert worden sein. Je nach der Grösse des Implantats wird dabei wesentlich mehr als nur Ohrblase gebildet (vgl. ANDRES 1946): Kopf- und Kiemenepidermis, als Plakodenabkömmlinge Seitenlinien und Anteile von Kopfganglien, aus dem Bereich der Neuralleiste hauptsächlich Mesenchym, Knorpel und Pigmentzellen. Das bei Austausch zwischen Neurulen so störende ungleiche Entwicklungstempo der beiden Partner wird hier experimentell ausgenützt: Das schneller sich entwickelnde *Bombinator*implantat holt den langsameren *Triton*keim gerade im entscheidenden Stadium während der Bildung des Ohrbläschens ein. Dieser Vorteil ist aber naturgemäss nur gegeben, wenn die *Bombinator*gastrula als Spender und die *Triton*neurula als Wirt benützt wird. Diese Einseitigkeit unseres Hauptexperimentes brachte es mit sich, dass für die Entwicklung des *Bombinator*labyrinths in *Triton* ein viel grösseres Versuchsmaterial vorliegt als für die reziproke Kombination.

In Tab. 1 sind alle bis zur Schnittuntersuchung gelangten Fälle, nach den verschiedenen Operationstypen geordnet, zusammengestellt.

TABELLE 1. ÜBERSICHT ÜBER DIE HERGGESTELLTEN CHIMÄREN

Experiment	Gesamtzahl der Fälle	Kein xenoplast. Lab. entwickelt	Schlecht entwickelt. xen. Lab.	Xen. Lab. gut entw. oder mit geringen Defekten
I				
Austausch zwischen Neurulen				
{ <i>Bo</i> -Impl. in <i>Triton</i> .	34	4 (11,7%)	24 (70,6%)	6 (17,7%)
{ <i>Tr</i> -Impl. in <i>Bomb</i> .	25	7 (28%)	15 (60%)	3 (12%)
II				
Austausch zwischen älteren Keimen				
{ <i>Bo</i> -Impl. in <i>Triton</i> .	8	—	4 (50%)	4 (50%)
{ <i>Tr</i> -Impl. in <i>Bomb</i> .	24	1 (4,2%)	16 (66,6%)	7 (29,1%)
III				
<i>Bomb</i> -Gastrulaekt. in <i>Trit</i> -Neurula implantiert	106	5 (4,7%)	54 (51%)	47 (44,3%)

Es ist aus ihr ersichtlich, dass die Entwicklung des *Bombinator*labyrinths in *Triton* und davon wiederum Experiment III uns am meisten beschäftigen werden.

#### C. ENTWICKLUNGSPHYSIOLOGISCHER ZUSTAND DER VERPFLANZTEN BEREICHE

##### 1. Reaktionsfähigkeit (Kompetenz) des in die *Triton*-Neurula implantierten *Bombinator*-Gastrulaektoderms

Aus neueren Untersuchungen (z.B. RAVEN 1935, 1938 und vor allem HOLTFRETER 1938) wissen wir, dass verschieden altes Ektoderm auf dieselben Induktoren in ganz verschiedener Weise reagiert. So ist die Bereitschaft des Ektoderms, auf neurale Induktion hin Nervengewebe zu bilden, zu Beginn der Gastrulation am grössten, nimmt dann immer mehr ab, um bis zum Stadium der Neurula völlig zu erlöschen. Die neurale Kompetenz (WADDINGTON und NEEDHAM 1936, s. auch LEH-

MANN 1945) des Ektoderms erreicht also in einer bestimmten Entwicklungsphase ein Maximum und fällt darauf wieder ab.

Nach HOLTFRETER (1938) gilt dies auch, wenn man das Ektoderm (*Triton alpestris*) vom frühen Gastrulastadium an isoliert in physiologischer Salzlösung züchtet und erst später in die Induktionsbereiche der Neurulen von *Triton* oder *Bombinator* implantiert.

Das von uns im Experiment III verwendete Ektoderm wird erst zuletzt beim Schluss des Urmundes von Entoderm und Mesoderm unterlagert (Abb. 1). Bis zu diesem Moment bleibt es somit frei von induktiven Einflüssen seitens der genannten Blasteme. Zwischen der Versuchsanordnung HOLTFRETERS und unserem Experiment III bestehen keine prinzipielle Unterschiede: Bei HOLTFRETER wird das Ektoderm künstlich isoliert, in unserem Falle bleibt es längere Zeit „in situ“ isoliert. Entsprechend dieser ähnlichen Isolation können unsere Versuche in der gleichen Richtung Aufschluss geben. Eine Einschränkung gegenüber den HOLTFRETERSchen Untersuchungen besteht allerdings darin, dass wir nur Ektoderm eines einzigen Stadiums (Gastrula mit mittlerem bis kleinerem Dotterpfropf) prüften und dieses Material nur in den Bereich der späteren Ohranlage und der angrenzenden Areale transplantierten.

In Tabelle 2 sind die Leistungen dieser Transplantate zusammengestellt und gleichzeitig denjenigen des Experiments I (Austausch zwischen gleich alten Partnern) gegenübergestellt. Das *Bombinator*-Gastrulaektoderm wurde durch den *Triton*-Wirt zu streng ortsgemässen Differenzierungen induziert. Labyrinth und Acusticus überwiegen. Dies hängt wohl in erster Linie von der Lage der Implantate ab. Sie bedecken das Areal der Labyrinthanlage häufiger als die angrenzenden Ektodermbereiche, aus denen vorn die Plakoden des Facialis und des Trigemini, hinten diejenigen des Glossopharyngeus-Vagus sowie die äusseren Kiemen hervorgehen. Die Derivate der Neuralleiste stehen gegenüber dem Experiment I (Austausch zwischen Neurulen) zurück. Dies kommt einerseits davon her, dass wir zwischen der *Bombinator*- und der *Triton*-Neurula öfter mehr Wulstmaterial und weniger angrenzende Epidermis austauschten, andererseits scheint das ältere praesumptive Bauchektoderm auf die Induktion im *Triton*-Wirt doch leichter mit Bildung von Plakoden als mit Derivaten der früher erscheinenden Neuralleiste zu reagieren. Gänzlich fehlen Gehirnbildungen, die

beim Austausch zwischen Neurulen bei 45% der Fälle auftraten. Bei beiden Experimenten (I und III) wurden ungefähr die gleichen Areale (Kopfseitenektoderm und ein Stück Kopfwulst) durch ordnungsfremdes Material ersetzt. Dass das Xenoplantat im Versuch I Hirnteile liefert, ist nicht verwunderlich, da ja in diesem Experiment das Implantat der Neurula orthotop entnommen wird und damit — soweit es

TABELLE 2. DIFFERENZIERUNGSLEISTUNGEN DER XENOPLANTATE BEI DEN EXPERIMENTEN I UND III. BEIM AUSTAUSCH ZWISCHEN NEURULEN WURDEN BEIDE KOMBINATIONEN BERÜCKSICHTIGT. EINE REIHE WEITERER DIFFERENZIERUNGEN, WIE RIECHGRUBE, LINSE, HAFTORGAN USW. WURDEN IN DER TABELLE NICHT ANGEFÜHRT, DA DIE IMPLANTATE NUR SELTEN BIS IN IHRE REGION REICHTEN

Differenzierung	Austausch zwischen Neurulen ( <i>Bo.</i> + <i>Tr.</i> zusammen)			<i>Bombinator</i> -Gastrulaek- toderm in <i>Triton</i> .		
	Anzahl Fälle	+	%	Anzahl Fälle	+	%
Epidermis . . . . .	58	54	93,1	107	107	100
Kiemenepidermis . . . . .	59	2	3,4	106	35	33
Trigeminus . . . . .	57	39	68,4	78	64	82
Facialis . . . . .	57	33	57,9	80	70	87,5
Acusticus . . . . .	57	38	66,6	103	96	93,2
Labyrinth . . . . .	59	48	81,3	106	101	95,3
Glossophar.-Vagus . . . . .	57	24	42,1	80	65	81,2
Pigment . . . . .	54	53	98,1	107	75	70,1
Mesenchym . . . . .	55	48	87,3	101	57	56,4
Knorpel . . . . .	59	52	86,1	105	63	60
Gehirnteile . . . . .	59	27	45,7	—	—	—

Neuralleiste umfasst — bereits eigene neurale Tendenzen besitzt (vgl. folg. Abschnitt). Implantierte HOLTFRETER (1938) undeterminiertes Ektoderm früher Gastrulen in denselben Bereich der Neurula, dann entstanden häufig umfangreiche und überzählige Gehirnbildungen <sup>1)</sup>,

<sup>1)</sup> Ähnliche Transplantationen führte G. A. SCHMIDT (1937) zwischen *Bombinator igneus* und *Triton taeniatus* aus; er gibt aber nur an, dass Ohrblasen in 100% der Fälle vom *Triton*-Wirt induziert wurden. Über Gehirnbildungen wird nichts ausgesagt.

in unseren Fällen dagegen niemals. Die Gegenüberstellung zeigt deutlich, dass die praesumptive Epidermis während der Gastrulation eine Einschränkung der neuralen Kompetenz erfahren hat, während diejenige für Neuralleiste, Plakoden und Ohrblase erhalten geblieben ist.

2. *Das Verhalten von praesumptiver Kopfepidermis und von Medullarwulst der Triton-Neurula als Isolat und als Implantat in der Bombinator-Gastrula.*

Die Bereiche, die wir beim Experiment III der *Triton*-Neurula entnahmen und die meist aus Neuralleiste und praesumptiver Epidermis bestanden, wurden teilweise als Isolate weitergezüchtet. In der Mehrzahl der Fälle wurden sie aber an Stelle der entnommenen Ektodermstücke in die *Bombinator*gastrula implantiert und kamen dabei in die mittlere ventrale Rumpfregeion des *Bombinator*-Keims zu liegen (Abb. 1). Immer waren die Differenzierungsleistungen dieses *Triton*-Materials sehr spärlich.

Im Isolat entstanden gleich wie bei MANGOLD (1937, Exp. 2, Abb. 16) nur unternormale Ohrblasen ohne Sinnesepithelien und Otolithe. Typischere Ohrblasen mit Sinnesepithel und Ductus endolymphaticus erhält man nach MANGOLD nur dann, wenn gleichzeitig mit Wulst und Epidermis auch noch entomesodermale Unterlagerung mitexplantiert wird.

Noch weniger leistete dasselbe Material als Implantat in der praesumptiven Bauchregion der *Bombinator*-Gastrula. Wahrscheinlich machten sich hier Schädigungen durch den Anurenwirt geltend. Dafür spricht, dass auch die Epidermis (von einer Ausnahme abgesehen) hier viel abnormer entwickelt war als bei den Isolaten.

Aus dem Kopfwulstmaterial entwickelten sich in den meisten Fällen Pigmentzellen und Mesenchym. Nie war dagegen Knorpelgewebe aufgetreten. Auch MANGOLD erwähnt bei seinen Isolaten nie Knorpelbildung, auch dann nicht, wenn das unterlagernde Entomesoderm mitexplantiert wurde. Dieser Befund unterstützt die Ansicht von S. HOERSTADIUS und S. SELLMAN (1945), dass das praesumptive Knorpelmaterial der Neuralleiste auf dem früheren Neurulastadium noch nicht zur Selbstdifferenzierung fähig ist, sondern hierfür der induktiven Mithilfe des Kiemendarmes bedarf.

### 3. Zusammenfassung

Die Differenzierungsleistungen, welche wir in Tabelle 2 zusammengestellt haben, geben uns Aufschluss über den entwicklungsphysiologischen Zustand des verpflanzten Ektoderms im Moment der Transplantation.

*Bombinator*-Ektoderm, das noch nicht durch Mesoderm und Ektoderm unterlagert ist, hat auf dem Stadium der Gastrula mit mittlerem bis kleinerem Dotterpfropf schon eine deutliche *Kompetenz* erfahren: Es wird im Kopfbereich der Wirtsneurula ortsgemäss zur Bildung von *Neuralleiste* (Mesenchym, Knorpel, Pigment), *Ohrblase* und *Plakoden* (Kopfganglien) induziert, ist jedoch nicht mehr imstande, typische Gehirnteile zu bilden. Damit stimmen unsere Ergebnisse mit denjenigen *HOLTFRETERS* (1938) überein.

Die praesumptive Ohranlage und das Wulstmaterial der *Triton*-Neurula liefern in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von *MAN-GOLD* (1937), *ROEHLICH* (1929), *YNTEMA* (1933, 1939), *HOERSTADIUS* und *SELLMAN* (1945) u.a.A., nach Isolation oder nach heterotoper Transplantation in dem Bauchbereich der *Bo*-Gastrula stark atypische Ohrbläschen, ferner heterotop Neuralgewebe, Pigment und Mesenchym, aber nicht Knorpel. Diese Leistungen geben Aufschluss über die *Eigentendenzen* (nach *RAVEN* 1938). Wie weit für die mangelhafte Entwicklungsfähigkeit der Ohrblase ein geringer Determinationsgrad oder das Fehlen geeigneter Realisatorsysteme verantwortlich ist (*YNTEMA* 1933, 1939), entscheiden unsere Versuche nicht.

#### D. DIE ENTWICKLUNG DER XENOPLANTATE

Anhand von 10 typischen Beispielen soll in diesem Kapitel die Entwicklung der xenoplastischen Labyrinth über eine Reihe von charakteristischen Stadien verfolgt werden. Es ist uns jedoch nur beim *Bombinator*-Labyrinth in *Triton* möglich, eine annähernd lückenlose Entwicklungsreihe zu geben; 8 der 10 Beispiele gehören zur Gruppe III unserer Experimente und nur die beiden letzten zu Gruppe I und II (vgl. S. 397 Tab. 1).

Die Normalentwicklung des Labyrinths von *Triton alpestris* und *Rana temporaria* hat *BIRKMANN* 1940 eingehend untersucht. *BIRKMANN* beschränkt sich im Wesentlichen auf das häutige Labyrinth.

Dagegen ist für uns auch die Entwicklung der bindegewebigen und knorpeligen Ohrkapsel von Interesse, denn im Falle der Xenoplastik gehört das häutige Labyrinth jeweils der einen und die Ohrkapsel oft ganz der anderen Art an. Die Entwicklung dieses Anteils hat GAUPP 1906 in O. HERTWIGS Entwicklungslehre Bd III<sub>12</sub> für Urodelen (S. 693 ff) und Anuren (S. 720 ff.) genau beschrieben.

Die engen Beziehungen in der Morphogenese des Labyrinths, der Ganglienplakoden und der Neuralleiste erfordern ihre gemeinsame Darstellung; dies umso mehr, als die xenoplastischen Ektodermimplantate oft an der Bildung von Neuralleiste und regelmässig an der von Ganglienplakoden beteiligt sind (vgl. Tab. 2 S. 339). Im Folgenden werden wir Knorpel, Mesenchym und Pigment als wichtigste ektomesodermale Derivate der Neuralleiste nur kurz, die Kopfganglien mit ihrer heterogenen Zusammensetzung dagegen ausführlicher besprechen.

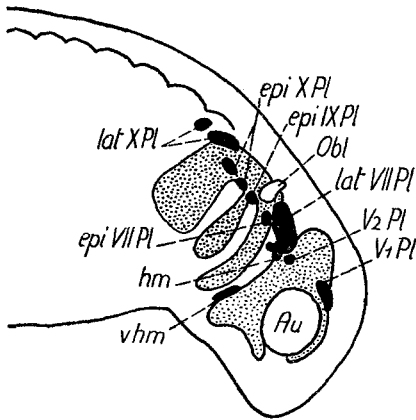


Abb. 2. Anordnung der lateralen (lat) und epibranchialen (epi) Plakoden (Pl) und der Neuralleiste (punktiert) bei *Amblystoma punctatum*, Stadium 25 nach HARRISON. Schema nach STONE 1922. Bezeichnungen z.T. abgeändert. hm = hyomandibulare Seitenlinienplakode, vhm = ventrale hyomandibulare Seitenlinienplakode (Vgl. Tab. 3).

den wir Knorpel, Mesenchym und Pigment als wichtigste ektomesodermale Derivate der Neuralleiste nur kurz, die Kopfganglien mit ihrer heterogenen Zusammensetzung dagegen ausführlicher besprechen.

Die Kopfganglien entstehen aus mehreren, ursprünglich voneinander getrennten Anlagen, den lateralen und epibranchialen Plakoden und einem meist geringen Anteil Neuralleiste (Abb. 2). Vergleichend-anatomisch stehen die Plakoden des Trigeminus ausserhalb der Reihe der lateralen und epibranchialen Plakoden, doch entwickeln sie sich entsprechend wie diese. Während

sich das Material der Neuralleiste auf bestimmten Bahnen in allgemein dorsoventraler Richtung bewegt, führen die Plakoden, die in enger topischer Beziehung zur Neuralleiste entstehen, nach ihrer Loslösung aus der Epidermis einwärts gegen das Zentralnervensystem gerichtete Bewegungen aus. Während und nach ihrer Einwanderung verschmelzen



die einzelnen Anlagen miteinander und bilden die charakteristischen Ganglienkomplexe. Gerade durch diese komplizierte Morphogenese und die vielfältigen Beziehungen zu den anderen Kopforganen sind die Ganglien geeignet, das Zusammenspiel von Wirt und Implantat in der Chimäre zu untersuchen. Hierbei stellen sich ähnliche Fragen wie bei der Entwicklung der xenoplastischen Labyrinth, doch mit veränderten und teilweise erweiterten Aspekten. Vor allem werden uns folgende Fragen öfter beschäftigen:

1. Reagiert das Implantat ortsrichtig auf die Induktionseinflüsse des Wirtskeims? M.a.W.: lassen sich Beziehungen zwischen der Ausdehnung des Implantats und der aus ihm allfällig entstandenen Ganglienanteile nachweisen?
2. Verläuft die Entwicklung in der Richtung der Spender- oder der Wirtsart?
3. Ergänzen sich Implantat- und Wirtsanteile zu harmonischen Einheitsbildungen oder treten dabei Störungen auf?
4. Lassen die Leistungen der Transplantate Rückschlüsse auf die normale Herkunft und Entstehungsweise der Ganglien zu?

Darüber hinaus sind noch weitere Differenzierungen aus den Transplantaten entstanden: stets Epidermis, fast immer Sinnesknospen von Seitenlinien, häufig Kiemen (Epidermisanteil), seltener Riechgrube und Linse u.a. mehr. Davon werden uns nur die xenoplastische Epidermis und im Zusammenhang mit den Kopfnerven die Seitenorgane öfter beschäftigen. Von den übrigen Differenzierungen wird nur beiläufig die Rede sein.

Zur leichteren Orientierung ist in Abb. 2 die Topographie der Plakoden (schwarz) und der Neuralleiste (punktiert) nach STONE (1922, S. 431, Abb. 5) unter Abänderung einiger Bezeichnungen wiedergegeben. Die Beziehungen der Epidermisplakoden zu den fertigen Ganglien gibt Tab. 3. In den folgenden Beschreibungen werden wir öfter auf die hier dargestellten Elemente zurückgreifen.

TABELLE 3. ÜBERSICHT ÜBER DIE EPIDERMISPLAKODEN UND DIE AUS IHNEN ENTSTEHENDEN KOPFGANGLIEN (VGL. HIERZU ABB. 2 UND 10-11 S. 417 und 419)

Plakode	Ganglion	Charakter des Ganglions
Ophthalmicus-Plakode (V <sub>1</sub> Pl)	Ophthalmicus-Ganglion (V <sub>1</sub> ) des Trigeminus	Ganglion der Allgemein-Sensibilität (bes. auch Haut)
Plakode des Ganglion Gasseri (V <sub>2</sub> Pl)	Ganglion Gasseri (V <sub>2</sub> ) des Trigeminus	„
Praelabyrinthäre (Facialis-) Plakode (lat VII Pl)	Dorso- und Ventrolateralganglion (dl, vl VII) des Facialis	Ganglien der speziellen Hautsensibilität: Innervierung von Seitenorganen
Epibranchiale Facialis-Plakode (epi VII Pl)	Viszeralganglion des Facialis (vis VII)	Viszerale Sensibilität (bes. Innervierung von Geschmacksknospen)
Ohrplakode	Ganglion acusticum (VIII)	Spezielle Sensibilität (des Labyrinths)
Epibranchiale Plakoden von Glossopharyngeus und Vagus (epi IX und X Pl)	Viszeralganglion des Glossopharyngeus und Vagus (vis IX und X)	Ganglion der viszeralen Sensibilität (Innervierung der Kiemenbogen, X u.a. auch Herz und Darm)
Lateralplakoden von (IX) und X (lat X-Pl), postlabyrinthäre Plakoden	Dorso- und Ventrolateralganglien von IX und X (dl, vl IX und X Pl)	Ganglien der speziellen Hautsensibilität (Innervierung von Seitenorganen).

### 1. Entwicklung von Bombinator-Gastrulaektoderm in Triton-Neurulen.

Fall 1: Embryo mit eben gebildetem xenoplastischem Ohrbläschen. Wirt 1A, Spender 1Bo. (Prot. Nr. XXXIX A<sub>3</sub>)

#### A. Übersicht:

1. Operation: Der Triton-Neurula wurde links ein grosses Stück Bo-Gastrulaektoderm implantiert.

2. Entwicklungstempo: Das bei der Operation zu junge Bombinator-

implantat hat das arteigene Entwicklungstempo beibehalten und den Wirtskeim in seiner Entwicklung eingeholt.

3. *Induktion durch den Wirt*: Das *Bo*-Implantat, das im Normalkeim Bauchhaut gebildet hätte, wurde in der Kopffregion des Tritonkeims durch diesen regionsgemäss induziert zur Bildung von Ganglioplakoden (Trigeminus, Facialis, postlabyrinthäre Plakode),

von Ohrblase und Neuralleiste (mandibulares, hyales und branchiales Ektomesoderm).

4. *Kompetenz*: Der im Bereich der Neuralplatte liegende Anteil des Implantats bildete keine Gehirnantile (Verlust an neuraler Kompetenz).

5. *Entwicklungstypus*: Die Ohrblase zeigt deutlich Spender Eigenschaften (Form, Dicke des Epithels, Bildung eines weiten Lumens, Mitosenzahl).

Weniger übersichtlich sind die Verhältnisse bei den Plakoden: die Ophthalmicus-Plakode des Trigeminus erscheint gestört, die praelabyrinthäre Facialisplakode gleicht derjenigen der Spenderart, die Plakoden des Glossopharyngeus und Vagus sind noch wenig entwickelt. Das Ektomesoderm der Neuralleiste ordnet sich harmonisch im Wirtskeim ein. Auf eine ausführlichere Beschreibung der Ganglienanlagen und der Neuralleiste wird im vorliegenden Beispiel verzichtet.

## B. Operation und Lebendbeobachtung

17.6.44. 16.00—17.00. *1Bo* vitalgefärbt, Gastrula mit mittelgrossen Dotterpfropf. Sehr grosses, nicht unterlagertes, reines Ektodermstück aus praesumptiver Bauchregion entnommen. *1A* ungefärbt, junge Neurula, Stad. 13. Grosses Ektodermstück ohne anhaftendes Mesoderm exstirpiert und als Isolat weitergezüchtet. Wunde mit dem entsprechend grossen *Bo*-Ektoderm, das am Rande vielfach zerschlissen war, bedeckt. Der Implantatbereich umfasst Teile der linken Hälfte der Kopfneuralplatte, des Neuralwulstes und der angrenzenden praesumptiven Epidermis.

20.6.7.40. *1A* Stad. 24. (Abb. 3a) Rumpf krümmt sich aktiv. Implantat fein höckerig. In die Schlundregion des Wirts ist gefärbtes *Bombinator*-Ektomesoderm eingewandert. Der Keim sieht etwas kränklich aus; das Explantat ist bereits degeneriert. *1A* in Zenker fixiert. Eine altersentsprechende *Bo*-Larve, als *1Bo<sub>k</sub>* bezeichnet, ist in Abb. 3b wiedergegeben.

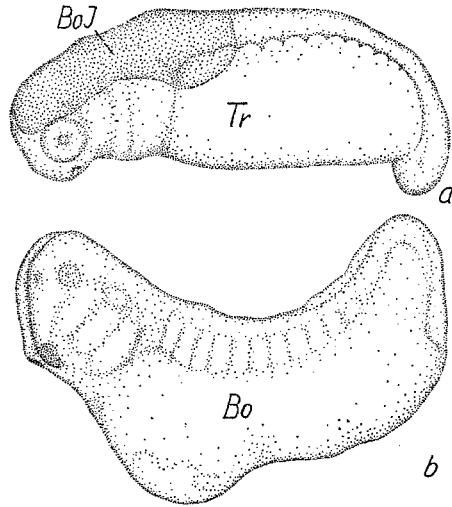


Abb. 3. *a.* 1A 2 $\frac{1}{2}$  Tage nach der Operation. Das Implantat hat sich ausgebreitet und weist keine grösseren Falten mehr auf. *b.* 1Bok. Der Keim diente im Gastrulationsstadium als S ender von Bauchektoderm. Die Bauchblase stammt von einem *Tr.*-Implantat. Vergr. 20  $\times$ .

### C. Schnittuntersuchung. Einzelbeschreibung.

Als erste Anzeichen einer, wahrscheinlich durch Infektion bedingten Degeneration zeigt der Keim vor allem im Zwischenhirnbereich Kernpyknosen und blasige Veränderung der Wirtsepidermis.

Im vorderen Nachhirnbereich ist das Gehirn asymmetrisch (Abb. 4a, 5). Der Materialdefekt auf der Implantatseite rührt wohl davon her, dass bei der Operation auch ein seitliches Stück der Neuralplatte mitgenommen wurde, das durch das Implantat nicht ersetzt wurde (Verlust an Neuralkompetenz, s. S. 397 ff.).

#### Ohrblase

##### a. Triton, Wirtsseite (Abb. 4a und 5)

Die Triton-Ohrblase hat sich vollständig abgeschnürt und grösstenteils vom Sinnesepithel der Epidermis abgelöst. Bis auf einen kleinen dorsolateralen Bereich breitet sich die Epidermis wieder zweischichtig über der Ohrblase aus. Diese selbst ist ziemlich gleichmässig dickwandig; nur medial ist das Epithel dünner und deutlich einschichtig (Abb.

4a). Die Ohrblase ist dorsoventral etwas gestreckt und besitzt ein enges Lumen. Dies hängt wohl mit der bedeutenden Grösse der *Triton*-Zellen zusammen (vgl. BIRKMANN S. 481).

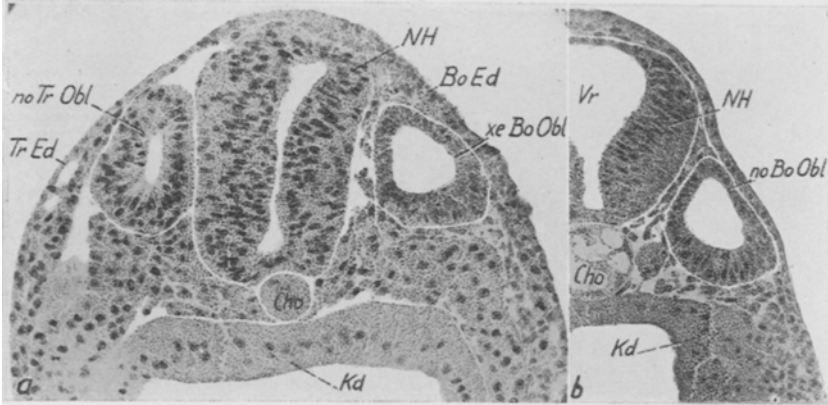


Abb. 4. a. 1A Querschnitt durch die Mitte der Ohrblasen. Links im Bild die dickwandige *Tr*-Blase. Zellen gross, Kerne stark gefärbt. Lumen der Blase klein. Rechts die dünnwandige xenoplastische *Bo*-Blase. Zellen klein und Kerne blass. Lumen der Blase gross. Nachhirn asymmetrisch. b. 1 *Bo*k, normale *Bo*-Ohrblase im Querschnitt. Epithel dorsal dünn, ventral verdickt, Lumen der Blase relativ gross. Vergr. 90 ×.

b. *Bombinator*, Normalkeim (Abb. 4b)

Die normalen Ohrblasen dieses Keims sind etwa gleichweit entwickelt wie die von *Triton*. Für Einzelheiten vgl. Abb. 4b.

TABELLE 4

Keim Nr.	Ohrblasen		
	<i>Triton</i> -Wirt	<i>Bo</i> -Implantat	<i>Bo</i> -Kontrolle 1 <i>Bo</i> <sub>k</sub>
1A Länge . . . . .	120 μ	166 μ	144 μ
„ Breite . . . . .	170 μ	170 μ	159 μ
„ Höhe . . . . .	235 μ	212 μ	188 μ
„ Grössenverhältnis . . . .	1	1,2	0,9
„ Mitosen . . . . .	7	16	14
XXXIX A <sub>2</sub> Mitosen . . . .	9	15	

c. *Triton*, Implantatseite (Abb. 4b und 5)

Auch im fremden Ektoderm ist vom *Triton*-Wirt ein Ohrbläschen induziert worden. Über die allgemeinen Masse geben die Rekonstruktion (Abb. 5) und Tabelle 4 Aufschluss. Das xenoplastische Ohrbläschen ist

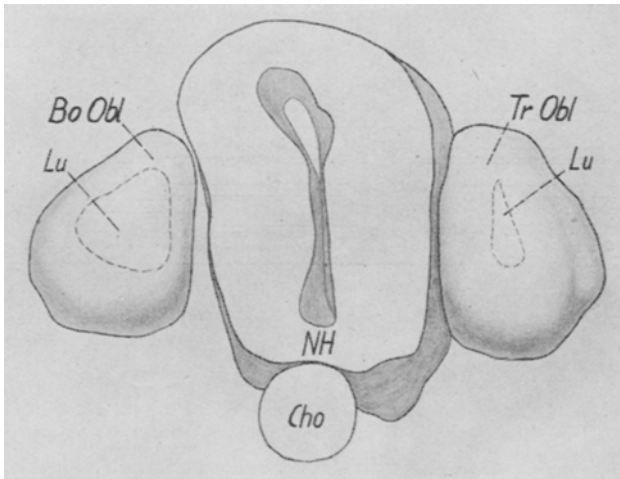


Abb. 5. 1A Die Ohrblasen in der Ansicht von hinten, daher seitengetreu: Bo-Blase links! Graphische Rekonstruktion. Die gestrichelte Linie gibt die innere Weite der Bläschen an. Vergr. 135 ×.

eben im Begriffe sich zu schliessen und befindet sich nur noch cephalolateral in Kontakt mit der Sinnesschicht der Epidermis. Gegenüber der normalen *Triton*-Ohrblase befindet es sich — innerhalb der Variationsbreite — leicht im Rückstand.

Im übrigen entwickelte es sich typisch spendergemäß: sowohl in der Form wie in Lumen und Epitheldicke (vgl. Abb. 4a, b und 5). Auch die Mitosenzahl (Tab. 4) entspricht viel mehr dem Spender als dem Wirt. Bei ihrer Beurteilung darf nicht ausser acht gelassen werden, dass die klein- und vielzellige *Bombinator*ohrblase schon an sich eine höhere Zahl von Mitosen aufweisen muss, um den gleichen Zuwachs wie die Wirtsblase zu erreichen. Eigentlich müssten die Mitoseraten unter sich verglichen und mit den Zellzahlen in Beziehung gesetzt werden. Die wenigen vorliegenden Fälle dürften jedoch kaum für eine

derartige Untersuchung genügen und den damit verbundenen Aufwand nicht rechtfertigen. Auf alle Fälle deuten die beobachteten Mitosenzahlen auf spendergemässes Wachstum.

*Fall 2: Jüngstes Larvenstadium. Xenoplastische Ohrblase mit Anlage des Ductus endolymphaticus und des Ganglion acusticum. Wirt 2A, Spender 2Bo, Kontrolle 2Bo<sub>K</sub> (Prot. Nr. XVI A<sub>1</sub>)*

#### A. Übersicht

1. der *Triton*-Wirt induzierte das implantierte *Bombinator*-ektoderm:
  - a) zu gut eingeordneter 2-schichtiger Epidermis (Abb. 6b)
  - b) zu Neuralleiste (Mesenchym, SCHWANNsche Zellen)
  - c) zu Ganglienplakoden (Ophthalmicus-G. V, G. Gasserri V, dorsolateral- und ventrolateral VII, lateral IX) und Sinnesknospen (supraorbitale Sinneslinie).
  - d) zur Bildung einer Ohrblase mit Acusticus-Ganglion (Abb. 6b und 7).
2. Im Gesamten ist die Grösse der induzierten Organanlagen der Wirtsgrösse angepasst (Ohrblase, Ganglien).
3. Formcharakter und Grössenverhältnisse dieser Anlagen im Einzelnen entsprechen dagegen eher der Spenderart (soweit sie nicht stärker missbildet sind, wie das Dorsolateralganglion des *Facialis*).
4. Auf das Entwicklungstempo der *Bo*-Ohrblase hat der sich langsamer entwickelnde Wirt anscheinend verzögernd eingewirkt.
5. Gestört erscheint die Zusammenarbeit zwischen ventrolateralem (*Bo*)- und epibranchialem (*Tr*)-Anteil des *Facialis*, vielleicht auch zwischen diesem und dem ventral wandernden Ektomesoderm (*Bo*).
6. Im Hinblick auf das folgende, günstigere Beispiel 3 wird hier auf die genaue Beschreibung der Kopfganglien und Nerven verzichtet.

#### B. Operation und Lebendbeobachtung

Op. 27.5.45. 10.45–11.15; 2*Bo* vitalgefärbt. Gastrula mit mittelgrossem Dotterpfropf. Vom nichtunterlagerten praesumptiven Bauchektoderm ein Stück entnommen und dafür das *Triton*-Ektodermstück eingesetzt. 2*A* ungefärbt, unge Neurula, Stad. 13. Weicher Keim. Rechts ein Stück aus praesumptiver

Epidermis und Kopfwulst mit anhaftender Unterlagerung entfernt und das in der Grösse gut passende *Bo*-Implantat eingesetzt. Bis zum vollständigen Einheilen des Implantats ist noch viel Material aus dem Inneren des Keims herausgequollen.

1.6. 2A mit Haftfaden und Kiemenstummeln, ungefähr Stad. 30. Keim nicht sehr gut entwickelt: Herz in einer Blase, nur schwach schlagend; Kopf nach dorsal aufgekümmert. Anlage des *Bo*-Labyrinths gut sichtbar; wahrscheinlich ist schon ein Otolith gebildet. Ein solcher ist auch in den Ohrblasen einer gleichalten *Bo*-Larve (2*Bo*<sub>K</sub>) sichtbar. Keime in Bouin fixiert.

### C. Schnittuntersuchung. Einzelbeschreibung

1. *Epidermis* (Abb. 6): Die *Bo*-Epidermis ist glatt eingeordnet. Sie ist normal zweischichtig und viel dotterärmer als die Wirtsepidermis, doch ist die Dotterresorption in der Epidermis des *Bo*-Kontrollkeims (2*Bo*<sub>K</sub> Abb. 6a) noch weiter fortgeschritten. Die implantierte *Bo*-Epi-

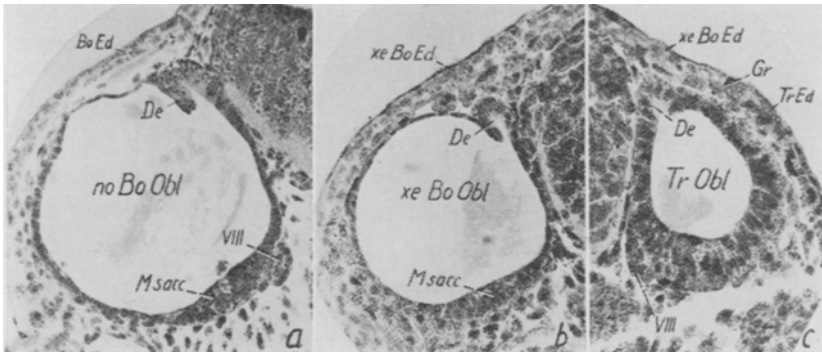


Abb. 6. a. 2*Bo*<sub>K</sub> Querschnitt durch normale *Bo*-Ohrblase. Gegenüber der gleichalten *Tr*-Blase fällt die bedeutendere Grösse, die stärkere Abfaltung des Duct. endol. und die fortgeschrittenere Differenzierung in hohes Sinnesepithel (M. sacculi) und niederes Pflasterepithel auf. b. 2A Querschnitt durch xenoplastische *Bo*-Ohrblase. Sie ist kleiner als die normale *Bo*-Ohrblase (a), aber grösser als die gegenüberliegende (c) des *Tr*-Wirts. Duct. endol. und Epithel ähnlich differenziert wie bei *Bo*. c. 2A Querschnitt durch *Tr*-Ohrblase. Duct. endol. eben angelegt. Epithel dick und wenig differenziert. Auch Anlage des Gangl. acusticum getroffen. Xenopl. Epidermis weit über die dorsale Mediane hinweg ausgebreitet. Vergr. 140×.

dermis hat die Sinnesknospen der supraorbitalen Reihe geliefert, die ganz im Implantatbereich liegt; alle übrigen Sinnesknospen sind vom Wirt gebildet (für die Seitenorgane vgl. folg. Beispiel S. 421).



2. *Ektomesoderm*: In die rechte Kopfseite ist Mesenchym eingewandert, teilweise auch in die rechten Schlundbogen. Dabei ist aber keine deutliche Konzentration dieses Materials auf der Medialseite der Bogen wie auf der Wirtsseite festzustellen (vgl. STONE 1922 und RAVEN 1931, S. 253).

3. *Ohrblase*: Gegenüber dem im 1. Beispiel beschriebenen Stadium haben sich die Ohrblasen deutlich weiterentwickelt (Abb. 6, 7, Tabelle 6).

a. *Triton-Labyrinth, Wirtsseite von 2A* (Abb. 6c, 7). Nach dem sehr kleinen Lumen des Ductus endolymphaticus beurteilt, hat die Ohrblase noch nicht ganz das Stadium  $t_1$  nach BIRKMANN (GLAESNER-Stad. 31) erreicht.

b. *Normales Bombinator-Labyrinth* ( $2Bo_K$ , Abb. 6a). Die Ohrblasen der *Bombinator-Kontrolle* sind in der Entwicklung voraus: Sie sind bedeutend grösser und wesentlich weiter differenziert. Die Anlagen der 3 Cristae sondern sich als Epithelverdickungen vorn, vorn-seitlich und hinten von der gemeinsamen Grundmacula (in Abb. 6a Anl. der M. sacculi getroffen) ab. Auch die Entwicklung der Bogengänge hat in Form von schwachen Ausbuchtungen, ferner durch Zapfen- oder Septenbildung eingesetzt: je in einem vorderen und hinteren dorsolateralen Bereich finden wir das Labyrinthepithel schwach eingedellt und gleichzeitig verdickt. Dagegen hat der entsprechende Differenzierungsprozess medial und ventral noch nicht begonnen. Dieser Entwicklungsgrad entspricht ungefähr dem *Rana*-Stadium r 2 nach BIRKMANN.

c. *Xenoplastisches Bombinator-Labyrinth* (Abb. 6b, 7). Die in *Triton* induzierte *Bombinator-Ohrblase* hat die normale *Triton-Labyrinthanlage* in der Entwicklung überholt; gegenüber der *Bo-Kontrollarlarve* ist sie dagegen teilweise im Rückstand: in der Grösse hält sie ungefähr die Mitte zwischen beiden (Tab. 6, Abb. 6, 7). Der Ductus endolymphaticus (Abb. 6b) besitzt schon ein deutliches Lumen. Basal und medial ist die gemeinsame Anlage der Macula sacculi (Abb. 6b M. sacc.) und der M. utriculi klar abgrenzbar. Ventral hat sich wie bei den normalen Ohrblasen von *Triton* und *Bombinator* das Ganglion acusticum (Abb. 7, Bo VIII) angelegt. Dagegen zeigt die Ohrblase noch keinerlei Anzeichen von Zapfen- oder Septenbildung. Gerade dies spricht, zumal ein Differenzierungsmerkmal betroffen ist, für einen hemmenden Einfluss des sich langsamer entwickelnden Wirtskeims auf das in der Entwicklung vorseilende Implantat.

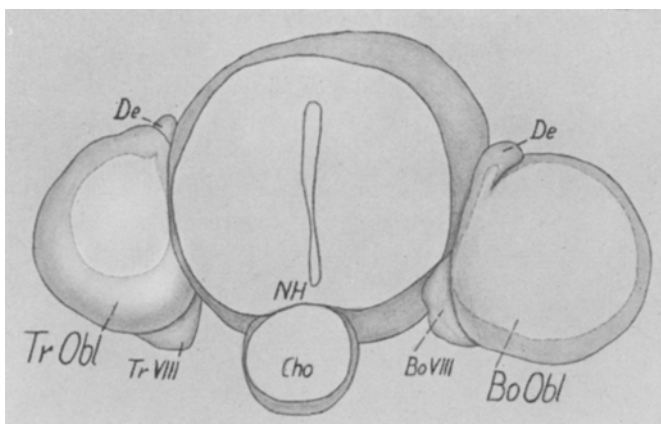


Abb. 7. 2A Rekonstruktion der normalen (no *Tr.*, rechts) und der xenoplastischen (xe *Bo*, links) Ohrblase mit ihren zugehörigen Ganglien. Ansicht von hinten. Punktiert: Lumen der Ohrblasen. Vergr. 140×.

d. In der folg. Tabelle sind die Masse der 3 Labyrinth zusammengestellt; sie sind zur Beurteilung des Wachstums mit den Angaben der Tab. 4 (S. 407) zu vergleichen.

TABELLE 5

	Ohrblasen		
	<i>Triton</i> -Wirt 2A	<i>Bo</i> -Implantat 2A	<i>Bo</i> -Kontroll- keim 2 <i>Bo</i> <sub>K</sub>
Länge . . . . .	132 $\mu$	192 $\mu$	252 $\mu$
Breite . . . . .	153 $\mu$	194 $\mu$	235 $\mu$
Höhe (ohne Duct. endol) . .	205 $\mu$	205 $\mu$	230 $\mu$
Grössenverhältnis . . . . .	1	1,8	3,3
Mitosen . . . . .	16	20	26 } 22 } 24

In die Tabelle sind auch die Mitosenzahlen aufgenommen. Sie zeigen, dass sich auch das Implantat in lebhaftem Wachstum befindet.

Auffallenderweise hat bei 2A die Grösse der beiden Ohrblasen gegenüber dem jüngeren Keim (Tab. 4) nicht oder nur wenig zugenommen.

Wahrscheinlich liegt dies daran, dass der Keim 2A von Anfang an kleiner war. Von den kleineren Induktoren wurden dann entsprechend kleinere Organanlagen induziert.

Wie die Ohrblasen zeigen, hat das Implantat im Ganzen richtig auf die Wirtsgrösse angesprochen. Im Einzelnen aber hat sich die Organanlage dann trotzdem mehr oder weniger der Spenderart gemäss entwickelt. Ähnliche Verhältnisse fand HOLTFRÉTER bei der Induktion der Neuralplatte (1935a, b S. 375 u. 430–431).

Fall 3: *Junge Larve. Xenoplastische Ohrblase mit erster Anlage der Bogengänge. Beispiel für xenoplastische Kopfganglien. Wirt 3A, Spender 3Bo. (Prot. Nr. XXXI A<sub>7</sub>)*

- A. Ü b e r s i c h t (für die Hirnnerven vgl. auch S. 426).
1. O p e r a t i o n: Dem Molchkeim wurde im Neurulastadium ein ziemlich grosses Stück nichtunterlagertes *Bombinator*-Ektoderm in den rechten präsumptiven Kopfbereich implantiert.
  2. Der *Triton*-Wirt induzierte ortsrichtig das implantierte *Bombinator*-ektoderm:
    - a) zu gut eingeordneter zweischichtiger Epidermis (Abb. 9),
    - b) zu Kiemenbildung (Epidermisanteil) (Abb. 8b),
    - c) zu G a n g l i e n p l a k o d e n (Abb. 10 und 12), nämlich zu Anteilen an Ophthalmicus-Ganglion und Ganglion Gasseri V, zu Dorsolateral- und Ventrolateral-Ganglion VII, zu Viszeralganglien IX–X und zu einem Anteil an Lateral-Ganglion IX–X,
    - d) zu S i n n e s p l a k o d e n (Supraorbitallinie und Rumpfsseitenlinie),
    - e) zu einer O h r b l a s e mit A c u s t i c u s - G a n g l i o n (Abb. 10 und 14a).
  3. G r ö s s e und D i f f e r e n z i e r u n g s g r a d der O h r b l a s e entsprechen weitgehend der Spenderart, mit Einschränkungen gilt gleiches für die Grösse der Lateralganglien und die Ausbildung der Sinneslinien.
  4. Gut organisierte c h i m ä r i s c h e E i n h e i t s b i l d u n g e n traten auf: beim Ophthalmicus-Ganglion, beim Facialis- (Abb. 12) und beim Glossopharyngeus-Vagus-Komplex.
  5. Zwischen den ordnungsfremden Anteilen konnten N e r v e n v e r b i n d u n g e n nachgewiesen werden: Wurzelfasern des

*Bombinator*-Acusticus sind ins *Triton*-Nachhirn eingewachsen; die Lateralganglien innervieren zahlreiche Seitenorgane.

6. Eine Entwicklungsstörung wurde beim Trigeminiis gefunden: Nichtvereinigung von Ganglion Gasseri und Ophthalmicus-Ganglion.
7. Aus den *Bombinator*-Plakoden sind keine SCHWANNschen Scheidenzellen entstanden.

### B. Operation und Lebendbeobachtung

Op. 24.6.45. 23.00—00.00: 3*Bo* vitalgefärbt, späte Gastrula mit sehr kleinem Dotterpfropf. Letztes nichtunterlagertes Ektoderm entnommen. An dessen Stelle das 3*A* entnommene Ektodermstück eingesetzt.

3*A* ungefärbt, jüngere Neurula mit deutlichen Wülsten, Stad. 14–15. Aus rechtem praesumptivem Kopfbereich reines Ektodermstück exstirpiert, dabei den Neuralwulst grossenteils stehen gelassen. Mesoderm nachträglich verletzt, wodurch es sich in der Mitte der Wunde zusammenballte. *Bombinator*-Ektoderm eingesetzt.

25.6. 18.40: 3*A* skizziert, 19.00 photographiert (Abb. 8*a*), ungefähr Stad. 20. 3*Bo* besitzt zu gleicher Zeit stark genäherte Neuralwülste.

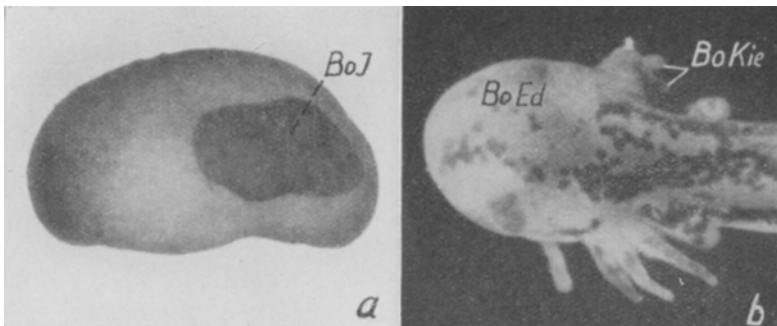


Abb. 8. *a*. 3*A*, 19 Stunden nach der Operation. Das stark gefärbte, leicht wellige *Bo*-Implantat hebt sich klar vom helleren Molchkeim ab. *b*. 3*A*, 6 Tage nach der Operation. Im Bereich der xenoplastischen Epidermis (*Bo Ed*) ist der dorsale Pigmentstreifen, der nur aus *Tr*-Melanophoren besteht, stark aufgelockert. Die Kiemenäste sind hier nur kleine Stummel (*Bo Kie*). Vergr. 20×.

30.6. 21.40: 3*A* Stad. 33. (Abb. 8*b*). Die Larve besitzt auf der rechten Seite kleine unkenartige Kiemenstummel (*Bo Kie*), von denen die grössten durchblutet sind, die kleineren nicht. Über diesen Stummeln hat sich ein Wulst ge-

bildet, der als „Überwachungsfalte“ gedeutet werden könnte<sup>1)</sup>. Die hintere Grenze der xenoplastischen Epidermis erkennt man am Abbrechen des normalen rechten Pigmentstreifens. 21.55 3Bo und 3A in Bouin fixiert.

### C. Schnittuntersuchung. Einzelbeschreibung

#### 1. Epidermis (Abb. 9a und b):

Die vom *Bombinator*-Implantat gebildete umfangreiche Epidermis ist glatt und zweischichtig.

Gegenüber dem jüngeren Fall 2 (S. 410) hat der Dottergehalt der Epidermis bei beiden Arten stark abgenommen. Jedoch besitzen die Epidermiszellen bei *Triton* (in 3A) meistens noch Dotterschollen; bei red

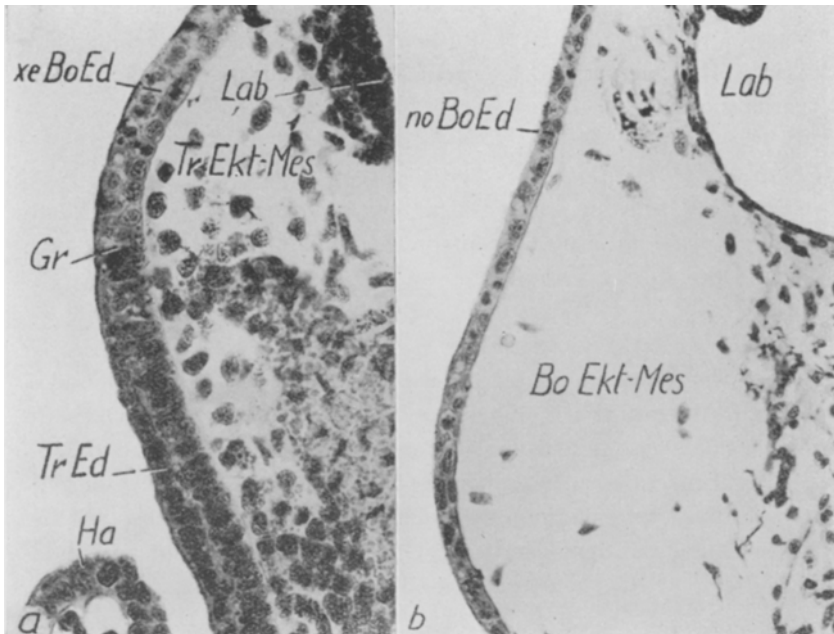


Abb. 9. a. 3A. Wirtsepidermis (*Tr. Ed*) und xenoplastische *Bo*-Epidermis (*Bo Ed*). Die Areale gehen harmonisch ineinander über. *Bo*-Epidermis mit kleineren, blasseren Kernen als Wirtsepidermis. b. 3Bo. Normale *Bo*-Epidermis. Sie ist wesentlich dünner als die xenoplastische. Vergr. 200×.

<sup>1)</sup> Kiemen mit Implantatanteil wurden öfters beobachtet (vgl. ANDRES 1946); wir werden uns aber in der vorliegenden Arbeit nicht mit der Kiemenentwicklung beschäftigen.

*Bombinator*larve (3Bo) sind sie mehrheitlich schon dotterfrei. Bei der vom *Bombinator*implantat in *Triton* gebildeten Epidermis ist die Dotterresorption durchschnittlich etwas weiter fortgeschritten als bei der Wirtsepidermis. Gegenüber der *Bo*-Epidermis im Normalkeim (3Bo) ist sie jedoch zurückgeblieben.

Einerseits hat die fremde Epidermis also das Bestreben, in der Histogenese das arteigene Tempo beizubehalten, andererseits macht sich im Dotterabbau ein hemmender Einfluss des Wirtes bemerkbar. Hierbei ist aber nicht zu unterscheiden, ob es sich bloss um eine allgemeine Herabsetzung der Lebensfunktionen (neben normalen Mitosen findet man auch teilweise degenerierte Zellen) infolge des xenoplastischen Milieus handelt, oder um eine teilweise Anpassung des Implantats an die langsame Entwicklung des Wirts. (Die xenoplastische *Bombinator*-Epidermis degeneriert in *Triton* verhältnismässig früh, vgl. ANDRES 1946).

## 2. Neuralleiste:

Bei der Operation wurden keine nennenswerten Teile des *Triton*-Neuralwulstes entfernt. Dementsprechend bildete das Implantat auch keine Derivate der Neuralleiste.

## 3. Ganglien und Seitenorgane

Das *Bombinator*implantat bedeckt bei 3A wie in Beispiel 1 und 2 einen Ektodermbereich, aus welchem — abgesehen von der Ohrblase — normalerweise Ganglienanlagen entstehen (Abb. 2, S. 402 und 8a).

Die übersichtlichen morphologischen Verhältnisse beim vorliegenden Entwicklungsstadium gestatten uns nun, ausführlicher auf die Entwicklung der xenoplastischen Ganglien und der damit verbundenen Fragen einzugehen (vgl. S. 402f).

### *Trigeminus*

Das Trigeminus-Ganglion ist nicht ganz normal entwickelt. Es setzt sich chimärisch aus *Triton*- und *Bombinator*-Ganglienzellen zusammen (Abb. 10a): Das Ophthalmicus-Ganglion ( $V_1$ ) besteht in seinem vorderen Drittel gegen den Ramus ophthalmicus profundus zu nur aus *Triton*zellen; weiter hinten sind auch *Bombinator*-Ganglienzellen beteiligt. Sie liegen hauptsächlich dorsal und lateral und sind normal in das Wirtsganglion eingefügt. Ihre Masse beträgt ungefähr einen Drittel des

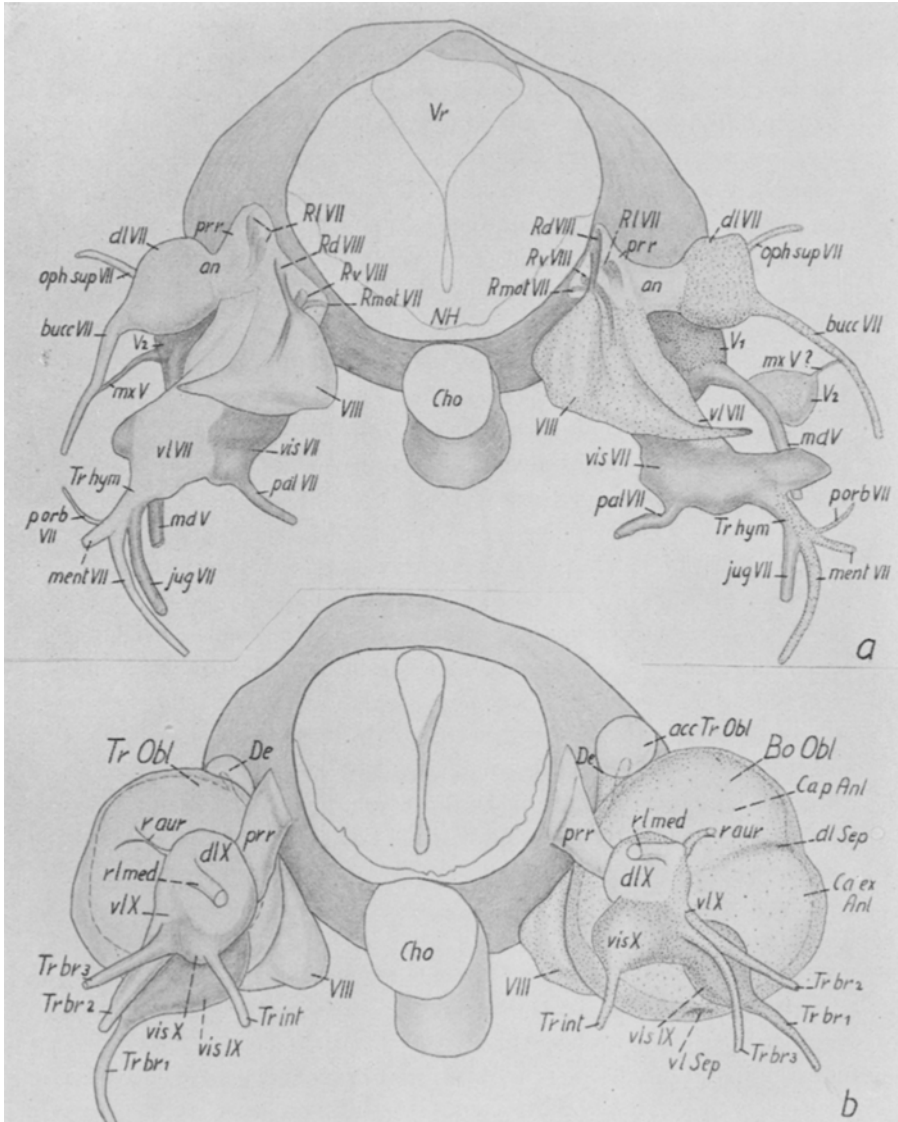


Abb. 10. a. 3A: Facialis-Acusticus-Komplex und Ganglion trigemini in Ansicht von hinten. Rekonstruktion. Hellgetönt: Acusticus- und Lateralganglien, deren Nerven und die primäre Wurzel. Dunkel getönt: Ganglion viszerale VII und Ganglion trigemini, deren Nerven und alle Nervenwurzeln. Im Nachhirnbereich ist der Querschnitt hell, die Aussenfläche dunkel gehalten. Xenoplastische Anteile punktiert. b. 3A: Glossopharyngeus-Vagus-Komplex und Ohrblasen mit Ganglion acusticum in Ansicht von hinten. Ohrblasen, Acusticus- und Lateralganglien, deren Nerven und die primäre Wurzel sind im Farbton heller, die Viszeralganglien und ihre Nerven dunkler gehalten. Xenoplastische Anteile punktiert. Bezeichnungen S. 527 Vergr. 110x.

im Ganzen etwas zu gering entwickelten Ganglions. Mit dem vom Implantat gebildeten Dorsolateralganglion des Facialis besteht nur eine lose Verbindung. Diese Verbindung ist bei Urodelen sehr ausgeprägt, während sie bei den Anuren fehlt (vgl. Abb. 10a, Wirtsseite und Abb. 11, sowie ESCHER 1924 S. 324). Es lässt sich kaum entscheiden, ob die teilweise Vereinigung bei *Bombinator* in *Triton* nur mechanisch durch die engeren räumlichen Verhältnisse im *Triton*kopf zu erklären ist oder ob andere, spezifischere Einflüsse des Wirts hierfür verantwortlich sind.

Das Ganglion Gasseri ( $V_2$ ), oder mindestens der grössere Teil davon, hat sich nicht wie normal mit dem Ophthalmicus-Ganglion vereinigt, sondern sitzt isoliert dem Ramus mandibularis auf. Es bildet einen kleinen Ganglienknoten aus *Triton*zellen, dem hinten noch einige *Bombinator*-Ganglienzellen angelagert sind. Von ihm führt wie bei *Triton* ein feiner Nerv, wahrscheinlich der Ramus maxillaris, zum Ramus buccalis VII und vereinigt sich mit ihm.

Ein solches Isoliertbleiben einer Ganglien-Anlage lag auch schon beim Fall 2 vor. Dort hatten sich ventrolaterale und epibranchiale Facialisplakode nur ungenügend zusammengeschlossen. Die Ursachen dieser gestörten Topogenese sind nicht ohne weiteres klar. Vielleicht wurde die Plakode durch das anfänglich leicht kontrahierte und später sich stärker ausbreitende *Bombinator*-Implantat aktiv nach der Seite hin verschoben, oder sie wurde schon von Anfang an zu stark seitlich angelegt, indem der Implantatrand sich nicht oder nur ungenügend an ihrer Bildung beteiligte. Ähnliche Störungen fanden wir auch bei den Ohrblasen. Beim Labyrinth sind sie auch von KAAAN (1926) und HOLT-FRETER (1936b) beobachtet worden.

*Facialis* (Abb. 10, 11 und 12):

Der Facialiskomplex ist als Ganzes ebenfalls chimärisch zusammengesetzt. Während aber das Ophthalmicus-Ganglion des Trigeminus aus einer einzigen chimärischen Anlage (Ophthalmicus-Plakode mit Wirts- und Implantatanteil) entstanden ist, sind beim Facialis die einzelnen Anlagen entweder nur vom Implantat oder nur vom Wirt gebildet worden. Zum Implantat gehören das dorsolaterale und das ventrolaterale Ganglion (dl und vl VII), zum Wirt das Viszeralganglion (vis VII). Von den drei genannten Ganglien ist das dorsolaterale unterentwickelt. Es erscheint zwar in Abb. 10 so gross wie dasjenige der Wirtsseite, ist aber wesentlich kürzer, zwischen Auge und Ohrblase eingengt. Es steht in



der Masse nicht nur weit hinter *Triton* zurück, sondern hat nicht einmal die für *Bombinator* typische geringere Grösse erreicht. Die Ursache

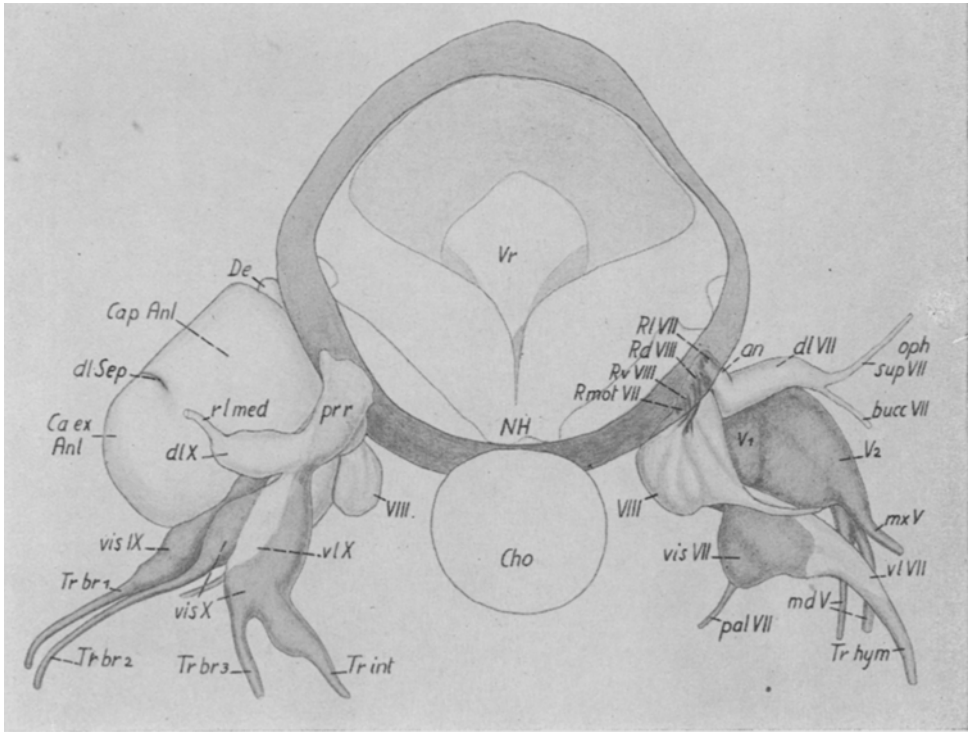


Abb. 11. 3Bo: Links Glossopharyngeus-Vagus-Komplex und Ohrblase mit Ganglion acusticum, rechts Facialis-Acusticus-Komplex und Ganglion trigemini. Ansicht von hinten. Keine xenoplastischen Anteile. Sonst Darstellung wie bei 3A (Abb. 10). Vergr. 110×.

hiefür lässt sich nicht angeben, doch sei hinzugefügt, dass die xenoplastischen Dorsolateralganglien stets in verschiedenem Grade unterentwickelt waren.

Ventrolaterale und viszerale Facialiskomponente haben sich vereinigt, obgleich die erstere vom Implantat (in Abb. 10a hell und punktiert) und die letztere vom Wirt gebildet wurde. Diese Zusammensetzung ist auch im Schnittbild Abb. 12 deutlich zu erkennen. Allerdings ist der Zusammenschluss nicht ganz so vollständig wie bei den normalen Facialisganglien beider Arten (Abb. 10, 11). Immerhin zeigt

das Beispiel, dass eine weitgehend normale morphogenetische Zusammenarbeit zwischen einzelnen ordnungsfremden Ganglienanteilen

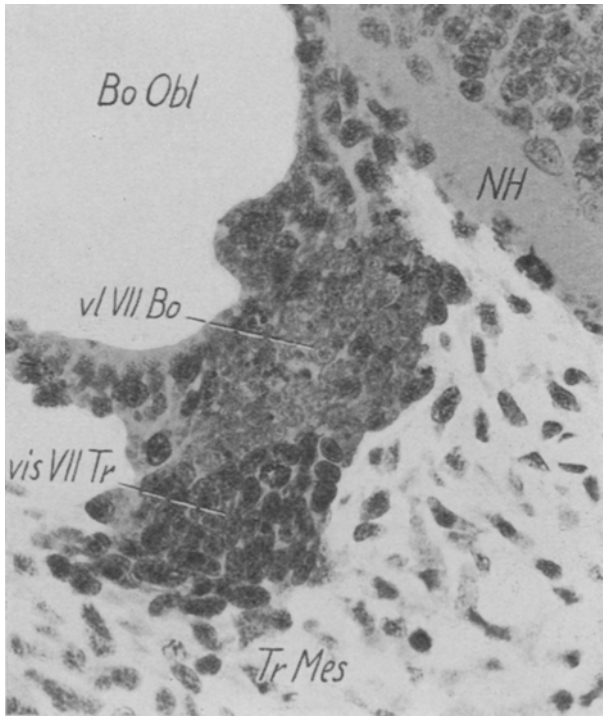


Abb. 12. 3A: Querschnitt durch chimärisch zusammengesetztes Facialis-Ganglion. Die dorsal gelegenen blassen *Bo*-Ganglienzellen mit deutlichem Nukleolus gehören der ventrolateralen Komponente an, welche sich ventral mit der vom Wirt gebildeten viszeralen Komponente (stark gefärbte Ganglienzellen) vereinigt hat. Vergr. 300 ×.

m ö g l i c h i s t. Es ist dies von Interesse, weil die einzelnen Plakoden während ihrer Entwicklung, ähnlich wie das Material der Neuralleiste, gerichtete Wanderungen ausführen, die erst zum Zusammenschluss der einzelnen Komponenten führen (vgl. STONE 1922, KNOUFF 1927, NIES-SING 1932).

*Facialis-Nerven und Seitenorgane:*

STONE <sup>1)</sup> hat experimentell nachgewiesen, dass die Seitenorgane ausschliesslich von den Lateralganglien innerviert werden. Finden wir in der Chimäre nun Nerven, welche Seitenorgane innervieren, dann müssen diese von den xenoplastischen Lateralganglien stammen. Beim Dorsolateralganglion ist dies direkt zu sehen: dorsal nach vorne führt als feiner Ast der Ramus ophthalmicus superficialis zur supraorbitalen Sinneslinie. Diese selbst entstammt ebenfalls dem Implantat. Ihre Sinnesknospen legen hinten in *Bombinator*-Epidermis, nach vorn sind sie in Wirtsepidermis eingewandert. Sowohl im Implantatbereich als auch in der Wirtsepidermis bilden die kleinen *Bombinator*-Sinnesknospen eine einzige lange Reihe. Diese Anordnung ist aber für *Bombinator* charakteristisch und weicht von *Triton*, wo die Sinneslinie zweireihig ausgebildet ist, deutlich ab. Als Ganzes dagegen zeigt die xenoplastische Sinnesknospenreihe einen Verlauf, der ungefähr der Wirtsart entspricht und wohl auch durch dessen Organtopographie bedingt ist.

Ungefähr auf gleicher Höhe wie der Ramus ophthalmicus superficialis verlässt ein zweiter Nerv, der Ramus buccalis, das xenoplastische Dorsolateralganglion. Er führt, seitlich hinter dem Auge durchgehend, zur Infraorbitallinie. Diese besteht hier wie auf der Normalseite nur aus *Triton*-Sinnesknospen. Der Anurennerv ist hier also den *Triton*-Sinnesorganen gefolgt. Dasselbe fand schon HOLTFRETER (1935b, S. 458), nur nicht in so vollkommener Ausbildung. Wie schon erwähnt wurde, ist das Ganglion Gasseri bei *Triton* durch einen feinen Nerven mit dem R. buccalis verbunden, eine Verbindung, die bei *Bombinator* fehlt. In der Chimäre ist diese Verbindung vorhanden. Die *Triton*-Nervenfasern aus dem Ganglion Gasseri scheinen somit auf den *Bombinator*-Facialisast wie auf einen arteigenen angesprochen zu haben.

Nach hinten bildet das Dorsolateralganglion wie auf der Normalseite den Ramus anastomoticus zum Nachhirn des Wirts.

Seitlich geht von dem chimärischen Ganglienkomplex der Truncus hyomandibularis (Tr. hym VII) ab. Wie auf der Normalseite teilt er

<sup>1)</sup> Nach STONE 1924–1929, Folge I–IV, können sich nur solche Ganglien gegenseitig morphologisch vertreten, die unter sich gleichwertige Organe innervieren. So lassen sich z.B. Ophthalmicus-Ganglion und Ganglion Gasseri mit Erfolg gegenseitig austauschen, ebenso Lateral VII und Lateral X. Wird dagegen ein Lateralganglion durch das Ophthalmicusganglion ersetzt, dann werden die zugehörigen Seitenorgane nicht innerviert.

sich sogleich in mehrere Äste auf und weicht darin deutlich von *Bombinator* ab, wo der Truncus hyomandibularis seitlich verlängert ist und die einzelnen Nerven sich erst stark distal voneinander trennen <sup>1)</sup>. Von diesen interessieren uns besonders diejenigen, welche, wie die Mentalisäste, die hyomandibularen Sinneslinien innervieren. Denn auch hier stammen die Lateralnerven ausschliesslich vom Implantat (s. Anmerkung S. 421), die Sinnesknospen in der Epidermis dagegen vom Wirt. Es werden also wiederum die Sinnesorgane der einen Art durch Nerven der anderen Art innerviert (die Nervenversorgung konnte bei den meisten Sinnesknospen festgestellt werden).

Ob dieses kompliziert zusammengesetzte xenoplastische System auch richtig funktioniert, wurde nicht speziell nachgeprüft. Dass für das xenoplastische Labyrinth und seinen Nerven eine harmonische funktionelle Einordnung nachgewiesen ist, wird in einer folgenden Arbeit ausführlich dargelegt. So scheint es nicht unberechtigt, gleiches für das dem Labyrinth homologe Seitenorgansystem anzunehmen.

#### *Acusticus:*

Das gut entwickelte Ganglion acusticum hängt vorn in typischer Weise mit dem Facialiskomplex zusammen. Es besteht nur aus *Bombinator*-Ganglienzellen. Sein vorderer Teil (Acust. anterior, VIII a) ist schon deutlich differenziert und lässt einen Nerven erkennen (r VIII a), der zu den Anlagen der Macula utriculi und der Crista externa führt. Der hintere Teil (Acust. posterior, VIII p) ist weniger weit differenziert, kleinzelliger und kaudal zu einem Zipfel verlängert. Dort wandern noch einzelne Zellen vom Labyrinthepithel ins Ganglion aus <sup>2)</sup>. Aus dem Ganglion acust. post. führt ein kurzer Nerv zur Anlage der Macula sacculi.

Wie auch aus Abb. 10 und 11 ersichtlich ist, sind die Acusticus Ganglien von *Bombinator*, *Triton* und *Bombinator* in *Triton* in der Grösse nicht wesentlich voneinander verschieden. Dagegen sind Differenzierung und Ausbildung der Nerven bei den beiden *Bombinator*-Ganglien etwas im Vorsprung.

<sup>1)</sup> Nach STRONG (1895) gilt für *Rana* dasselbe.

<sup>2)</sup> Dieser Vorgang ist für die normalen Keime von NIESSING (1932), VAN CAMPENHOUT (1935) und anderen Autoren beschrieben worden.

*Nervenwurzeln* (Abb. 10, 11):

Von den Nervenwurzeln <sup>1)</sup> sind die Radix motoria (R. mot. VII, *Triton*, dicke Nervenfasern, die am ventralsten aus dem Nachhirn austreten) und die Acusticus-Wurzeln (Radix ventralis und dorsalis VIII, vom *Bombinator*-Ganglion im Nachhirn eingewachsen) so deutlich wie auf der Normalseite zu verfolgen. Auch Lateraliswurzeln treten ins Nachhirn ein, ihre Herkunft aus den einzelnen Ganglienteilen lässt sich aber nicht sicher bestimmen. Die Wurzelfasern durchziehen gemeinsam einen Zellbereich (in Abb. 10 hell gehalten), dessen Elemente sich z.T. in SCHWANNsche Scheidenzellen differenziert haben, und der dem ganzen Wurzelbündel ein kompaktes, wenig gegliedertes Aussehen gibt: die primäre Wurzel <sup>2)</sup>. Im Nachhirn treten die Acusticus- und Lateralisfasern wie auf der Normalseite mit einer ungewöhnlich grossen und kompliziert gebauten Ganglienzelle, der MAUTHNERSchen Riesenzelle, in Beziehung. In späteren Stadien wird diese zentralnervöse Verbindung noch deutlicher. Wir werden jedoch erst in einer folgenden Arbeit genauer auf sie eingehen können. Das Zustandekommen der Beziehung zwischen den einwachsenden *Bombinator*-Wurzelfasern und dem MAUTHNERSchen Apparat im Nachhirn des Wirts ist nicht nur für die Entwicklungsphysiologie, sondern auch für die allgemeine und vergleichende Physiologie der Nerven von Interesse <sup>3)</sup>. Hier sei nur noch beigefügt, dass man im Nachhirn von *Bombinator* im Bereich der eintretenden VII- und VIII-Wurzeln keine Zellen findet, die den MAUTHNER-Zellen von *Triton* auch nur annähernd gleichen. Ob die *Bombinator*-Larven überhaupt solche Ganglienzellen besitzen, müsste durch spezielle Nervenfärbungen nachgeprüft werden. Nach SZEPSENWOL (1935a) sollen sie mit BIELSCHOWSKY nachweisbar sein. Bei anderen Anurenlarven, z.B. *Xenopus* und *Hyla*, sind die MAUTHNER-Zellen gross und leicht zu finden; bei *Rana* stellte sie auch HOLTFRETER (1935b) fest.

<sup>1)</sup> Vgl. H. KREHT 1940, S. 155 ff.

<sup>2)</sup> Von KNOUFF 1927 und YNTEMA 1937 als „primitive root“ bezeichnet und nach ihnen eine Bildung der Neuralleiste, die auf früherem Stadium den einwachsenden Nervenfasern als Weg von den Ganglien zum Gehirn dient. Später entstehen aus ihr vermutlich SCHWANNsche Scheidenzellen.

<sup>3)</sup> Zur Funktion des MAUTHNERSchen Apparates bei Amphibien vgl. DETWILER (1927, 1933); zur Entwicklungsphysiologie PIATT (1947) und STEFANELLI (1947).

*Glossopharyngeus-Vagus* (Abb. 10b):

Der Glossopharyngeus-Vagus-Komplex besteht mehrheitlich aus *Bombinator*-Ganglienzellen. Er ist etwas kleiner als die entsprechenden normalen Ganglien von *Triton* und *Bombinator* (Abb. 11); alle wesentlichen Teile sind aber vorhanden und stehen in normalen Proportionen zueinander.

Das Glossopharyngeus-Ganglion erstreckt sich nach vorn bis zur Ohrblase und gibt seitwärts den Truncus glossopharyngei (Tr br<sub>1</sub> = Kiemenstamm 1) ab. Das Ganglion selbst weist nur *Bombinator*-Ganglienzellen auf; der Nerv ist chimärisch zusammengesetzt: seine motorischen Fasern stammen von motorischen Zentren im Nachhirn und gehören demgemäss zum Wirt, die sensiblen Fasern dagegen sind von den *Bombinator*-Neuroblasten des Ganglions ausgewachsen.

Das Vagus-Ganglion besteht aus den typischen drei Teilen. Der viszerale Teil (vis X) besteht nur aus *Bo*-Ganglienzellen, die dorsolateralen Teile sind chimärisch. Vom ventralen Teil gehen in ähnlicher Anordnung wie auf der Normalseite drei grössere Nervenbündel ab: seitlich die Kiemenstämme 2 und 3 (Tr br 2, 3) und hinten der Truncus intestinalis (Tr. int). Bezüglich deren Zusammensetzung gilt das für den Truncus glossopharyngei Gesagte.

*Seitenorgansystem:*

Auch im Vagusbereich liessen sich für die Beziehungen von Sinnesknospen und Nervenversorgung einige interessante Tatsachen feststellen: Aus dem vorderen *Bombinator*-Teil des Ganglion laterale vagi entspringt ein Nerv (R. lat. sup.?), der zu einer kurzen dorsal gelegenen Linie von *Bo*-Sinnesknospen führt. Wahrscheinlich hat sich hier die für *Bombinator* typische kurze dorsale Rumpfsseitenlinie in *Triton* gebildet.

Aus dem hinteren Teil mit *Triton*-Ganglienzellen führt der R. lateralis medius (r. l. med.) zur grossen mittleren Rumpfsseitenlinie; sie besteht aus *Bombinator*-Sinnesknospen, die bis weit nach hinten in die *Tritonepidermis* eingewandert sind. Dieses Mal ist also der *Triton*-Nerv der auswandernden *Bombinator*-Sinneslinie gefolgt.

Das Auswachsen der Sinneslinie aus dem Implantat wurde beim lebenden Keim nicht beachtet. Da die Schnittserie nach hinten nicht vollständig ist, kann nicht gesagt werden, ob die fremde Seitenlinie bis ganz nach hinten verläuft. Doch scheint sie den für *Triton* typischen Weg eingeschlagen zu haben. Deutlich zu sehen war dies bei einem

anderen Keim (XXXVI A<sub>3</sub>, Stad. 30), der im Leben gezeichnet wurde (Abb. 13) und bei 8 weiteren derartigen Fällen. In allen diesen Fällen ist jedoch nur die m i t t l e r e Rumpfsseitenlinie vom Implantat aus weit nach hinten ausgewandert. Eine d o r s a l e Linie, die bei *Triton*

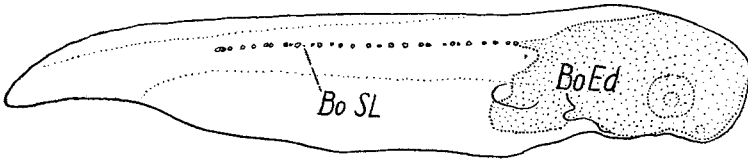


Abb. 13. XXXVI A<sub>3</sub>. Aus dem *Bombinator*-Implantat (*Bo Ed*, punktiert) ist die mittlere Rumpfsseitenlinie (*Bo SL*) weit nach hinten ausgewandert.

auf diesem Stadium schon bis in die Rumpfmittle reichen müsste, wurde nie beobachtet. Das lässt vermuten, dass die bei *Bombinator* normalerweise sehr kurze dorsale Sinneslinie auch durch den *Triton*-Keim nicht dazu veranlasst wird, nun *Triton*-gemäss weit nach hinten auszuwandern.

Ausser der mittleren hat sich bei 3A im Rumpf auch eine ventrale Seitenlinie gebildet; sie stammt ebenfalls vom Implantat; jedoch ist ihr Verlauf nicht normal. Sie führt nicht wie bei *Triton* ventral, sondern dorsal an der Beinknospe vorbei. Worauf die Störung beruht, ist nicht klar. Eine Nervenversorgung (R. lat. inferior) wurde bei dieser Sinneslinie nicht beobachtet.

Da bei unseren Untersuchungen in erster Linie die Entwicklung des Labyrinths berücksichtigt wurde, reicht das Material für eine eingehende Darstellung der Verhältnisse beim Auswachsen der xenoplastischen Seitenorgane nicht aus. Speziell in ihrer Anordnung sind die Seitenlinien bei einzelnen Anurenarten stark verschieden. *Bombinator* stellt einen extrem abgeleiteten Typus dar (vgl. ESCHER 1925, S. 328). Auch bei *Xenopus* finden wir besondere Verhältnisse, während *Rana* oder *Pelobates* dem urodelenartigen Grundtypus näher stehen (ESCHER S. 331).

Durch xenoplastischen Austausch zwischen diesen Arten könnte in Ergänzung zu den Experimenten HARRISONS (1903) und STONES (1928, 1933) untersucht werden, welche besonderen Faktoren für die unterschiedliche räumliche Anordnung der Seitenorgane bei den einzelnen Arten verantwortlich sind.

*Nervenwurzeln und SCHWANNsche Zellen:*

Im Bereich der IX- und X-Wurzeln finden wir nur *Tritonzellen*. Ein Teil von ihnen hat sich zu SCHWANNschen Zellen differenziert, welche die Wurzelfasern begleiten. Die übrigen sind undifferenziert. Man sieht ihnen nicht an, ob später einmal Ganglien- oder Scheidenzellen aus ihnen entstehen werden <sup>1)</sup>. Ganz ähnliche Verhältnisse treffen wir bei den Wurzeln des Trigemini und des Facialis an, nur sind hier neben den SCHWANNschen Zellen nicht so viele undifferenzierte Zellen vorhanden wie beim Glossopharyngeus-Vagus.

*Herkunft der SCHWANNschen Zellen:*

Alle Nerven sind, auch wenn sie wie der R. acusticus anterior ganz vom Implantat gebildet wurden, ausschliesslich von *Triton*-Scheidenzellen umhüllt. Aus dem Implantat sind zwar zahlreiche Epidermisplakoden und Ganglienzellen, nicht aber SCHWANNsche Zellen entstanden. Wenn wir berücksichtigen, wie normal sich das Implantat als Ganzes in den Wirtskeim einordnet, dann kann das Fehlen von *Bombinator*-Scheidenzellen nicht als xenoplastischer Defekt betrachtet werden, sondern es muss gefolgert werden, dass die Epidermisplakoden keine SCHWANNschen Scheidenzellen liefern (vgl. YNTEMA 1937). Ob sie dagegen aus dem Neuralrohr (RAVEN 1937) oder aus der Neuralleiste (HARRISON 1924, YNTEMA 1937, DETWILER and KEHOE 1939) hervorgehen, entscheidet dieser Fall natürlich nicht. Dass die SCHWANNschen Zellen im Kopf mindestens teilweise aus der Neuralleiste entstehen, beweisen andere Fälle, unter ihnen der schon besprochene Fall 2A, wo neben Mesenchym auch Scheidenzellen vom Implantat gebildet wurden. Weitere noch zu besprechende Beispiele werden das hier Gefundene bestätigen.

*Zusammenfassung über Ganglien:*

1. Das Implantat hat sich vollständig ortsrichtig entwickelt. Die Beziehungen zwischen der Ausdehnung des Implantats und der Zusammensetzung der Ganglien sind klar: das Trigemini-Ganglion mit seiner Anlage im Bereich des vorderen Implantatrandes wurde chimärisch; weiter hinten bildeten sich

<sup>1)</sup> Nach KNOUFF (1927) entstehen bei *Rana* ausser der „primitive root“ auch die Ganglienzellen der allgemeinen Hautkomponente des Vagus aus der Neuralleiste (Wurzganglion nach YNTEMA 1943).



die supraorbitale Sinneslinie und die Lateralganglien des Facialis aus dem Implantat, während die ventraler gelegenen infraorbitalen und hyomandibularen Sinneslinien und das Viszeralganglion VII (epibranchiale Plakode) aus dem Wirtsektoderm entstanden sind. Noch weiter hinten gehören Ohrblase und Acusticus-Ganglion wieder zum Implantat und, weil letzteres bis in die Kiemenregion reichte, gehören auch die viszeralen (epibranchialen) Anteile des Glossopharyngeus und Vagus dazu. Dorsal durchquerte die Implantatgrenze die Anlage der Lateral-X-Plakode, sodass deren vorderer Teil vom Implantat, der hintere vom Wirt gebildet wurde. Dagegen sind die Rumpfsseitenlinien wieder vollständig aus der *Bombinator*-Epidermis hervorgegangen. Ortsrichtig hat das Implantat weder Gehirnteile noch Neuralleistenmaterial gebildet.

2. Die Frage, ob die Entwicklung rein spendergemäss oder auch wirtsgemäss verlaufe, lässt sich nicht so eindeutig beantworten. Echte wirtsgemässe Bildungen fehlen; gewisse Anklänge an den *Triton*-Typus sind noch am ehesten bei der Aufteilung des Truncus hyomandibularis und der Anordnung des IX-X-Ganglienkomplexes und seiner Nerven zu finden. Spendergemäss erscheinen die Ausbildung der supraorbitalen und eventuell der kurzen dorsalen Sinneslinie, sowie der Differenzierungsgrad des Ganglion acusticum. Von der Ohrblase wird noch die Rede sein.

3. Harmonische Einheitsbildungen zwischen Wirts- und Implantatanteilen traten beim Ophthalmicus-Ganglion, bei ventrolateral- und epibranchial-VII-, sowie beim Lateral-X-Ganglion auf, ebenso in der Wurzelverbindung Acusticus-Nachhirn und in den Beziehungen zwischen Lateralnerven und Seitenorganen. Eine deutliche Störung trat dagegen in der Morphogenese des Trigemini auf, indem sich das Ganglion Gasseri nicht mit dem Ophthalmicus-Ganglion vereinigte.

4. Herkunft und Entstehungsweise der Ganglien und der Schwannschen Zellen können durch xenoplastische Transplantationen genauer verfolgt werden. Auf diese Möglichkeit, die Herkunft der Schwannschen Zellen zu ermitteln, hat schon HOLTFRETER (1935b, S. 456) hingewiesen.

#### 4. Ohrblase

a. *Triton-Labyrinth* (Abb. 10b linke Seite und 14a rechts).

Im Vergleich zu den früheren Stadien hat die Grösse der *Triton*-Ohr-

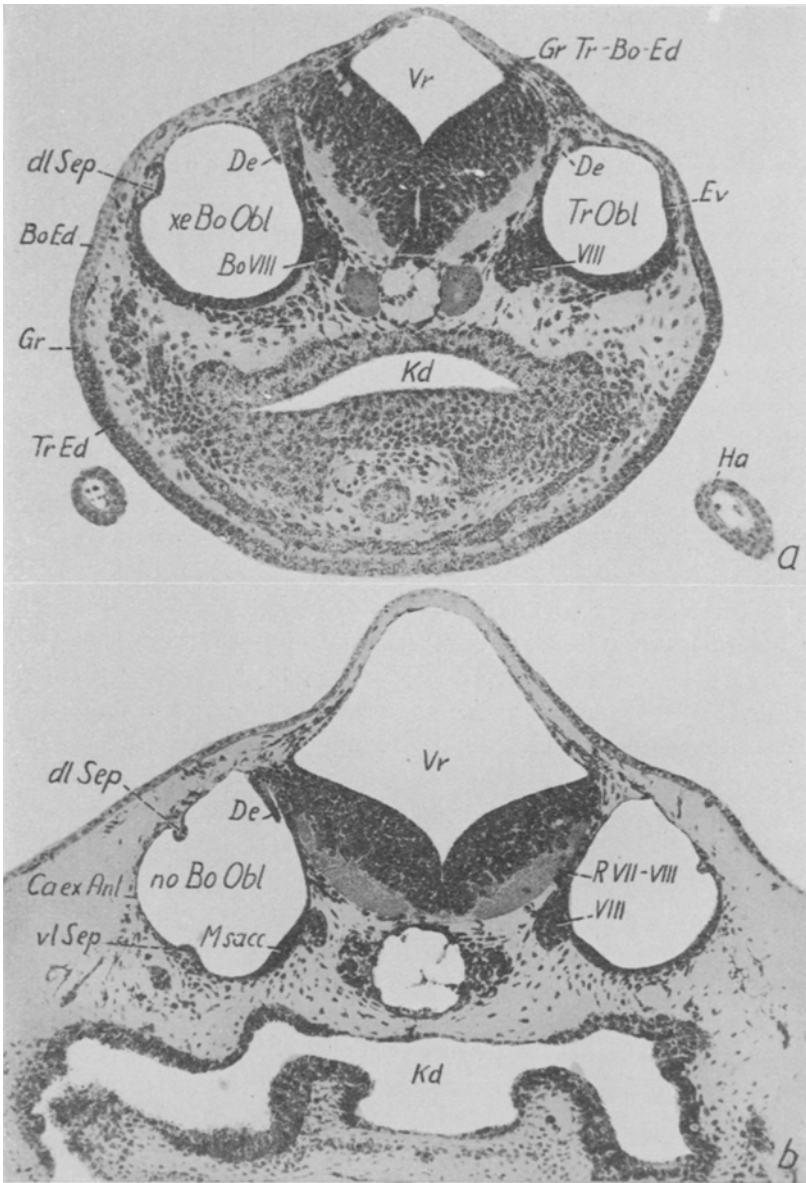


Abb. 14. *a*. 3A: Querschnitt durch die Mitte der Ohrblasen. Die xenoplastische liegt der normalen genau gegenüber. Sie ist grösser und weiter differenziert; am deutlichsten zeigt dies der Ductus endolymphaticus. — Man beachte auch die harmonische Einordnung der fremden Epidermis. Sie wird von *Tr*-Mesenchym unterlagert und ist deshalb nicht stärker als die normale Wirtsepidermis abgehoben. *Ev* = Epithelverdickung. *b*. 3Bo: im Schnitt ist die rechte Ohrblase (links im Bild) in der Mitte, die linke (rechts im Bild) etwa 50  $\mu$  weiter vorn getroffen. Bei der ersteren erkennt man die scharf einspringenden Septen der Anlage des Can. externus, die *M. sacculi* und den Ductus endolymphaticus. Rechts im Bild sind ausser dem Ganglion acusticum (VIII) auch die Wurzeln VII und VIII getroffen. Durch lockeres Mesenchym ist die Epidermis seitlich schon stark abgehoben. Vergr. 80  $\times$ .

blase um mehr als das dreifache zugenommen. Sie entspricht ziemlich genau dem Stadium  $t_2$  (= GLAESNER 34) nach BIRKMANN. Die Bogengänge legen sich vorn, seitlich und hinten eben als schwache Ausbuchtungen der Ohrblase an. Dort, wo später die Septen oder Zapfen ins Lumen des Labyrinths vorstossen werden, ist das Epithel leicht verdickt (Abb. 14a), doch hat der Einfaltungsprozess noch nicht begonnen. Die Anlagen der einzelnen Sinnesepithelien sind teilweise schon gut zu unterscheiden: vorn trennen sich die Anlagen der Crista anterior und der Crista externa von derjenigen der Macula utriculi. Auch diese hat sich z.T. schon von der Anlage der Macula sacculi (Abb. 14a) gelöst. Dagegen haben sich die Anlagen der kaudalen Sinnesepithelien: Crista posterior, Macula lagenae und die Papillen noch nicht von der Anlage der Macula sacculi gesondert. Die vorderen Teile der Ohrblase beginnen sich also früher zu differenzieren als die hinteren. BIRKMANN (1940) hat dies eingehend bei *Rana* und *Triton* beschrieben. Der kleine Ductus endolymphaticus (De) besitzt ein deutliches Lumen.

b. *Bombinator*, Normalkeim (Abb. 11 und 14b).

Gegenüber dem Ausgangsstadium des frisch abgeschnürten Bläschens haben sich die *Bombinator*-Ohrblasen auf das 6–7 fache Volumen vergrößert (vgl. Tab. 7). Auch sonst ist die Entwicklung stark fortgeschritten.

Nach BIRKMANN'S Einteilung sind diese *Bombinator*-Ohrblasen zwischen *Rana*-Stadium 2 und 3 einzureihen.

c.) *Xenoplastisches Bo-Labyrinth in Triton* (Abb. 10b rechte, Abb. 14a linke Seite).

Aus dem Implantat hat sich in *Triton* eine n a h e z u t y p i s c h e *Bombinator*-O h r b l a s e gebildet. Sie ist ungefähr doppelt so gross wie das normale *Triton*-Labyrinth (vergl. Tabelle 7) und hat gegenüber dem Ausgangsstadium, ähnlich wie die normalen *Bombinator*-Ohrblasen von *3Bo*, fast um das 7fache zugenommen.

Wie bei *Bombinator* sind die Bogengänge als Ausbuchtungen der Ohrblase angelegt, und auch die Septenbildung setzt an denselben Orten ein wie beim normalen *Bo*-Labyrinth: eine lange Falte dorsolateral (dl Sep) und je ein kurzer Zapfen ventrolateral (vl Sep) und vorne medial. Die Septen sind aber beim normalen und beim xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinth nicht vollständig gleich. Das dorsolaterale Septum bildet beim Normallabyrinth eine von vorn nach hinten durchgehende schmale Falte (Abb. 11). Beim xenoplastischen Labyrinth

schneidet sie nur vorn und hinten schärfer ein und bildet in der Mitte mehr eine seichte Vertiefung (Abb. 14a, dl Sep). Die übrigen Septen und Zapfen sind weniger verschieden, aber auch noch nicht so weit entwickelt. Die xenoplastische Ohrblase wird von *Triton*-Mesenchym umhüllt. In seinem Entwicklungsstadium passt dieses Mesenchym natürlich zum jüngeren *Triton*-Labyrinth und nicht zu der weiter entwickelten *Bombinator*-Ohrblase. Diese Entwicklungsdifferenz zwischen den beiden Partnern des Systems <sup>1)</sup> könnte die Ursache für die abweichende Ausbildung des dorso-lateralen Septums beim xenoplastischen Labyrinth sein.

Die Anlage der Crista anterior ist etwas zu schwach ausgebildet, hat sich aber wie im Normalfall vollständig von der Macula utriculi getrennt und hängt seitlich noch mit der Anlage der Crista externa zusammen. Wie normal beginnt sich die Crista externa von der Macula utriculi (Abb. 14a) abzulösen.

Mac. utric., Mac. sacculi und deren kaudale Anhänge samt Crista posterior sind normal angelegt. Dasselbe gilt für den Ductus endolymphaticus. Hinter diesem und teilweise mit ihm verschmolzen liegt ein kleines *Triton*bläschen (in der Rekonstruktion, Abb. 10b nicht punktiert), dessen Entstehungsweise nicht klar ist. Auf die Form des Ductus endolymphaticus hat es keinen Einfluss <sup>2)</sup>.

In Tabelle 6 sind ausser den Grössenverhältnissen wiederum die Mitosenzahlen angegeben. Sie schwanken bei den drei *Bombinator*-Ohrblasen auffallend stark, wobei die kleinste (3Bo links) gerade die grösste Mitosenzahl aufweist, während das xenoplastische Labyrinth am wenigsten Mitosen besitzt. Da die xenoplastische Ohrblase sonst kaum gehemmt ist, scheint mir ihre geringe Mitosenzahl eher zufällig zu sein; auch bei den Normallabyrinthen weichen ja die Mitosenzahlen stark voneinander ab.

<sup>1)</sup> Nach H. W. KAAH (1930, 1938) ist das Vorhandensein einer Ohrkapsel unbedingte Voraussetzung für richtige Entwicklung der einzelnen Teile des Labyrinths.

<sup>2)</sup> HOLTFRETER (1935b, S. 466, Abb. 26a) beschreibt bei seinen Fällen eine *Rana*-Ohrblase in *Triton*, deren Saccus endolymphaticus typische Spender-eigenschaften zeige. Aus BIRKMANN (1940, S. 452) ist ersichtlich, dass bei *Rana* in dem fraglichen Stadium kein solcher S. endolymphaticus vorkommt. Da H. in diesem „S. endolymphaticus“ auch noch Sinneseptel gesehen hat, kann man annehmen, es handle sich auch hier um eine überzählige Ohrblase, die mit dem wirklichen S. endolymph. verschmolzen ist.

TABELLE 6

	Ohrblasen			
	<i>Triton 3A</i>	<i>Bo in Triton</i>	<i>Bombinator 3Bc</i>	
	links	3A rechts	links	rechts
Länge. . . . .	228 $\mu$	312 $\mu$	312 $\mu$	336 $\mu$
Breite. . . . .	262 $\mu$	317 $\mu$	303 $\mu$	297 $\mu$
Höhe . . . . .	262 $\mu$	331 $\mu$	324 $\mu$	312 $\mu$
Größenverhältnis . . .	1	2,1	2,0	2,2
Grössenzunahme <sup>1)</sup> . . .	3,2	6,8	6,4	7,1
Mitosen . . . . .	23	22	39	27

Fall 4: *Molchlarve mit grossem Bombinator-Implantat. Rechtes Labyrinth, fast alle Kopfganglien und starker Anteil der Kopfneuralleiste xenoplastisch. Wirt 4A, Spender 4Bo. (Prot. Nr. XXXIII A<sub>2</sub>)* <sup>2)</sup>.

#### A. Übersicht

1. Operation: Dem Molchkeim wurde im frühen Neurulastadium ein grosses Stück *Bombinator*-Gastrulaektoderm in den Bereich der rechten Kopfneuralleiste und die seitlich angrenzende Epidermis implantiert.
2. Der *Triton*wirt induzierte das implantierte *Bombinator*ektoderm:
  - a) zu gut eingeordneter zwischichtiger Epidermis
  - b) zu Kiemenbildung (Epidermis und mesenchymatischer Anteil).
  - c) zu Ganglienplakoden (Ophthalmicus-Ganglion und Ganglion Gasseri, Dorsolateral-, Ventrolateral- und Viszeralganglion VII, zu Viszeralganglien IX und X und zu einem Anteil an Lateralganglion IX-X) und zu Sinnesplakoden (Orbitallinien, zu einem Teil der hyomandibularen Sinnesknospen und zu Rumpfsinneslinie).
  - d) zu einer Ohrblase mit Acusticus-Ganglion (Abb. 17 u. 18).
  - e) zu Neuralleiste: Viszeralknorpel, Mesenchym, Pigment und SCHWANNsche Scheidenzellen.

<sup>1)</sup> Frisch abgeschnürtes Ohrbläschen = 1 (1A in Tab. 4).

<sup>2)</sup> Der Fall XXXIII A<sub>2</sub> wurde in einer vorläufigen Mitteilung (ANDRES 1945) kurz beschrieben.

3. Grösse and Differenzierungsgrad der xenoplastischen Ohrblase entsprechen stark der Spenderart, gleiches gilt für die Grösse des Trigemini-Ganglions.
4. Abnorm und unterentwickelt ist das xenoplastische Facialisganglion, zu schwach entwickelt sind das Ganglion acusticum und in verschiedenem Grade auch die Ganglien des chimärischen Glosso-pharyngeus-Vagus-Komplex.
5. *Bombinator*-Epidermis bedeckt die rechte Vorderbeinanlage von *Triton*. Auf das Auswachsen der Beinknospe wirkte das Implantat hemmend.

### B. Operation und Lebendbeobachtung

12.6.44. 21.00—22.15. 4*Bo* vitalgefärbt, Gastrula mit mittelgrossem Dotterpfropf. Aus dem noch nicht unterlagerten Ektodermbereich wurde ein grosses Stück entnommen und das *Triton*-Transplantat in die Wunde gesetzt. 4*A* ungefärbt, frühe Neurula, Stad. 13/14. Aus dem eben sich bildenden rechten Kopf-

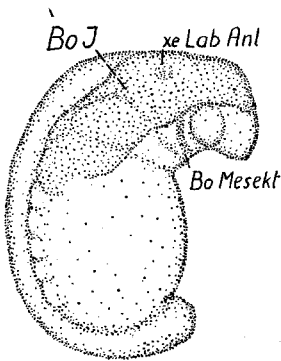


Abb. 15. 4*A*. 35 Stunden nach der Operation. Das *Bo*-Implantat ist gut eingeordnet. In den Mandibularbogen ist *Bo*-Mesektoderm eingewandert.

Vergr. ca. 20×.

vom *Bombinator*-Epidermis bedeckte Vorderbeinknospe ist nur ungefähr halb so gross wie die normale linke.

Von den vielen kleinen *Bombinator*-ähnlichen Kiemenästen auf der rechten Seite sind die meisten ganz oder teilweise durchblutet.

Zwischen Kiemen und Auge ist die Epidermis abgehoben und die Kopfseite dadurch sehr stark aufgetrieben. Bis weit nach ventral sind *Bombinator*-Melanophoren vorhanden. Das rechte Auge ist deformiert. Im rechten Labyrinth

neuralwulst und dem seitlich angrenzenden Epidermisbereich wurde ein grosses, fast mesodermfreies Stück herausgenommen und dafür das blaue *Bombinator*-Ektoderm implantiert.

14.6.08.00. 4*A* mit kleiner Schwanzknospe, Stad. 21–22. Das Implantat ist schön eingeordnet und zeigt die normale Plastik des Wirts. Das Labyrinth ist vom Implantat angelegt (Lab. Anl.). Hinter dem Auge ist *Bo*-Mesektoderm nach ventral in den Mandibularbogen eingewandert (Abb. 15).

4*Bo*: Schwanzknospenstadium. Das grosse *Triton*-Implantat in der vorderen linken Rumpfseite hat sich teilweise etwas vorgewölbt. — Weitere Angaben über 4*Bo* fehlen.

21.6. 6.20. 4*A* ungefähr Stad. 34. Das blaue Implantat bedeckt fast die ganze rechte Kopfseite und erstreckt sich nach hinten bis über die Kiemen- und Vorderbeinregion. Die rechte

hat sich ein hantelförmiger Otolith (vgl. Abb. 26–27, S. 462f) gebildet, der Ductus endolymphaticus ist als blauer Fleck zu erkennen. Vor der Ohrblase befindet sich ein blaues Ganglion.

Die linke Kopfseite ist normal. Auch hier ist im Labyrinth ein hantelförmiger Otolith vorhanden, doch ist er kleiner als der rechte.

7.15. Larve 4A in Zenker fixiert.

### C. Schnittuntersuchung. Einzelbeschreibung

Da der Spenderkeim 4Bo fehlt, und auch keine *Bombinator*larve als Kontrollkeim gleichzeitig mit 4A aufgezogen und fixiert wurde, wird hier nur die *Triton*larve besprochen. Die Ganglien weisen vom zuletzt-untersuchten bis zu den folgenden Stadien keine grösseren Veränderungen auf. Deshalb können sie hier auch ohne normales Vergleichstier gut beurteilt werden. Beim Labyrinth dagegen, das in voller Entwicklung steht, werden wir eine einwandfreie Vergleichsmöglichkeit eher vermissen.

#### a. Epidermis (Abb. 16a und 17)

Die *Triton*-Epidermis weist nur noch wenige Dotterschollen auf, die implantierte *Bombinator*-Epidermis ist schon ganz dotterfrei. Schon beim lebenden Keim wurde eine starke Abhebung der Epidermis der rechten Kopfseite zwischen Auge und Kiemen beobachtet, wie sie bei Unkenlarven in Kopf und Rumpf normalerweise auftritt. Das liegt aber nicht an der Epidermis selbst, sondern am darunter befindlichen Mesenchym. Breitet sich die *Bombinator*-Epidermis auf *Triton*-Mesenchym aus, dann wird sie nicht stärker abgehoben als normale *Triton*-Epidermis (Fall 3A, Abb. 9a, S. 415 und 14a, S. 428 zugleich alle andern Fälle, bei denen kein *Bombinator*-Mesenchym aufgetreten ist). Ist umgekehrt *Bombinator*-Mesenchym unter implantat-eigene oder auch unter Wirtsepidermis gewandert <sup>1)</sup>, dann wird, wie im vorliegenden Fall, das darüberliegende Epidermisareal (*Triton* oder *Bombinator*) abgehoben.

Auf den Kiemenästen breitet sich die *Bombinator*-Epidermis normal und dünn-schichtig aus, dagegen ist sie weiter hinten über der rechten Vorderbeinknospe atypisch verdickt (Abb. 16a). Wie schon beim lebenden Keim festgestellt wurde, ist diese Beinanlage nur ungefähr halb so gross wie die normale linke <sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Über die Herkunft des Mesenchyms s. folg. Abschnitt.

<sup>2)</sup> Solche Hemmungen traten bei allen mit *Bombinator*-Epidermis bedeckten

Bei der *Bombinator*larve wachsen normalerweise die Vorderbeine später aus als bei *Triton*. Vielleicht lässt sich die Beinhemmung so deuten, dass das *Bombinator*-Implantat noch nicht zur Bildung von

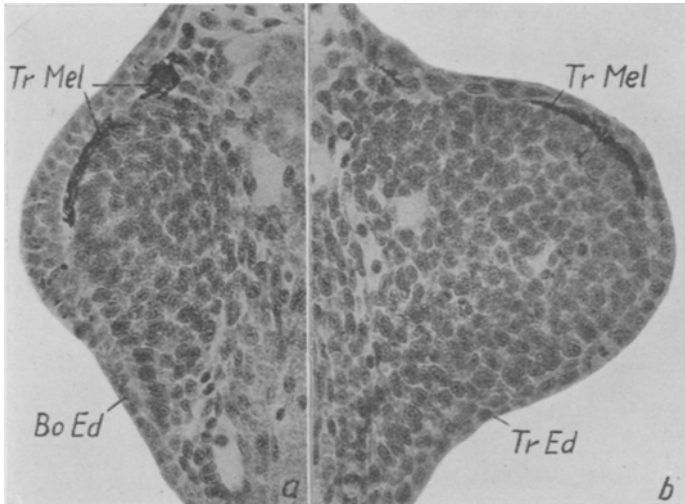


Abb. 16. 4A: Vorderbeinknospen im Bereich ihrer grössten Ausdehnung. Querschnitte. In a. von verdickter *Bo*-Epidermis bedeckt, im Wachstum gehemmt. In b. normale Beinknospe. Vergr. 180 ×.

Beinepidermis kompetent ist, wenn die darunter liegende Vorderbeinanlage von *Triton* schon kräftig auszuwachsen beginnt.

Für eine weitere Analyse ist dieser Chimärentypus leider ungeeignet, weil die *Bombinator*-Epidermis im *Triton*keim verhältnismässig früh zugrunde geht.

#### b. Neuralleiste:

Ein Teil des rechten Kopfneuralwulstes wurde bei der Operation entfernt und durch *Bombinator*-Ektoderm ersetzt. Ortsrichtig hat das Implantat Neuralleiste gebildet. Schon beim lebenden Keim wurde das Einwandern von blauem *Bombinator*-Mesektoderm in den Mandibularbogen beobachtet. Die Schnittbilder bestätigen diesen Befund:

*Triton*-Beinanlagen auf. (18 Fälle, Hemmung der Vorderbeinanlagen jeweils um  $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{2}$ ). Erst wenn die *Bombinator*-Epidermis degeneriert und durch wirtseigene ersetzt ist, können die Beine vollständig auswachsen (4 Fälle).



Meckelscher Knorpel und Palatoquadrat bestehen rechts aus *Bombinator*-Knorpel. Aus dem Implantat sind ausserdem der vordere Teil der rechten Trabecula, die rechte Seite des Hyale und eine kleinerer Anteil der Branchialia entstanden.

Auf die Bildung ektomesodermaler Skeletteile von *Bombinator* in *Triton* wurde bereits in einer früheren Mitteilung (ANDRES 1946) hingewiesen. Durch xenoplastische Transplantation von Neuralleiste können wir — wie gerade im vorliegenden Fall — Anurenmesektoderm in die Schlundregion des *Triton*keims einwandern lassen, worauf dann das Viszeralskelett grösstenteils durch das Anurenmaterial gebildet wird. Die ektodermalen Knorpelteile von Anuren und Urodelen weichen aber in ihrer Form z.T. erheblich voneinander ab (vgl. STONE 1922, 1926, 1929 und RAVEN 1931). Somit stellt sich die Frage: wird die Form der einzelnen Knorpelstücke ebenso durch die umliegenden Blasteme bestimmt, wie der Weg des Mesektoderms vorher im Wesentlichen durch die Schlundtaschen des Kopfdarmes und die Entomesodermbogen bestimmt wird (vgl. HOERSTADIUS 1945, S. 106 ff.), oder besitzt das eingewanderte Mesektoderm eigene Formbildungstendenzen, so wie ihm nach HARRISON (1938) eigene Wachstumstendenzen zukommen? Bildet das Anurenmaterial in *Triton* z.B. Suprarostrale und Infrarostrale, Knorpelstücke, die den Urodelen fehlen?

Die Zusammenstellung in Tabelle 2 auf S. 399 zeigt, dass bei mehr als 100 Fällen Knorpelteile xenoplastisch aufgetreten sind. Dieses in mehrfacher Hinsicht interessante Material soll hier nicht weiter besprochen werden.

Wie schon erwähnt wurde, hat das Implantat auch Mesenchym gebildet. Dieses erstreckt sich vorn vom vorderen Augenbereich an seitlich und ventral über die ganze rechte Kopfhälfte nach hinten bis in die Kiemenregion. Mehr dorsal und medial in der Nähe des Gehirns finden wir dagegen vorwiegend *Triton*-Bindegewebe. Von diesem unterscheidet sich das *Bombinator*-Mesenchym durch die geringere Kerngrösse und das Fehlen von Dotterschollen, vor allem aber durch die sehr lockere Anordnung der einzelnen Zellen. Alle 3 Merkmale sind aber für *Bombinator* typisch (vgl. Abb. 14b, S. 428 und 17, S. 440). Das spendergemässe Verhalten des *Bombinator*-Mesenchyms in *Triton* <sup>1)</sup> hat u.a. auch

1) Vgl. auch HOLTFRETER 1935a, S. 408 f.

TABELLE 7. GEMEINSAMES AUFTRETEN VON KNORPEL, PIGMENT UND MESENCHYM ALS BILDUNGEN DER KOPFNEURALLEISTE

Knorpel	Pigment	Mesenchym	Anzahl
+	+	+	70
—	—	—	20
+	+	—	10
—	+	—	6
—	+	+	5
+	—	—	2
+	—	+	0
—	—	+	0

das Abheben der Epidermis zur Folge, wovon oben bereits die Rede war.

Die Herkunft eines grossen Teiles des Kopfmesenchyms aus der Neuralleiste geht klar aus unseren Versuchen hervor. Bei 75 Fällen, die in Tabelle 7 zusammengestellt sind, trat mit dem Mesenchym stets auch Pigment auf (vgl. BALTZER 1941), in 70 Fällen auch Knorpel. Fehlten Pigment und Knorpel, die wir als sichere Abkömmlinge der Neuralleiste betrachten können, dann war auch kein fremdes Mesenchym vorhanden.

Dieses Ergebnis bestätigt die Angaben von LANDACRE (1921) und STONE (1922, 1929), wonach das Mesenchym der vorderen, lateralen und ventralen Kopfgregion von der Neuralleiste stammt. Dass sich die Epidermisplakoden nicht an der Bildung von Bindegewebe beteiligen, beweisen die Fälle, bei denen, wie in Beispiel 3, aus dem Implantat wohl Ganglien, aber keine Mesenchymzellen entstanden sind.

### c. Ganglien und Seitenorgane

#### 1. *Triton*, Wirtsseite

Die Ganglien der *Triton*larve<sub>4</sub> A weisen gegenüber der etwas jüngeren Larve 3A (Beispiel 3) auf der Wirtsseite keine merklichen Veränderungen auf. Daher erübrigt sich ihre Beschreibung.

#### 2. *Triton*, Implantatseite

Das Epidermisareal, aus welchem die Anlagen der Kopfganglien ent-

stehen, wird im vorliegende Fall auf der rechten Seite zum grössten Teil vom *Bombinator*-Implantat eingenommen (Abb. 15). Am besten hat sich das Trigemini-Ganglion entwickelt, etwas reduziert sind die Ganglien des Glossopharyngeus und Vagus, stärker unterentwickelt ist der Facialis-Acusticus-Komplex.

Gerade in dieser unterschiedlich normalen Entwicklung der einzelnen xenoplastischen Anteile im gleichen Keim treffen wir ein wesentliches Merkmal unserer *Triton-Bombinator*-Chimären. Neben anderen Organen gilt dies auch für das Labyrinth, wo selbst einzelne Teile vollständig normal und andere defekt sein können (vorliegendes, sowie Beispiele 6 und 7). Wahrscheinlich wirken sich hier schon geringfügige Differenzen im Ausgangsmaterial, beim Ausführen der Transplantation usw. aus, die für das eine Organ optimale Entwicklungsbedingungen schaffen und die übrigen benachteiligen. Angesichts der mannigfaltigen Störungsmöglichkeiten, die sich allein aus den verschiedenen Entwicklungsgeschwindigkeiten von Wirt und Implantat ergeben, ist dies auch leicht verständlich. Wo bei einem früher in der Entwicklung angelegten Organ harmonische Zusammenarbeit möglich ist (Neuralplatte bei HOLTFRETER 1935a, b und ROTH 1945) kann sie es bei einem später erscheinenden u.U. nicht mehr sein (Ohrblase bei HOLTFRETER 1935b) — und umgekehrt. So ist das von uns verwendete ältere Gastrulaektoderm für die Entwicklung von Plakoden und Ohrblasen relativ gut geeignet, für andere Organsysteme, wie Augen, Gehirn usw. dagegen gar nicht. Entscheidend ist also, dass man den zu untersuchenden Organen durch ein geeignetes Experiment von vorneherein möglichst günstige Entwicklungsbedingungen gibt (vgl. GEINITZ 1925 und HOLTFRETER 1935a, b).

*Trigeminus*: Das Trigemini-Ganglion besteht grösstenteils aus *Bombinator*-Material, ist gut ausgebildet und deutlich grösser als das Trigemini-Ganglion auf der Wirtsseite. Es hat sich also *Bombinator*-typisch entwickelt. Ophthalmicus-Ganglion und Ganglion Gasseri sind miteinander verschmolzen und bestehen zur Hauptsache aus *Bombinator*-Zellen. Im Bereich der Wurzel befindet sich eine grössere Menge eingesprengter *Triton*-Zellen. Sie sind einesteils zu Scheidenzellen der Wurzel differenziert, bei den anderen scheint es sich um Nervenzellen des Wurzelganglions zu handeln, das nach KNOUFF (1927) aus der Neuralleiste entsteht. Die vom Ganglion nach aussen abgehenden Nerven, z.B. der R. mandibularis, werden von *Bombinator*-Scheidenzellen begleitet.

Die Verhältnisse sind demnach recht kompliziert: mit dem rostralen und mandibularen Mesektoderm stammt auch ein Teil der Scheidenzellen vom Im

plantat. Der andere Teil, die meisten Scheidenzellen der Nervenwurzel, stammen dagegen vom Wirtskeim. Es lässt sich direkt nicht entscheiden, ob diese Zellen ebenfalls aus Neuralleiste hervorgegangen sind, oder ob sie einen andern Ursprung haben <sup>1)</sup>. Ihre Herkunft aus der Neuralleiste scheint mir aus folgendem Grund gut möglich: nach einseitigem Entfernen der Neuralleiste wandern Ektomesodermzellen von der intakten Seite auch über die dorsale Mittellinie hinweg nach der Defektseite (STONE 1922, 1929; RAVEN 1931; HARRISON 1938; HOERSTADIUS und SELLMAN 1945). Ähnlich wie beim Defektversuch könnten auch in unserem Fall, wenn das schneller sich entwickelnde *Bombinator*-Mesektoderm bereits in die Schlundbogen abgewandert ist, *Triton*-Neuralleistenzellen von der Normalseite in die dorsale Region der Implantatseite hinüberwandern und dort an der Bildung der Nervenwurzeln als Scheidenzellen teilnehmen.

*Facialis*: Der Facialis-Acusticus-Komplex ist unterentwickelt, teilweise auch in der Form atypisch, zeigt jedoch gerade hierin ein relativ häufiges Störungsbild. Er wurde wohl durch die grosse *Bombinator*-Ohrblase so weit nach vorn verlagert, dass sein Viszeralganglion den hinteren Teil des Trigeminus berührt. Das Dorsolateralganglion ist kaum identifizierbar. Das Viszeralganglion ist ebenfalls zu klein; es besteht grösstenteils aus *Bombinator*zellen, vereinzelt eingesprengte *Triton*zellen (= Satellitzellen?) kommen vor. Der R. palatinus fehlt. Seitlich geht der Truncus hyomandibularis ab. Ihm ist eine langgestreckte Gruppe von *Bombinator*-Ganglienzellen angelagert, welche einen Teil der ventrolateralen Facialis-Komponente ausmacht. Der andere Teil ist mit dem Viszeralganglion verschmolzen. Eine Nervenverbindung mit den hyomandibularen Sinnesknospen, die teilweise vom Wirt und teilweise vom Implantat gebildet wurden, lässt sich nicht sicher nachweisen. Die beiden orbitalen Sinneslinien wurden vom Implantat gebildet und liegen ganz in *Bo.*-Epidermis. Ihre Anordnung ist stark abnorm.

*Acusticus*: Hinten hängt mit dem Facialis das ebenfalls unterentwickelte Ganglion acusticum zusammen. Vom Gangl. acust. anterior verlaufen Nervenfasern zur Macula utriculi, vielleicht auch zur Crista externa, vom Gangl. acusticum posterior ziehen sie zur Macula sacculi. Hinten, im Bereich der Anlagen von Macula lagenae und Papilla amphibiorum treten noch Ganglienzellen aus dem verdickten Labyrinthepithel aus. Auch aus der *Triton*-Ohrblase treten hinten noch Zellen aus.

Im Bereich der Acusticus-Facialis-Wurzel kommen nebeneinander *Triton*- und *Bombinator*-Scheidenzellen vor, während distal der Truncus hyomandibu-

<sup>1)</sup> Zur Frage der Herkunft der Scheidenzellen im Rumpf s. HARRISON 1924, 1938; RAVEN 1937; DETWILER und КЕНОЕ 1939; im Kopf s. YNTEMA 1937, 1943.

laris nur von *Bombinator*-Scheidenzellen begleitet wird. Die Verhältnisse sind also ähnlich wie beim Trigemini.

*Glossopharyngeus-Vagus*: Nach hinten im Kiemenbereich bedeckte das Implantat den Neuralwust nur noch teilweise (Abb. 15). Deshalb ist nur wenig *Bombinator*-Mesektoderm in die Kiemenbogen gewandert. Im Einklang damit weisen die dorsal und medial gelegene Wurzel und das Wurzelganglion nur *Triton*-Zellen auf, während wir bei den abgehenden-Nerven, z.B. dem Truncus glossopharyngei, neben *Triton*-Scheidenzellen auch noch solche vom *Bombinator*-Implantat finden. Der ganze Ganglienkomplex ist verglichen mit der Wirtsseite etwas zu klein. Relativ am schwächsten ist das Glossopharyngeus-Ganglion entwickelt, am grössten und normalsten ausgebildet ist das Viszeralganglion X. Von Einzelheiten sei nur erwähnt, dass sich das Lateralganglion IX-X chimärisch aus *Bombinator*- und *Triton*-Ganglienzellen zusammensetzt. Die ersteren liegen mehr vorne, die letzteren mehr hinten im Ganglion, von wo aus der R. lateralis medius zur mittleren Rumpfsseitenlinie führt. Die Sinnesknospen dieser Linie wurden vom Implantat gebildet. Die anderen Rumpfsseitenlinien fehlen.

#### d. Ohrblase

1. *Triton, Wirtsseite*. (Abb. 17 rechts, Rekonstruktion, Abb. 18 links).

Verglichen mit Beispiel 3 ist die *Triton*-Ohrblase wiederum deutlich gewachsen (vgl. Tab. 7 und 9), gegenüber dem Ausgangsstadium hat sie um das 3,7 fache zugenommen. Ihr Entwicklungsgrad steht zwischen den von BIRKMANN als  $t_2$  und  $t_3$  beschriebenen Stadien. Die Bogengänge legen sich als stärkere Ausbuchtungen an, und auch die Septenbildung beginnt: bereits hat sich dorso-lateral ein langes Septum (dl Sep) abgefaltet (s. Abb. 18 und 19). Andere Septen fehlen aber noch.

Die Sinnesepithelien (Crista externa und anterior, Macula utriculi und sacculi) haben sich stärker voneinander getrennt. Gleichzeitig mit der Differenzierung von Sinneszellen in den Maculae und deren Innervierung durch den N. vestibularis haben sich auch die Otolithe entwickelt (Lebendbeobachtung). Wie beim früheren Stadium ist die Differenzierung im kaudalen Abschnitt der Ohrblase noch zurück: Die Anlage der Crista posterior, der Macula lagenae und der Papillen hängen noch mit der Macula sacculi zusammen. Der Ductus endolymphaticus hat sich vergrössert. Seine Abfaltung beschränkt sich aber noch ganz auf den dorsomedialen Teil des Labyrinths. Um die Ohrblase hat sich dotterreiches Mesenchym angesammelt; es ist aber nicht so regelmässig angeordnet wie auf der Implantatseite (Abb. 17, Tr Ent Mes).

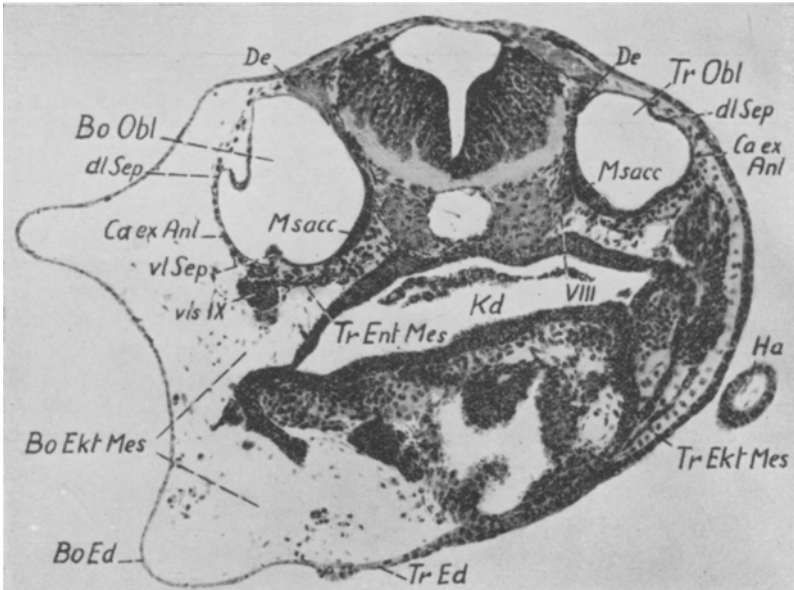


Abb. 17. 4A. Querschnitt durch die Mitte der beiden Ohrblasen. Das xenoplastische *Bo*-Labyrinth (im Bild links) mit stark einspringenden Septen der Anlage des Canalis externus. Die dünne *Bo*-Epidermis ist infolge Schrumpfung des darunter liegenden *Bo*-Mesenchyms faltig (vgl. auch *3Bo*, S. 428, Abb. 14b). Ventral wurde auch *Tr*-Epidermis (*Tr Ed*) durch unterlagerndes *Bo*-Mesenchym stärker abgehoben. Vergr. 70 ×.

## 2. Xenoplastisches Labyrinth (Abb. 17 links, Abb. 18 rechts).

Das xenoplastische Labyrinth entspricht *Rana*-Stadium r 2-3 nach BIRKMANN. Es ist fast doppelt so gross wie die normale *Triton*-Ohrblase. Die Grössenzunahme beträgt das 7,2 fache des Ausgangsstadiums. Die Differenzierung ist ähnlich im Vorsprung. Aus der ursprünglich gleichmässig von vorn nach hinten einschneidenden dorsolateralen Falte (vgl. Abb. 17-18) stossen jetzt drei Septen oder Zapfen tiefer ins Labyrinthinnere vor: vorne das laterale Septum der vorderen Bogenganganlage (a 1 Sep), in der Mitte als grösstes das dorsale der Anlage des seitlichen Bogenganges (dl Sep) und hinten, eben angelegt, das laterale Septum (p 1 Sep) der Anlage des Canalis posterior. Auch der ventrale Zapfen (v 1 Sep) der Anlage des seitlichen Bogenganges wurde gebildet. Merkwürdigerweise fehlt der mediale Zapfen der vorderen Bogenganganlage, der schon bei den jüngeren Ohrblasen von *3Bo* fest-

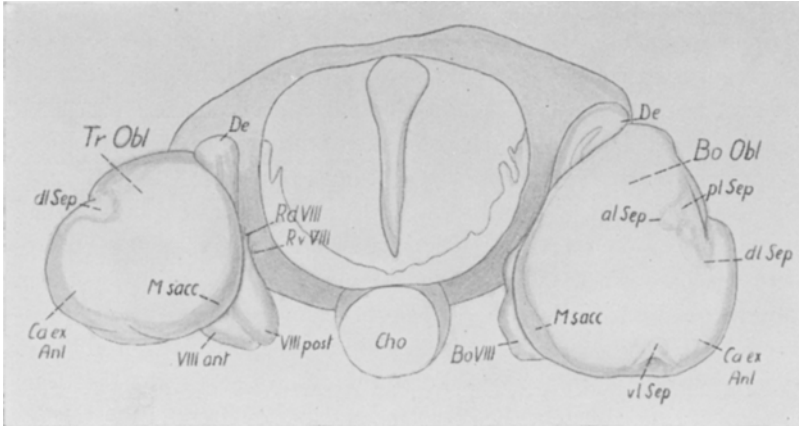


Abb. 18. 4A. Ansicht der Ohrblasen von hinten. Rekonstruktion. Bei der grossen xenoplastischen *Bo*-Ohrblase (rechts im Bild) sind die Septen bedeutend weiter entwickelt als bei der normalen *Tr*-Ohrblase links. Vergr. 100×.

gestellt wurde. Dies scheint mit einer zu schwachen Ausbildung des cephalen Teils der Ohrblase zusammenzuhängen, die sich auch in der starken Unterentwicklung der Crista anterior äussert. Vielleicht hat die Schwäche der vordersten Labyrinthregion die gleiche, allerdings nicht klar erkennbare Ursache wie die defekte Entwicklung des Facialis-Ganglions, das gerade vor der Ohrblase liegt. Bei einem anderen, ungefähr gleich alten Fall (XXXIV A3, Stad. 34) ist der vordere mediale Zapfen vorhanden, hier sind aber auch die Crista anterior und das chimärische Facialis-Ganglion besser entwickelt.

Die drei Cristae haben sich vom übrigen Sinnesepithel der Ohrblase getrennt. Vor allem ist die Crista externa gross, besitzt teilweise schon deutlich differenzierte Sinneszellen und ist dem entsprechenden Sinnesbezirk des Wirtslabyrinths in der Entwicklung voraus. Dagegen sind Crista anterior und posterior unterentwickelt. Macula utriculi und Macula sacculi hängen noch zusammen, sind aber gut differenziert und haben einen Otolith gebildet (Lebendbeobachtung). Auch hier lassen sich die Anlagen der Papillen und der Macula lagenae noch nicht vom hinteren Teil der Macula sacculi unterscheiden. Der Ductus endolymphaticus hat sich ein Stück weit nach ventral abgefaltet und besitzt die für *Bombinator* auf diesem Stadium charakteristische Form und Grösse (Abb. 17 und 18).

Ventral und medial hat sich viel dotterreiches entomesodermales *Triton*-Mesenchym (Tr. Ent Mes) gleichmässig um die *Bombinator*-Ohrblase angesammelt. Seitlich und vorn ist die Mesenchymhülle dünner und im Bereich der Crista externa beteiligen sich neben *Tritonzellen* auch ektomesodermale *Bombinatorzellen* harmonisch am Aufbau der noch nicht verknorpelten Bindegewebshülle. Damit ist natürlich nichts darüber ausgesagt, ob in einem späteren Stadium auch ektomesodermaler Knorpel an der Bildung der Ohrkapsel teilnehmen wird. Vielleicht in Zusammenhang mit den engeren räumlichen Verhältnissen im *Tritonkopf* reicht das grosse, vom Implantat gebildete Palatoquadrat mit seinem hintersten dorsalen Teil bis an das Labyrinth. Normalerweise kommt das auf diesem frühen Stadium weder bei *Triton* noch bei *Bombinator* vor. Erst bei älteren Larven lehnt sich der Processus oticus des Palatoquadrates an die inzwischen verknorpelte Ohrkapsel an. Das *Bombinator*-Ektomesoderma des Palatoquadrates hat sich bereits zu Knorpel differenziert, während die *Bombinatorzellen*, welche ohne Verbindung mit dem Palatoquadrat dem Labyrinth aufliegen, noch undifferenziert sind. Dieses ungleiche Verhalten der Ektomesodermzellen wurde vielleicht durch die verschiedenen Umgebungseinflüsse hervorgerufen, die das Material der Neuralleiste einerseits zur Bildung von Viszeralknorpel (vgl. HOERSTADIUS und SELLMANN 1945) andererseits aber zur Anreicherung an der Ohrblase veranlassten.

TABELLE 8

	Ohrblasen von 4A	
	<i>Bombinator</i> - Impl.-Ohrblase	<i>Triton</i> -Wirts- Ohrblase
Länge . . . . .	264 $\mu$	336 $\mu$
Breite . . . . .	267 $\mu$	401 $\mu$
Höhe. . . . .	253 $\mu$	342 $\mu$
Grössenverhältnisse . . . . .	1	1,9
Grössenzunahme . . . . .	3,7	7,2
Mitosen . . . . .	23	34

Wie bei den früheren Fällen sind in Tabelle 9 ausser den Grössenverhältnissen auch die Mitosenzahlen angegeben. Das *Triton*-Labyrinth



des vorliegenden Falles hat wie dasjenige von Beispiel 3 (Tab. 6) 23 Mitosen. Die normalen *Bombinator*-Labyrinth der Kontrolle zu Fall 3 haben deren 33 (Mittelwert). Die xenoplastische *Bo*-Ohrblase des vorliegenden Falles — hat mit 34 — zufällig oder nicht — fast genau gleichviel.

Fall 5: *Molchlarve schlüpfreif, Bombinator bereits fressend. Ohrblasen von Triton und Bombinator mit grösstem Entwicklungsunterschied. Wirt 5A, Spender 5Bo. (Prot. Nr. II A5 Bo5).*

#### A. Übersicht

1. Operation: Dem Molchkeim wurde im frühesten Neurulastadium ein ziemlich grosses Stück *Bombinator*-Gastrulaektoderm in den linken praesumptiven Kopfbereich implantiert.
2. Im Molchkeim wurde das *Bombinator*-Ektoderm induziert zur Bildung:
  - a) von Epidermis (u.a. auch Kiemenepidermis),
  - b) von Neuralleiste (Anteile des Viszeralskeletts, Mesenchym, wenig Pigment und SCHWANNsche Scheidenzellen),
  - c) von Ganglienplakoden (Ophthalmicus-Ganglion und Ganglion Gasseri V., Dorsolateral VII und Anteil an Ventrolateral VII, Lateral- und Viszeral IX–X) und Seitenorganplakoden (Supraorbitallinie, postorbitale Sinnesknospen und mittlere Rumpfsseitenlinie),
  - d) eines Labyrinthes mit Ganglion acusticum (Abb. 20).
3. Die *Bombinator*epidermis ist atypisch, wahrscheinlich im Begriff zu degenerieren.
4. Das Auswachsen der linken Vorderbeinknospe wurde durch die xenoplastische Epidermis gehemmt.
5. Von den Ganglien sind Trigeminus und Ganglion acusticum am besten, die Glossopharyngeus-Vagus-Ganglien am schlechtesten entwickelt. Auch die xenoplastischen Seitenorgane sind wenig normal.
6. a) Grosse Unterschiede bestehen im Grad der Entwicklung (Grösse und Differenzierung) des Labyrinths zwischen *Triton* und *Bombinator* auf dem hier untersuchten Stadium (Abb. 20).
  - b) Die Entwicklung des xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinths in *Triton* erfolgte weitgehend spendergemäss. Das zeigt am klarsten der Ausbildungsgrad des Canalis posterior.

- c) Wo Abweichungen von der Norm der Spenderart auftreten, sind diese nicht als Angleichungen an den Wirtstypus, sondern als Defektbildungen anzusehen (Canalis externus). Die Ursachen der Fehlleistungen können nicht eindeutig bestimmt werden.

## B. Operation und Lebendbeobachtung

10.5.45. 11.20–11.50: 5*Bo* vitalgefärbt, Gastrula mit mittelgrossem Dotterpfropf. Ein Stück nicht unterlagertes praesumptives Bauchektoderm entnommen und an dessen Stelle das *Triton*-Ektoderm in die Wunde gesetzt. 5*A* ungefärbt, beginnende Neurula mit Rückenrinne, Stadium 12–13. Aus dem linken

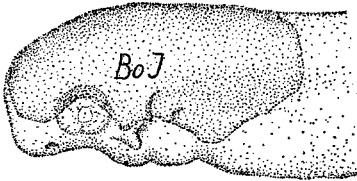


Abb. 19. 5*A*. Ausdehnung des *Bo*-Implantats. 4 Tage nach der Operation. Vergrösserung 20×.

praesumptiven Kopfbereich wurde ein grosses Ektodermstück exstirpiert, das dorsal bis in die Neuralplatte reichte und dem etwas Mesoderm anhaftete. Hierauf wurde das grosse blaue *Bombinator*-Ektodermstück eingesetzt.

14.5. 18.15: 5*Bo* mit verzweigten, durchbluteten äusseren Kiemen, 5*A* skizziert (Abb. 19).

16.5. 18.10: 5*A* gut entwickelt, ungefähr Stadium 33. Die *Bombinator*-

Epidermis breitet sich über die dorsale Mediane aus; nach hinten reicht sie bis über die linke Vorderbeinknospe. Die Epidermis ist kaum abgehoben. Es ist auch fast kein *Bombinator*-Pigment vorhanden. Die linken Kiemen sind kürzer, *Bombinator*-artig; nur ein mittlerer dicker und ein dünner hinterer Ast sind durchblutet. Links hat sich ein *Bombinator*-Labyrinth mit Otolith gebildet.

18.5. 15.00: Die Larve 5*A* ist in der hinteren Rumpfregeion verletzt, sonst gut entwickelt; Stadium 36–37. Die *Bombinator*-Epidermis des Implantats ist wahrscheinlich in Degeneration begriffen. Nur im Bereich des kleineren linken Haftfadens bewirkt das darunterliegende *Bombinator*-Mesenchym eine leichte Vorwölbung der Epidermis. An dieser Stelle kommen auch einige *Bombinator*-Pigmentzellen vor. Die linken Kiemen liegen ganz im Implantatbereich; sie sind etwas deformiert, jedoch mit Ausnahme des vordersten Teils gut durchblutet. Die linke Vorderbeinknospe, ebenfalls von *Bombinator*-Epidermis bedeckt, ist ungefähr um einen Drittel zu kurz (vgl. Fall 4A, S. 433f). Die *Triton*-Ohrblase weist bereits zwei Otolithe auf (vgl. Abb. 26–27, S. 462f); vorn aussen liegt der kleinere der Macula utriculi, hinten medial der grössere der Macula sacculi. Bei den normalen *Bombinator*-Ohrblasen der Spenderlarve 5*Bo* sind die beiden Otolithe ebenfalls zu sehen. Sie sind aber nicht voneinander getrennt, sondern medial verbunden (vgl. Abb. 27.). Auch beim *Bombinator*-Labyrinth in *Triton* haben Utriculus und Sacculus gemeinsam einen grossen Otolith gebildet, der vorne nach aussen gebogen und in der Mitte eingeschnürt ist.

5*A* und 5*Bo* sind unter denselben Bedingungen aufgezogen und miteinander

fixiert worden. Die *Triton*-Larve 5A hat ein Stadium erreicht (36–37), in dem die Molchlarven nach GLAESNER (1925) gewöhnlich schlüpfen, sich aber noch lange nicht aktiv ernähren. Die *Bombinator*-Larve 5Bo hatte gerade zu fressen begonnen, bevor sie fixiert wurde. Das zeigt der Darminhalt, der z.T. schon aus aufgenommener Nahrung, z.T. noch aus Dottermaterial besteht.

### C. Schnittuntersuchung. Einzelbeschreibung

#### 1. *Epidermis*:

Bei 5A bedeckt die *Bombinator*-Epidermis den Wirtskeim nicht mehr glatt und gleichmässig zweischichtig wie bei den bisherigen Beispielen. Sie ist in wechselndem Grade unregelmässig höckrig (Abb. 20). Wahrscheinlich ist sie in Degeneration begriffen.

#### 2. *Neuralleiste*:

Wie bei 4A wurde auch bei 5A ein Teil der Kopfneuralleiste entfernt und durch Gastrulaektoderm von 5Bo ersetzt. Das *Bombinator*-Ekto-derm hat auf die Induktionswirkung der *Triton*-Unterlagerung ortsrichtig Neuralleiste gebildet: ein Teil der Branchialbogen besteht aus *Bombinator*knorpel. Ausserdem bildete das Implantat Mesenchym, etwas Pigment und einen kleinen Teil der SCHWANNschen Zellen.

#### 3. *Ganglien und Seitenorgane* (vgl. Übersicht).

#### 4. *Labyrinth*

Die Ganglien und Seitenorgane zeigten bei 5A wenig Neues. Umso grösseres Interesse verdient die Ausbildung der Labyrinth bei den Larven 5A und 5Bo, denn bei keinem Stadium treten die *Entwicklungs-differenzen* zwischen *Triton* und *Bombinator* deutlicher hervor als hier.

##### a) *Triton-Labyrinth, Wirtsseite* (Abb. 20a)

Die Ausbildung dieses Labyrinths entspricht genau dem *Triton*-Stadium 3 nach BIRKMANN.

Es ist stark gewachsen (vgl. Tab. 8 und 9) und hat sich weiter differenziert. Die Anlagen der Bogengänge bilden nach vorn, seitlich und hinten tiefe Taschen. Das laterale und das mediale Septum der vorderen Bogenganganlage sind ins Labyrinthinnere vorgestossen; gleiches gilt für das dorsale und das ventrale Septum der Anlage des Canalis externus. Alle vier Septen oder Zapfen sind aber noch ziemlich kurz. Kaudal-lateral schneidet eine Falte ein, durch welche sich die Anlagen

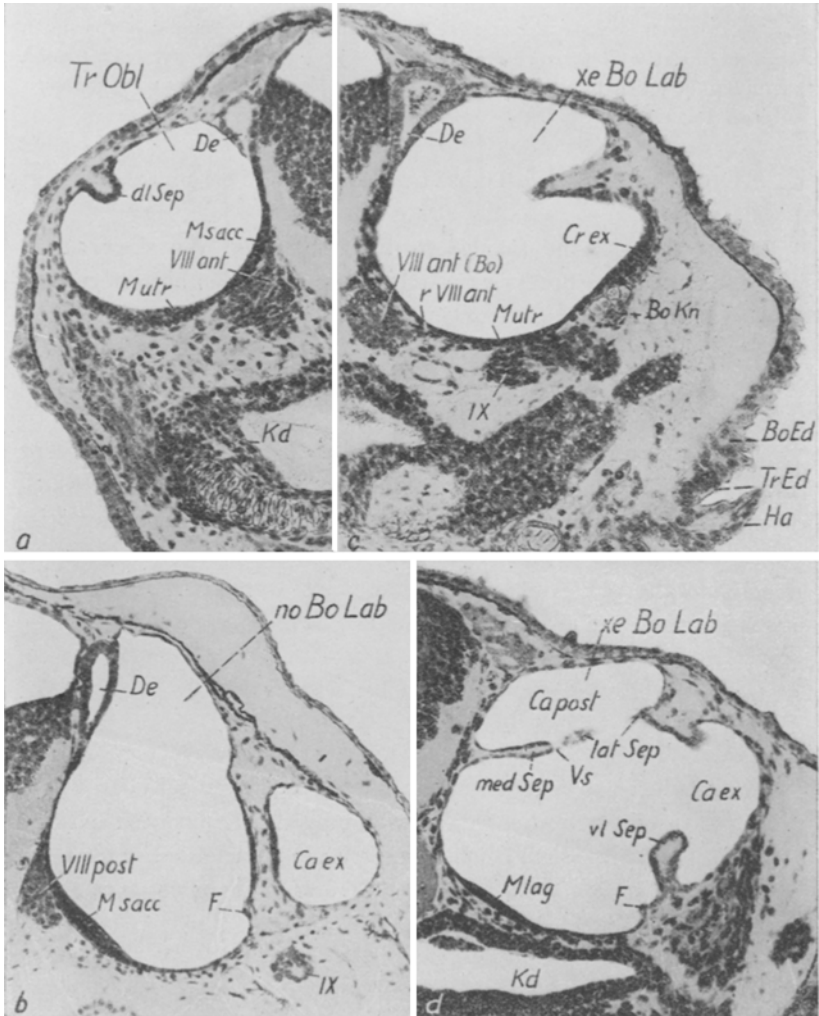


Abb. 20. *a.* 5*A.* Querschnitt durch Mitte der *Tr*-Ohrblase. Getroffen sind der Ductus endolymphaticus, die Mac. sacculi, M. utriculi und das dorsale Septum der Anlage des Can. externus, ferner das Gangl. acust. anterior und dessen Wurzel. *b.* 5*Bo.* Normales *Bo*-Labyrinth. Querschnitt. Can. externus durchgebrochen. F = Falte, welche Utriculus und Sacculus trennt. *c.* und *d.* 5*A.* Xenoplastisches *Bo*-Labyrinth. Querschnitte. Getroffen sind in *c.* der D. endol., die M. utriculi und die Crista externa, sowie das Gangl. acust. ant. mit abgehendem Nerv (r VIII ant); in *d.* im hinteren Teil des Labyrinths die Mac. lagenae und die Vereinigungsstelle (Vs) der beiden Septen des Can. post., wobei nur das mediale vollständig getroffen ist. Das laterale ist auf dem folg. Schnitt durchgehend. *Bo*-Epidermis in *b.* atypisch höckerig. Alle Bilder ca. 100 ×.

des Canalis externus und des Canalis posterior zu trennen beginnen. Eigentliche Zapfen fehlen der hinteren Bogenganganlage noch.

Vorne hat sich die Anlage der Crista anterior vollständig von der Macula utriculi abgetrennt, während Crista externa und Macula utriculi seitlich noch zusammenhängen. Das Sinnesepithel der letzteren hat sich von der Macula sacculi gelöst. Dementsprechend fanden wir beim lebenden Keim zwei getrennte Otolithe. Im kaudalen Abschnitt hängen die Anlagen der Crista posterior, der Macula lagenae und der Papillen noch mit der Macula sacculi zusammen. Der Ductus endolymphaticus hat sich vergrößert und beginnt sich nach ventral abzufalten. Die Ohrblase wird von Mesenchym umhüllt, dessen Dottermaterial bis auf geringe Reste im basalen Bereich resorbiert ist. Dagegen hat die Verknorpelung der Kapsel noch nicht begonnen.

b) *Bombinator*, *Normallabyrinth* (Abb. 21b).

Die Labyrinth von 5Bo stehen in ihrer Entwicklung zwischen *Rana*-Stadium 4 und 5 nach BIRKMANN: Sie sind sehr stark gewachsen, ihr Volumen hat um mehr als das 20fache des Ausgangsstadiums zugenommen. Alle drei Bogengänge sind abgefaltet, indem sich die paarweise gegenüberliegende Septen vereinigen. Am weitesten fortgeschritten ist die Entwicklung des horizontalen Bogenganges.

Das Labyrinth beginnt sich jetzt auch in die Pars superior (Utriculus und Bogengänge) und die Pars inferior (Sacculus und Sacculus-Anhänge) zu gliedern. Das geschieht durch eine Falte (F in Abb. 21b), die ventral in der Mitte zwischen Macula utriculi und Macula sacculi beginnt. Von da aus verläuft sie nach der Seite zu und grenzt, hier tiefer einschneidend, den Sacculus gegen die seitlich einmündende Ampulla externa ab. Nach hinten verstreicht sie in der medialen Wand der vereinigten Zapfen des Canalis externus. Macula utriculi und Macula sacculi werden erst lateral durch die beschriebene Falte voneinander getrennt; medial hängt das Sinnesepithel der beiden Maculae noch zusammen. Der Ausdehnung des Sinnesepithels entsprechen Form und Grösse der von ihm gebildeten Otolithe. Die drei Cristae haben sich vollständig vom übrigen Neuroepithel getrennt und deutlich differenziert. Dagegen haben sich die Anlagen der Macula lagenae und der Papillen noch nicht vom hinteren Teil der Macula sacculi gesondert. Die Abfaltung des Ductus endolymphaticus ist nach ventral bis auf die halbe Höhe des Labyrinths fortgeschritten.

Auch die Verknorpelung der Ohrkapsel hat eingesetzt; eine

Knorpelkappe erstreckt sich vom hinteren Teil der Crista anterior an seitlich über die Crista externa. Hier ist sie am dicksten. Nach hinten wird sie immer dünner und umschliesst den Canalis externus nur noch teilweise. Auch der Canalis posterior besitzt schon eine dünne Knorpelkappe.

c) *Triton*, xenoplastisches *Bo*-Labyrinth (Abb. 20cd).

Vergleichen wir die *Triton*-Ohrblase mit den Labyrinth der *Bombinator*-Larve, dann fällt sofort der ausserordentliche Entwicklungsvorsprung der letzteren auf, ein Vorsprung, der sich ebensowohl in der Grösse als auch in der Differenzierung äussert 1).

TABELLE 9

	Ohrblasen			
	<i>Triton</i> -Wirt 5A, rechts	<i>Bo</i> -Implan- tat 5A, links	<i>Bombinator</i> 5Bo	
			rechts	links
Länge . . . . .	384 $\mu$	504 $\mu$	600 $\mu$	588 $\mu$
Breite . . . . .	250 $\mu$	440 $\mu$	440 $\mu$	440 $\mu$
Höhe . . . . .	280 $\mu$	360 $\mu$	430 $\mu$	440 $\mu$
Grössenverhältnis . . . .	1	3,0	4,2	4,2
Grössenzunahme . . . . .	5,6	16,6	23,7	23,7
Mitosen . . . . .	20	38	50	40

Grösse: Über die Grössenverhältnisse gibt uns Tabelle 9 Aufschluss: Die normalen *Bombinator*-Labyrinth von 5Bo sind ungefähr viermal grösser als die normale *Triton*-Ohrblase von 5A, das xenoplastische *Bombinator*-Labyrinth in 5A besitzt das dreifache Volumen des *Triton*-Labyrinths. In seiner Grössenentwicklung steht es also deutlich auf der Seite der Spenderart. Immerhin ist die Übereinstimmung zwischen normalem und xenoplastischem *Bombinator*-Labyrinth nicht vollständig. Es lässt sich nicht entscheiden, ob hier wie bei 2A (S. 411) von Anfang an eine kleinere *Bombinator*-Ohranlage in *Triton* induziert

1) Bei *Rana* fand BIRKMANN (1940) ein ganz ähnliches Verhalten: die einfachen Ohrbläschen des Stadiums 2, bei denen noch keine Septen oder Zapfen zu finden sind, entwickelten sich innerhalb eines einzigen Tages zu Ohrblasen mit vollständig durchgebrochenem seitlichem Bogengang (*Rana*-Stadium 3). Bei *Triton* dagegen beansprucht derselbe Vorgang mehrere Tage.

wurde, oder ob das Zurückbleiben des xenoplastischen Labyrinths nachträglich durch hemmende Einflüsse des artfremden Wirtsorganismus bewirkt wurde.

**Differenzierung:** Beim *Triton*-Labyrinth hat die Abfaltung des vorderen und seitlichen Bogenganges eingesetzt, beim hinteren fehlen die Septen noch. Dagegen sind bei *Bombinator* schon alle drei Bogengänge voll ausgebildet. Auch beim xenoplastischen Labyrinth haben sich die Zapfen des vorderen und des hinteren Bogenganges vereinigt. Dieser grosse Unterschied, vor allem beim Canalis posterior (Abb. 20d), zeigt deutlich, in wie hohem Grade das artspezifische Entwicklungstempo auch im artfremden Milieu beibehalten wird.

Die beiden Septen des Canalis externus sind ziemlich tief ins Labyrinth vorgestossen, berühren sich aber nicht, obschon gerade hier die Vereinigung der Zapfen zuerst hätte erfolgen sollen. (Vgl. BIRKMANN'S Abb. 12). Dieser Defekt könnte schon im Frühstadium durch Störungen beim Induktions- und Segregationsprozess verursacht worden sein, wobei die später zapfenbildenden Areale des Canalis externus am stärksten geschädigt worden wären. Er könnte aber auch eine Folge der späteren Altersdifferenzen zwischen der sich zu schnell entwickelnden Ohrblase und dem zurückbleibenden umliegenden Wirtsgewebe sein, indem das in lebhafter Entwicklung begriffene Labyrinthepithel (*Bo*) nicht die nötige Hilfe durch das umliegende zu junge *Triton*-Mesenchym erhielt. Bei den später sich abfaltenden vertikalen Bogengängen wäre dann das *Triton*-Mesenchym gereifter und darum geeigneter für die richtige Zusammenarbeit mit der xenoplastischen Ohrblase. Natürlich kann der Defekt auch durch Kombination der genannten Störungen entstanden sein. Wir werden uns später noch mit diesen Fragen beschäftigen (S. 465).

Auch beim xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinth beginnt sich die Pars inferior von der Pars superior abzusetzen. Nur springt die Falte, durch welche die Trennung des Sacculus vom Utriculus angedeutet wird, noch weniger weit als bei den normalen *Bombinator*-Ohrblasen ins Labyrinth vor.

Die drei Cristae haben sich vom übrigen Sinnesepithel getrennt. Relativ am grössten ist die Crista externa (Abb. 20c, Cr. ex), am kleinsten die Crista anterior. Macula utriculi und Macula sacculi hängen noch breit zusammen; auch die Anlagen der Macula lagenae (Abb. 20d, M. lag) und der Papillen haben sich noch nicht von der Macula sacculi

gesondert. Der Ausbreitung des Sinnesepithels entspricht die Anordnung der Otokonien (Lebendbeobachtung).

Beim Ductus endolymphaticus stimmen Grösse und Grad der Abfaltung nach ventral gut überein mit dem Ductus endolymphaticus der normalen *Bombinator*-Ohrblasen. Im Lumen des zu einem Saccus erweiterten dorsalen Teils des Ductus befindet sich eine Ansammlung degenerierter dotterhaltiger Zellen von ungewisser Herkunft.

Ein nicht identifizierbares Stück des Viszeralskeletts aus *Bombinator*knorpel erstreckt sich bis an das Labyrinth und setzt sich hier als kleine Knorpelplatte fort, die dem Bereich der Crista externa seitlich aufliegt (Abb. 20c, Bo Kn.). Sonst hat die Verknorpelung der Ohrkapsel noch nicht begonnen. Wie auf der Gegenseite weist das *Triton*-Mesenchym im basalen Bereich der Ohrblase noch Dotterschollen auf. Lateral finden wir dotterfreies *Triton*-Mesenchym mit ektodermalem *Bombinator*-Mesenchym gemischt.

In Tabelle 9 sind wiederum die Mitosenzahlen für die 4 untersuchten Labyrinth angeführt. Mit 38 Mitosen steht das xenoplastische *Bombinator*-Labyrinth den beiden normalen *Bombinator*-Ohrblasen mit 40, bzw. 50 Mitosen, bedeutend näher als dem *Triton*-Labyrinth des Wirtskeims mit 20 Mitosen.

Aus allem geht hervor, dass die Entwicklung des xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinths in *Triton* trotz gewisser Fehlleistungen in hohem Grade spendergemäss vor sich gegangen ist, dass eine Hemmung durch den Wirtskeim kaum zur Auswirkung kam, trotz des grossen Entwicklungsunterschieds zwischen *Triton* und *Bombinator* auf diesem Stadium.

Fall 6.: *Molchlarve beiderseits mit Bombinator-Labyrinthen. Stadium des Übergangs zu aktiver Ernährung und zum Gebrauch der Vorderbeine. Wirt 6A, Spender 6Bo und 6Bo'. Bo-Kontrolle 6Bok. (Prot. Nr. XXVII A<sub>3</sub>).*

#### A. Übersicht

1. O p e r a t i o n. Der *Triton*-Keim 6A erhielt in beide praesumptive Labyrinthbereiche *Bombinator*-Gastrulaektoderm eingepflanzt (Abb. 21a).
2. Der Wirt induzierte dieses Ektoderm ortsgemäss:
  - a. zu anfänglich gut eingeordneter E p i d e r m i s. Sie ist später in Degeneration übergegangen (Abb. 23).



- b. zu Anteilen an Kopfganglien (Teilen des Trigemini, der Lateralganglien des Facialis, geringen Anteilen an den Ganglien IX–X) und zu Sinneslinien (linke mittlere Rumpfsseitenlinie, rechte Supraorbitallinie). Wie die xenoplastische Epidermis sind auch die Sinneslinien in Degeneration begriffen.
- c. Zu Neuralleiste: wenig Pigment (Melanophoren, Guano-phoren), Mesenchym, SCHWANNsche Scheidenzellen und sehr wenig Knorpel.
- d. zu zwei Labyrinth en mit gut entwickelten Acusticus-Ganglien (Abb. 24, 25).
3. Das rechte xenoplastische Labyrinth ist grösser und normaler entwickelt als das linke. Es stimmt mit den normalen *Bombinator*-Labyrinth en der Kontrollarve (6Bok) weitgehend überein in Grösse, Ausbildung der Bogengänge, des Utriculus und Sacculus, deren Sinnesmaculae, Otolithe und Cristae mit Ausnahme der Crista anterior, die zu schwach entwickelt ist und nicht innerviert wird.
  4. Beim linken xenoplastischen Labyrinth sind die hinteren Teile (Canalis posterior mit Crista und Nerv, hinterer Teil des Sacculus) in Form und Grösse weitgehend normal, während die vordere Region zu klein ist und verschiedene Störungen aufweist: Fehlen des vordersten Teils des Canalis anterior mit Crista und Nerv, zu schwache Ausbildung der Zapfen des Canalis externus, die sich nicht vereinigt haben, unscharfe Abgrenzung von Utriculus und Sacculus und deren Maculae, atypische Form des Otolithen.
  5. Soweit die *Bombinator*- und *Triton*-Labyrinth e im vorliegenden Stadium Artunterschiede aufweisen, sind die xenoplastischen *Bo*-Labyrinth e rein spendergemäss.
  6. Die Nervenfasern der Acusticus-Ganglien versorgen einerseits die Sinnesepithelien der Labyrinth e, andererseits sind Wurzelfasern aus den Ganglien ins Nachhirn des Wirts eingewachsen. Über die Funktion dieses chimärischen Systems wird erst in einer späteren Arbeit berichtet.
  7. Die xenoplastischen Labyrinth e haben ihren eigenen Dottervorrat aufgebraucht; ihre Ernährung erfolgt jetzt ausschliesslich durch den artfremden Wirt. Aus den Mitosenzahlen geht hervor, dass sie sich trotzdem weiterentwickeln.
  8. Bei beiden xenoplastischen Labyrinth en bestehen die Ohrkapseln aus Wirtsgewebe. Sie wurden durch die xenoplastischen La-

byrinthe induziert, denen sie in Form und Grösse angepasst sind. In ihrer histologischen Differenzierung (Grad der Verknorpelung) verhalten sie sich jedoch wirtsgemäss.

### B. Operation und Lebendbeobachtung<sup>1)</sup>

Op. 19.6.45. 18.00-19.30

6Bo und 6Bo' vitalgefärbt, Gastrulae mit kleinem Dotterpfropf. Beide Keime dienten als Spender von reinem nicht unterlagertem praesumptivem Bauchektoderm, das dem Molchkeim 6A implantiert wurde.

6A ungefärbt, junge Neurula, ungefähr Stadium 13. 1. Operation: Links aus Neuralwulst und praesumptivem Kopfseitenbereich reines Ektodermstück ohne das unterlagernde Mesoderm zu verletzen entnommen und an dessen Stelle das Ektoderm von 6Bo eingesetzt. 2. Operation: 6A hat sich inzwischen zur Neurula mit breiter Platte entwickelt (Stadium 14), und das linke Implantat ist eingehellt. Aus rechtem Neuralwulst und praesumptivem Kopfseitenbereich ebenfalls ein reines Ektodermstück ohne Verletzung des Mesoderms exstirpiert und das Ektoderm von 6Bo' eingesetzt. 22.45 6A fotografiert (Abb. 21a).

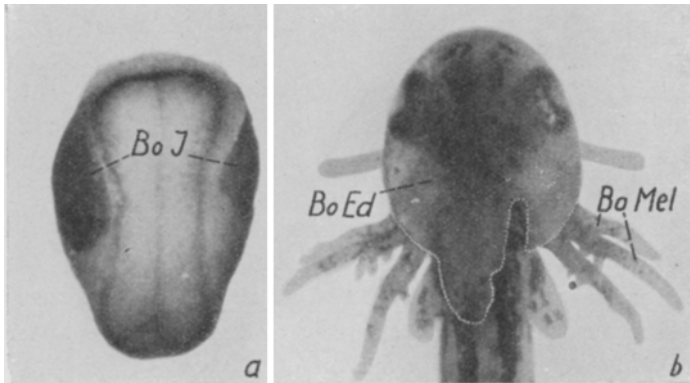


Abb. 21. a. 6A. Neurula 4 Std. nach der Operation. Auf jeder Seite ein gut eingehelltes Bo-Implantat (vitalgefärbt). b. 6A. 6 Tage nach der Operation. Epidermis-Implantat harmonisch eingeordnet (Implantatgrenze durch weisse Punktierung hervorgehoben). Unter der fremden Epidermis Pigmentstreifen stark aufgelockert. In die Kiemenäste sind Bo-Melanophoren eingewandert. Beide Bilder ca. 22×.

<sup>1)</sup> Die Beobachtungen über die Motorik der Larven, welche Aufschluss über die Sinnesleistungen der xenoplastischen Labyrinth geben, sollen in einer zweiten Publikation eingehend beschrieben werden. Es betrifft dies ausser 6A noch eine grössere Zahl anderer Fälle.

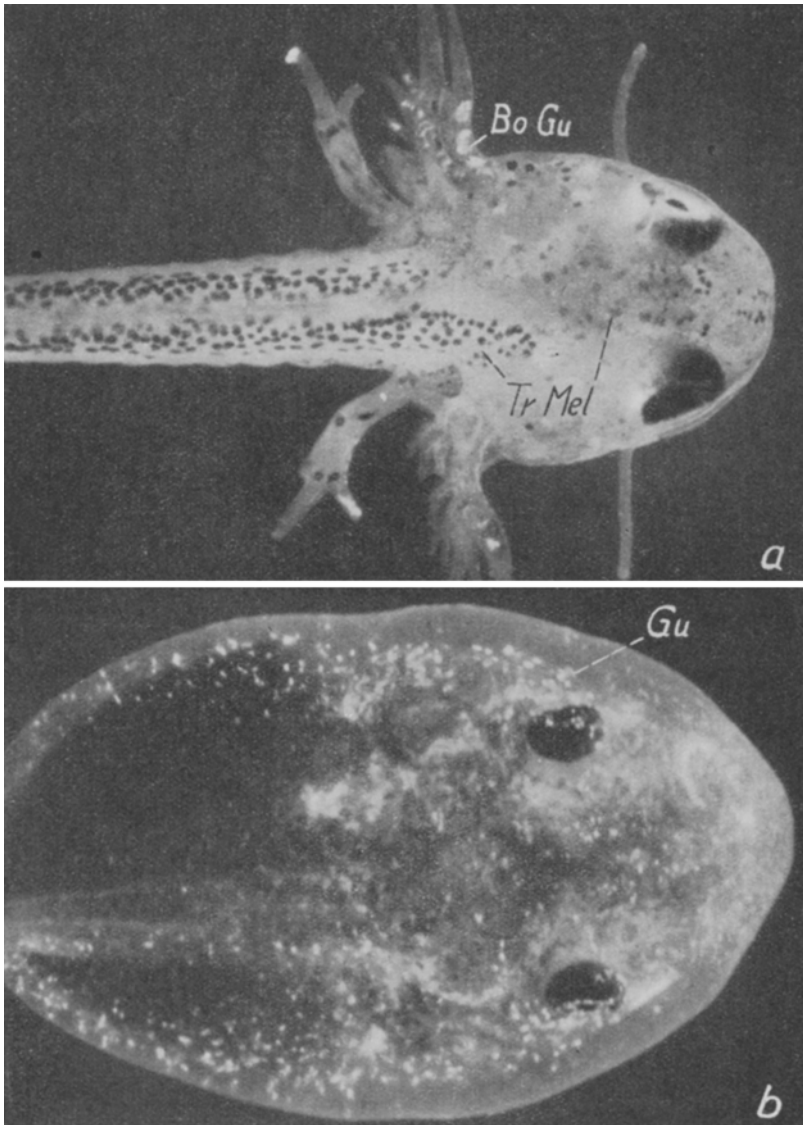


Abb. 22. *a.* Molchlarve, 6*A*, 11 Tage nach der Operation, trotz beidseitiger *Bo*-Implantate weitgehend normal entwickelt. Pigmentstreifen wie im Abb. 21*b* im Implantatbereich stark aufgelockert. Helle Flecke in Kiemen und Kopfseiten = *Bo*-Guanophoren. *b.* 6*Bo*, *Bo*-Kontrollkeim, gleich alt wie 6*A*. Epidermis abgehoben, darunter im Mesenchym zahlreiche Guanophoren. Vergr. wie in Abb. 21, 22 $\times$ .

24.6. 45. 18.30. 6A ist gut entwickelt, ungefähr Stadium 23–33. (Vgl. Abb. 21b). Die *Bombinator*-Epidermis bedeckt die ganze Kopfoberseite der Molchlarve; sie ist glatt und gut eingeordnet. Die Kiemen sind normal ausgebildet und werden gut durchblutet. Sie sind nur von Wirtsepidermis bedeckt. Dagegen sind *Bombinator*-Pigment-Zellen in sie eingewandert. 29. 6. 18.05 6A hat ungefähr Stadium 41 erreicht. Augen, Kiemen und Hirnabschnitte sind normal. Der Kopf ist schwach asymmetrisch: die rechte Seite ganz wenig kürzer als die linke (vgl. Abb. 22a). Das rechte Labyrinth ist gut entwickelt, mit vollständig ausgebildeten Bogengängen, deutlich sichtbaren Cristae, normal geformtem *Bombinator*-Otolith und einem Kalkkonkrement im Saccus endolymphaticus. Beim linken Labyrinth ist nur der hintere Bogengang gut erkennbar. Der Otolith ist kürzer und plumper in der Form, weniger normal als der rechte. Auch auf dieser Seite weist der Saccus endolymphaticus einen Kalkeinschluss auf.

30.6. 6A hat das Stadium 41/42 erreicht, und wurde zusammen mit 6Bo<sub>k</sub> photographiert (Abb. 22a und b). In die Kiemen und in die Seiten des Kopfes sind ausser Melanophoren auch *Bombinator*-Guanophoren <sup>1)</sup> eingewandert. Sie sind in Abb. 22a als helle unregelmässige Flecke erkennbar. 18.55 6A in Bouin fixiert.

Weil 6A beidseitig operiert wurde, dient als *Triton*-Kontrollkeim die Larve 6A<sub>k</sub> der gleichen Operationsserie, die unter denselben Bedingungen wie 6A aufgezogen, und nur zwei Stunden später fixiert wurde.

Die Spenderkeime 6Bo und 6Bo' gingen zugrunde. Als *Bombinator*-Kontrollkeim wurde die Larve 6Bo<sub>k</sub> verwendet, die gleich wie die beiden ersteren im späten Gastrula-Stadium als Spender von Bauchektoderm diente, dann unter den gleichen Bedingungen wie 6A aufgezogen und lediglich eine Stunde später fixiert wurde. Abb. 22b zeigt 6Bo<sub>k</sub> kurz vor der Fixierung. Im Mesenchym unter der abgehobenen Epidermis befinden sich zahlreiche weissglänzende Guanophoren.

## C. Schnittuntersuchung. Einzelbeschreibung

### 1. Epidermis (Abb. 23):

Bei der jüngeren Larve war die artfremde Epidermis zuerst normal in den Wirtskeim eingeordnet (vgl. Abb. 21b, auch Fall 3A, S. 415). Jetzt, 11 Tage nach der Operation, befindet sie sich in voller Degeneration; viele Zellkerne sind pyknotisch; zwischen und unter die degenerierenden *Bombinator*-Epidermiszellen sind zahlreiche dunkel pigmentierte *Triton*-Phagozyten gewandert. Sie sind teilweise stark mit Zell-

1) BALTZER (1941) hat gezeigt, dass — vom Augenpigment abgesehen — bei *Hyla* die Guanophoren viel früher auftreten als bei *Triton*. Wird *Hyla*-Neuralleiste in *Triton* gesetzt, so entwickeln sich die *Hyla*-Guanophoren ebenfalls vor denjenigen des Wirts. Hier finden wir dasselbe im Fall der Kombination *Bombinator* in *Triton*

trümmern beladen (Abb. 23, Phag.). Vermutlich beteiligen sie sich an der Resorption des Implantats.

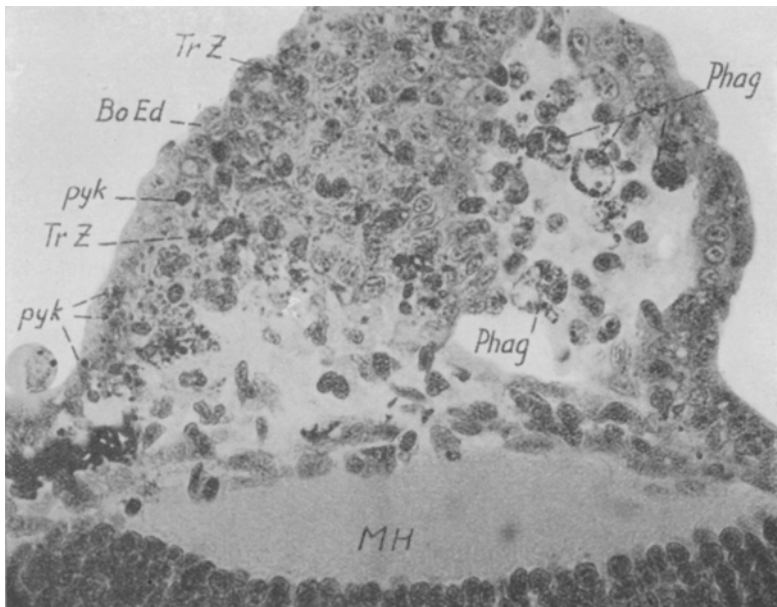


Abb. 23. 6A. Flachschnitt durch degenerierende xenoplastische *Bo*-Epidermis in Nähe des Mittelhirns (MH). Viele Zellkerne sind pyknotisch (pyk), dazwischen dunkle Kerne von *Tr*-Zellen (*Tr*) und mit Trümmern beladene *Tr*-Phagozyten (Phag). Vergr. 270 $\times$ .

## 2. Neuralleiste:

Bei der Operation wurde ein kleiner Teil der *Triton*-Neuralwülste entfernt (vor allem auf der linken Seite) und durch *Bombinator*-Ektoderm ersetzt (vgl. Abb. 21a). Dementsprechend induzierte der Wirtskern nur wenig fremdes Ektoderm zur Bildung von Neuralleiste.

Am lebenden Keim konnten schon *Bombinator*-Melanophoren und Guanophoren beobachtet werden. Aus der Schnittserie geht hervor, dass auch *Bombinator*-Mesenchym entstanden ist. Gemischt mit *Triton*-Bindegewebe finden wir es vorwiegend in den Seiten des Kopfes zwischen Labyrinth und Epidermis. Doch reichte die relativ kleine Menge von *Bombinator*-Mesenchym nicht zu einer anurenhaften Abhebung der Epidermis aus (vgl. Abb. 22a, b). Bis auf ein Stück *Bombi*

*natorknorpel* im Bereich des linken Palatoquadrates besteht das ganze Kopfskelett von 6A normal aus Wirtsmaterial.

Endlich wurde auch der grösste Teil der SCHWANNschen Scheidenzellen und der Satellitzellen in den Ganglien vom Wirt gebildet. Nur wenige Scheidenzellen, welche die Nerven des Trigemini, des Facialis und Acusticus begleiten, entstammen dem Implantat.

### 3. Kopfganglien

Die Ganglien weisen in verschiedenem Grade Anteile des Implantats auf (Abb. 24 und 25):

Die Trigemini-Ganglien ( $V_1$ ,  $V_2$ ) sind gut ausgebildet und bestehen auf beiden Seiten hauptsächlich aus Wirtsmaterial. Eingesprengte Areale mit *Bombinator*-Zellen (in Abb. 24 und 25 punktiert) finden wir links vorwiegend ventral und medial, rechts mehr im dorsalen Bereich. Über die abgehenden Nerven orientieren Abb. 24 und 25.

Beim *Facialis* bestehen die Viszeralganglien mit dem R. palatinus beidseitig nur aus Wirtsmaterial, die Lateralganglien (dl VII) dagegen sind chimärisch zusammengesetzt.

Auf der linken Seite weist das Dorsolateral-Ganglion ungefähr gleichviele *Bombinator*- wie *Triton*-Zellen auf. Deshalb können die beiden abgehenden Nerven, R. ophthalmicus superficialis (oph. sup. VII) und R. buccalis (bucc. VII), nicht einfach als Bildungen des Implantats bezeichnet werden. Doch beteiligen sich nachweislich auch Nervenfasern der fremden Ganglienzellen am Aufbau dieser Nerven, die sich somit chimärisch zusammensetzen. *Bombinator*-Ganglienzellen finden wir weiter in dem Teil des Facialis, der dem Acusticus-Ganglion am nächsten liegt. Es dürfte sich dabei um Ganglienzellen der ventrolateralen Komponente handeln. Der Hauptanteil des Ventrolateralganglions befindet sich jedoch mehr lateral und weist nur *Triton*-Zellen auf. Die Lateralganglien auf der rechten Seite sind weniger normal und schwächer entwickelt als links. Das Dorsolateralganglion besteht vorwiegend, vielleicht ausschliesslich aus *Bombinator*-Ganglienzellen. Ein R. ophthalmicus superficialis lässt sich nicht nachweisen, auch der R. buccalis ist nur sehr dünn. Dagegen ist die Wurzelverbindung, der R. anastomoticus, ebenso deutlich feststellbar wie links (in der Rekonstruktion durch Labyrinth und Nachhirn verdeckt). Bei der ventrolateralen Komponente finden wir medial wieder *Bombinator*-Ganglienzellen, lateral dagegen nur *Triton*-Material. Dieser laterale

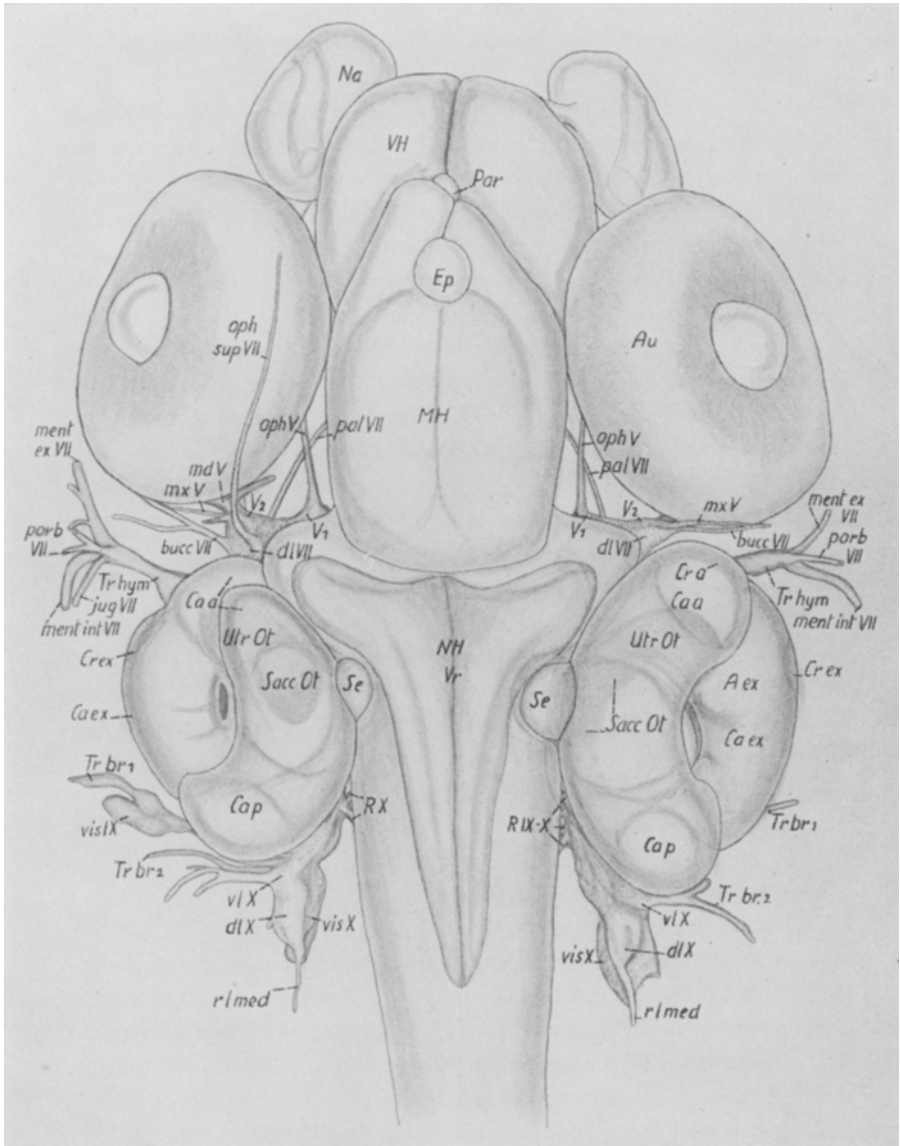


Abb. 24. 6A. Rekonstruktion des Gehirns, der grossen Sinnesorgane und der Kopfganglien- und Nerven. Dorsalansicht. Beide Labyrinth sind xenoplastisch. Das rechte ist grösser und normaler als das linke. Xenoplastische Ganglienanteile und Nerven punktiert. Bezeichnungen s. S. 527. Vergr. 66x.

Teil ist im Verhältnis zur linken Seite stark unterentwickelt. Dementsprechend sind auch die abgehenden Lateralnerven dünner als auf der linken Seite.

Die *Acusticus*-Ganglien (Abb. 25, VIII) sind auf beiden Seiten gleichmässig gut entwickelt. Sie weisen nur *Bombinator*-Ganglienzellen auf. Dazwischen vorkommende *Triton*-Zellen sind Elemente der peripheren Glia: Satellit- und Scheidenzellen. Mit anderen Derivaten und Neuralleiste zusammen stammt allerdings ein Teil dieser Zellen auch vom Implantat. Die beiden Ganglien lassen je einen vorderen und hinteren Abschnitt erkennen. Vom Ganglion acusticum posterior (VIII p) ziehen jederseits drei Nervenbündel zur Macula sacculi <sup>1)</sup>. Ein viertes reicht weiter nach hinten und innerviert die Crista posterior, die Macula lagenae und die Anlagen der Papillen. Das Ganglion acusticum anterior innerviert die Macula utriculi und die Crista externa. Dagegen ziehen weder rechts noch links Nerven zur vorderen Ampulle. Das mag damit zusammenhängen, dass die Crista anterior rechts unterentwickelt ist und links überhaupt fehlt. Auf beiden Seiten sind die *Wurzelfasern* der xenoplastischen Acusticus-Ganglien ins Nachhirn des Wirts eingewachsen.

Beim *Glossopharyngeus-Vagus-Komplex* finden wir jederseits nur kleine Einsprengsel von *Bombinator*-Ganglienzellen. Links ist ein Teil des Glossopharyngeus-Ganglions (vis IX, *Triton*) seitlich stecken geblieben. Im übrigen sei hier auf die Rekonstruktionen verwiesen (Abb. 24, 25).

#### 4. *Labyrinth*

##### a. *6A<sub>K</sub> normales Triton-Labyrinth*

Das *Triton*-Labyrinth von *6A<sub>K</sub>* entspricht in Grösse (vgl. Tab. 10) und Differenzierung ziemlich genau dem *Triton*-Stadium 5 nach BIRKMANN. Es sind jetzt alle drei Bogengänge durchgebrochen. Die drei Cristae sind vom übrigen Sinnesepithel isoliert; sie haben sich schon weitgehend ausdifferenziert und werden vom Ganglion acusticum innerviert. Zwischen Sacculus und Rezessus utriculi schneidet von ventral her eine tiefe Falte ein (Abb. 25), wodurch sich nach vorne die Pars superior scharf gegen die Pars inferior absetzt. Dadurch sind auch die beiden Hauptmaculae, M. sacculi und M. utriculi, vollständig vonein-

<sup>1)</sup> Vergl. Anmerkung S. 472



ander getrennt. Dementsprechend wurden bei der lebenden Larve zwei getrennte selbständige Otolithe gefunden (vgl. Abb. 26, 27).

Auch im kaudalen Bereich beginnt sich die Pars inferior gegen die P. superior abzugrenzen, indem eine schwache Falte von hinten her ins Labyrinth einschneidet. Mediokaudal setzt sich das verdickte Sinnesepithel der Anlage der Papilla amphibiorum schon scharf gegen das dorsal davon gelegene übrige flache Labyrinthepithel ab. Nach ventral und nach vorne steht diese Anlage dagegen noch in engem Kontakt mit der Anlage der Macula lagenae bzw. mit der Macula sacculi. Im Bereich des äusseren Bogenganges beginnt die Ohrkapsel zu verknorpeln. Dieses Entwicklungsstadium des *Triton*-Labyrinths stimmt in den wesentlichen Punkten mit dem *Bombinator*-Labyrinth der jüngeren Larve 5Bo des vorhergehende Falles (S. 447) überein, so in der Ausbildung der Bogengänge, der Innervation und in der Anlage der Knorpelkapseln. Daneben besteht eine Reihe von Artunterschieden in der Zellgrösse, in der Organgrösse, indem *Triton* noch nicht diejenige des *Bombinator*-Labyrinths erreicht hat, und im Grad der Trennung vom Macula sacculi und M. utriculi (s. oben).

Biologisch zeigen die beiden Larven eine weitere Gemeinsamkeit: beide gehen von der Dotterernährung zur aktiven Nahrungsaufnahme über. Wir finden bei beiden vor allem im vorderen Darmabschnitt von aussen aufgenommene Nahrung, während der hintere Darmabschnitt noch Dottermaterial enthält.

Die Ausbildung der statischen Teile im Labyrinth ist also bei beiden Arten genau in dem Zeitpunkt in den Hauptzügen fertig, in welchem die Larven aktiv zu fressen beginnen, und sich damit in höherem Grade als bisher mit ihrer Umwelt auseinandersetzen. Der Zeitpunkt des Schlüpfens aus den Eihüllen und damit der freien Bewegung scheint mir nicht von gleicher Bedeutung zu sein.

Die akustischen Systeme des Labyrinths, Papilla amphibiorum und Papilla basilaris, entwickeln sich später.

b. 6Bo<sub>K</sub> normale *Bombinator*-Labyrinth (Larve gleichen Alters)

Die Ausbildung der Labyrinth von 6Bo<sub>K</sub> liegt zwischen *Rana*-Stadium 5 und 6 nach BIRKMANN. Charakteristisch sind die abermalige starke Grössenzunahme (vgl. Tab. 10), die Vergrösserung der Fenster der Bogengänge, wobei in das Fenster des Canalis externus von dorsal und ventral her bereits etwas Knorpel eingedrungen ist, die zunehmende Verknorpelung der Ohrkapsel überhaupt und endlich die Entwick-

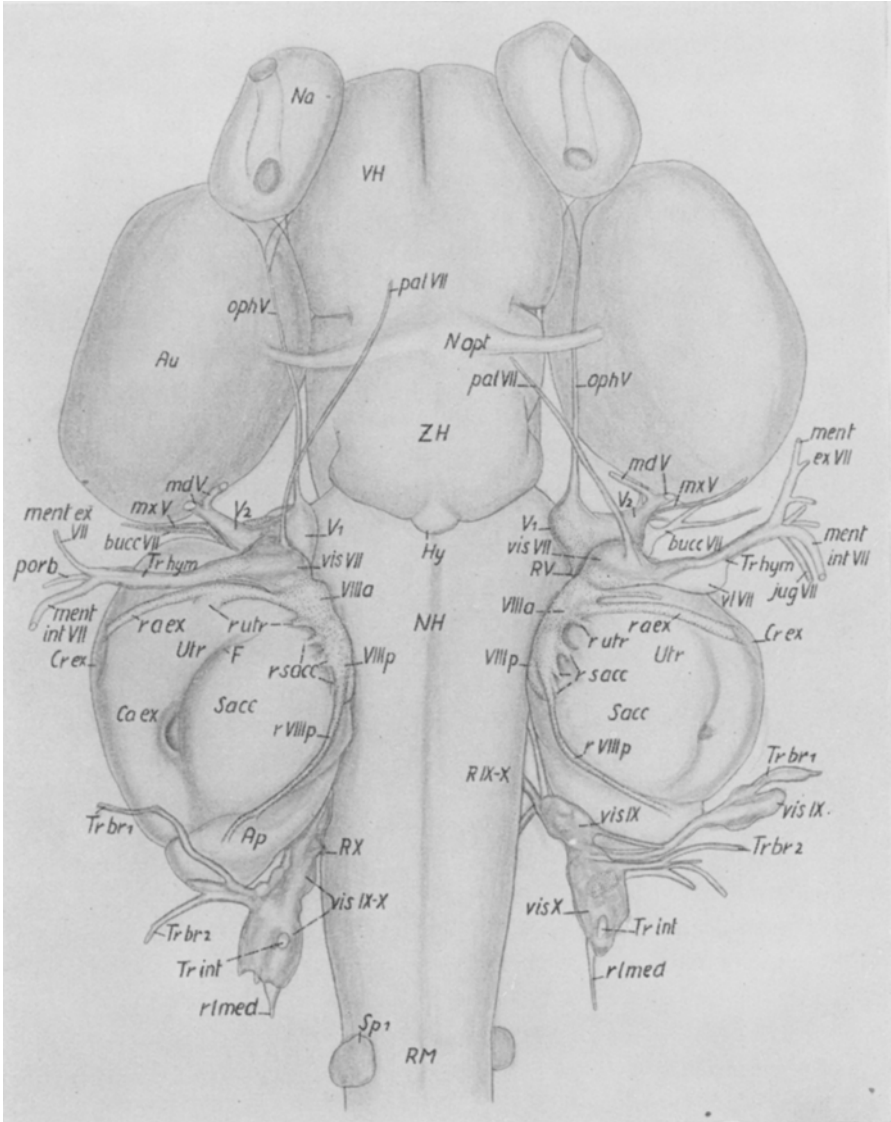


Abb. 25. 6A. Rekonstruktion wie in Abb. 24. Ventralansicht. Acusticus- und Lateralganglien- und Nerven heller getönt. Implantat-Anteile punktiert. Beiderseits gut entwickelte xenoplastische Acusticus-Ganglien. Glossopharyngeus-Vagus-Komplex besonders links (im Bild rechts) atypisch. Sonst wie in Abb. 24.

lung der Pars inferior. Die Falte, welche schon beim vorherigen Stadium (5Bo S. 447) die Trennung von Pars superior und P. inferior einleitete, ist hier noch tiefer ins Labyrinthinnere vorgestossen, wodurch Rezessus utriculi und Ampulla externa stärker vom Sacculus getrennt werden. Doch ist im Gegensatz zu *Triton* diese Trennung noch unvollständig, sodass Macula sacculi und Macula utriculi medial noch immer durch ein schmales Band von Sinnesepithel zusammenhängen. Dem wiederum entspricht die Form der miteinander verbundenen Otolithe (vgl. Abb. 27). Auch kaudal beginnt sich die Pars inferior allmählich abzusetzen, indem ähnlich wie bei *Triton* von hinten her eine schwache Falte ins Labyrinth einschneidet. Hier bildet die Anlage der Lagena mit ihrer basi-medial gelegenen Macula eine kleine Ausbuchtung des Sacculus. Dorsal von der Anlage der M. lagenae finden wir die Anlagen der Papillen, wie diese noch wenig entwickelt und nach vorn mit der Macula sacculi zusammenhängend.

Abgesehen von der Grösse und dem Grad der Verknorpelung der Ohrkapsel sind die morphologischen Unterschiede zwischen *Triton*- und *Bombinator*-Labyrinth nicht mehr so auffällig wie beim vorhergehenden Fall 5 (S. 445 f.).

#### c. 6A, xenoplastische Labyrinth

Von den beiden xenoplastischen Labyrinth in 6A ist das rechte grösser und normaler ausgebildet als das linke, welches einige charakteristische, auch bei anderen Fällen vorkommende Defekte aufweist.

*Rechtes Labyrinth* (Abb. 24 und 25).

Dieses Labyrinth unterscheidet sich kaum von denjenigen der normalen *Bombinator*-Larve 6Bo<sub>K</sub>. Wie diese ist es ungefähr 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> mal so gross wie das normale *Triton*-Labyrinth der gleichalten Larve 6A<sub>K</sub> (vgl. Tab. 10).

Alle drei Bogengänge haben sich ausgebildet, wobei die Fenster des seitlichen und vorderen Bogenganges gemäss ihrer früheren Entstehung grösser sind als dasjenige des Canalis posterior. Crista externa und Crista posterior sind gut entwickelt und werden durch Vestibularis-Äste vom *Bombinator*-Ganglion normal innerviert. Die Crista anterior ist etwas zu schwach ausgebildet und ohne Nervenversorgung (Abb. 25). Von allen Störungen ist dieser Defekt bei den xenoplastischen Labyrinth am häufigsten aufgetreten.

Wie beim normalen *Bombinator*-Labyrinth setzt sich der Sacculus

nach vorn und aussen durch eine von ventral einschneidende Falte gegen den Rezessus utriculi und die Ampulla externa ab, wodurch sich die Macula utriculi und die Macula sacculi lateral voneinander getrennt haben; medial hängen sie aber noch zusammen. Eine Anpassung der Art dieses Trennungsvorganges beim Xenoplantat an die Verhältnisse bei *Triton*, wo die Trennung früher und schneller <sup>1)</sup> erfolgt, besteht nicht, weder im vorliegenden, noch in anderen Fällen. Abweichungen von der Norm sind Defektbildungen (vergl. weiter unten, 6A links).

Auch im hinteren Abschnitt, wo sich Macula lagenae und Papilla amphibiorum als Verdickungen des Sinnesepithels angelegt haben, beginnt sich der Sacculus durch eine schwache Falte von der Ampulla posterior abzusetzen.

*Otolithe* (Vgl. Abb. 24, 26 und 27).

Mit der Ausdehnung des differenzierten Sinnesepithels von Macula

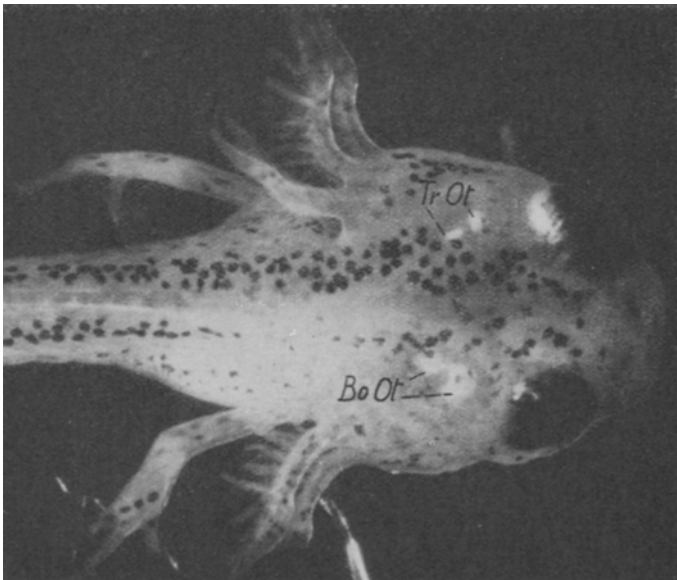


Abb. 26. *Triton*-Larve XII A<sub>5</sub>, 17 Tage nach der Operation. Das normale linke Labyrinth mit 2 kleineren, getrennten, das xenoplastische rechts mit 2 grösseren, zusammenhängenden Otolithen (Ot). Vergr. 22×.

<sup>1)</sup> Nach BIRKMANN (1940, S. 484) schnürt sich auch bei *Rana* der Sacculus in der Normalentwicklung langsamer ab als bei *Triton alpestris*.

utriculi und M. sacculi stimmt die Form der bei der lebenden Larve festgestellten Otolithe überein; diese hängen wie jenes noch zusammen (in Rekonstruktion Abb. 24 eingezeichnet). Ihre Trennung erfolgt bei *Bombinator* auch normalerweise erst später. Die Otolithe des xenoplastischen Labyrinths haben sich also spendergemäss entwickelt. Dasselbe

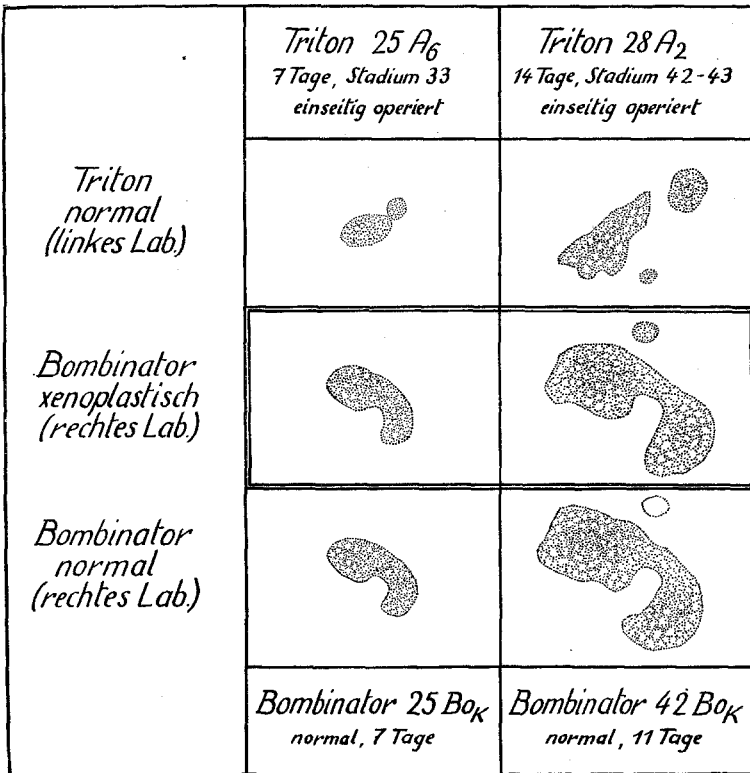


Abb. 27. Otolithe, in richtigen Grössenverhältnissen zueinander gezeichnet. Die xenoplastischen Otolithe sind wie in Abb. 26 vom Typus der Spenderart. Vergr. 60×.

lässt sich auch in weiteren Stadien feststellen: so bei der 17 Tage alten Molchlarve XII A<sub>5</sub> mit einseitigem *Bo*-Implantat (Abb. 26). Man erkennt dort links die beiden kleineren, getrennten Otolithe des normalen, wirtseigenen Labyrinths und rechts die grösseren, aber immer noch zusammenhängenden des Xenoplantats. Die letzteren haben ganz die für *Bombinator* charakteristische Grösse und Form (vgl. Abb. 27).

Der *Ductus endolymphaticus* bildet ein enges Rohr, das sich nach unten trichterförmig gegen den Sacculus erweitert und nach oben in einer grossen Blase, dem Saccus endolymphaticus endet. Bei der lebenden Larve war in dieser Blase ein hellglänzender Kalkeinschluss zu sehen.

Die *Ohrkapsel* wird ausschliesslich durch Wirtsmaterial gebildet. Ihr Verknorpelungsgrad ist rein wirtsgemäss, ihre Form dem grösseren *Bombinator*-Labyrinth angepasst. Es besteht also ein räumlicher Einfluss des xenoplastischen Induktors, des *Bombinator*labyrinths, auf das Reaktionssystem, das Wirtsmesoderm. Dagegen ist der Induktor nicht in der Lage, diesem *Triton*-Material auch noch die grössere, *Bombinator*-gemässe Differenzierungsgeschwindigkeit aufzuzwingen. Prinzipiell sind die Verhältnisse gleich wie zuerst bei der Induktion des xenoplastischen Labyrinths. Nur sind jetzt die Rollen vertauscht: der ursprüngliche Induktor, das Mesoderm, ist zum Reaktionssystem geworden und das ursprüngliche Reaktionssystem (Ektoderm, Ohrblase) zum Induktor.

TABELLE 10

	Labyrinth					
	$6AK$ <i>Triton</i> re	$6AK$ <i>Bo-</i> Impl. li	$6A$ <i>Bo-</i> Impl. re	$6A$ <i>Bo-</i> Impl. li	$6BoK$ <i>Bomb.</i> re	$6BoK$ <i>Bomb.</i> li
Länge ( $\mu$ )	516	576	700	600	732	744
Breite ( $\mu$ )	390	470	500	450	510	510
Höhe ( $\mu$ )	380	485	540	516	530	520
Grössenverhältnis	1	1,7	2,5	1,8	2,6	2,6
Grössenzunahme	16,0	27,4	39,4	29,1	41,3	41,2
Mitosen	11	12	35	23	30	22

#### *Linkes Labyrinth* (Abb. 24 und 25)

Das linke *Bombinator*-Labyrinth ist kleiner (vergl. Tabelle 11) und nur im hinteren Bereich weitgehend normal. Der vordere Bogen zeigt einen häufig beobachteten, typischen Defekt: er besteht lediglich aus einer dorsalen und einer ventralen Ausbuchtung. Der vorderste Teil mit der Crista fehlt. Möglicherweise hat durch ir-

gendwelche Unstimmigkeit bei der Induktion und dem damit verknüpften Segregationsprozess die xenoplastische Labyrinthanlage nicht die normale Anfangsgrösse erreicht und ist dabei im vorderen Teile am stärksten reduziert worden. Bei der später einsetzenden Bildung der Bogengänge fehlte dann das cristabildende Material des *Canalis anterior*, worauf seine nun zu weit vorn gelegenen zapfenbildenden Areale sich vereinigten und bloss eine einheitliche, nach hinten einschneidende Falte bildeten.

Beim *seitlichen Bogengang* ist nur die *Crista* weitgehend normal; der dorsale und ventrale Zapfen sind zu schwach entwickelt. Sie sind zwar ins Labyrinth eingedrungen, doch nicht tief genug, um sich in der Mitte vereinigen zu können. Denselben Defekt fanden wir schon beim vorhergehenden Beispiel (5A); er wiederholt sich bei einer grossen Zahl von weiteren Fällen. Der hintere Bogengang entwickelte sich bei 6A wie in der Mehrzahl der Fälle normal.

Beim Beispiel 5A (S. 449) konnten wir nicht entscheiden, ob die Störungen primär während der Induktion und Segregation verursacht wurden, oder ob sie als Folge der im Laufe der Entwicklung zunehmenden Altersdifferenzen von Wirt und Implantat auftraten. Die normale Ausbildung der Bogengänge beim rechten xenoplastischen Labyrinth von 6A und ähnlichen Fällen spricht nun für die erste und gegen die letztgenannte Deutung.

Die Unterentwicklung betrifft auch die ventralen Bereiche des Labyrinths. Die Falte, welche normalerweise zwischen *Sacculus* und *Recessus utriculi ventro-lateral* einschneidet, fehlt bis auf eine schwache seitliche Vertiefung. Dementsprechend bleibt die Trennung der *Maculae utriculi* und *sacculi* unvollständig. Damit stimmt auch die wenig gegliederte Form des Otolithen überein (Abb. 24); umgekehrt ergibt es sich, dass die Ausbildung der Otolithe schon beim lebenden Keim auf den Ausbildungsgrad der Ohrblasen selbst zurückschliessen lässt. Dies erleichtert die experimentelle Arbeit, weil man sich so auf die optimalen Fälle konzentrieren kann.

Die unvollständige Trennung von *Utriculus* und *Sacculus* trat bei unseren Versuchen häufig auf. Dabei kann es sich nicht um eine Angleichung an wirtsgemässe Verhältnisse handeln. Denn sonst müssten sich *Pars superior* und *P. inferior* beim xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinth wie bei *Triton* in verstärkter Masse voneinander trennen, was aber nie beobachtet wurde.

Hinten setzt sich die Pars inferior wie bei rechten Labyrinth normal gegen die Anlage der Ampulla posterior ab. Gleich wie rechts sind hier auch die Macula lagenae und die Papillen als Epithelverdickungen angelegt.

Ductus und Saccus endolymphaticus sind kleiner als rechts, sonst aber normal ausgebildet.

Schon bei der Besprechung der Ganglien wurde erwähnt, dass das *Acusticus-Ganglion*, welches zu dem kleineren linken Labyrinth gehört, ebenso gut entwickelt ist wie das rechte (vergl. Abb. 25). Die Teile der Ohranlage, aus denen das Ganglion entstanden ist, haben also keine Störung erlitten.

Der Ausbildungsgrad der linken Ohrkapsel unterscheidet sich nicht wesentlich von dem der rechten. Jedoch ist sie entsprechend der kleineren Ohrblase hier kleiner. Ein Stück *Bombinator*-Knorpel, das zum Palatoquadrat gehört, reicht bis an die Crista externa des Labyrinths, beteiligt sich aber nicht am Bau der Kapsel.

Die Mitosenzahlen der verschiedenen Labyrinth sind in Tab. 10 zusammengestellt. Sie zeigen, dass sich die xenoplastischen Labyrinth immer noch in einem Zustand lebhafter Entwicklung befinden, obschon sie ihren eigenen Dottervorrat aufgebraucht haben und nun vollständig auf Ernährung durch den Wirtsorganismus angewiesen sind.

Fall 7: *Triton* mit kleinem *Bombinator*-Implantat rechtsseitig. Larve mit 4 zehigen, gebrauchsfähigen Vorderbeinen und hoch entwickeltem xenoplastischem Labyrinth. Wirt 7A. Spender 7Bo. (Prot. Nr. XXXI A<sub>3</sub>).

#### A. Übersicht

1. Der *Triton*-Neurula wurde ein kleines *Bombinator*-Ektodermstück in den rechten praesumptiven Labyrinthbereich eingesetzt. Der Wirtskeim induzierte dieses Ektoderm:
  - a. zu anfänglich gut eingeordneter Epidermis. Diese ist im Laufe der Entwicklung degeneriert.
  - b. zu Anteilen an *Kopfganglien*. Entsprechend der geringen Ausdehnung des Implantats beteiligte sich am Aufbau des Trigemini-Ganglions kein *Bombinator*-Material. Dagegen weisen die Lateralganglien des Facialis Implantatanteile auf. Das Ganglion acusticum besteht rein aus *Bombinator*-Ganglienzellen,



während in den Ganglien IX–X solche nur vereinzelt vorkommen. Die Seitenorgane bildete ausschliesslich der Wirt.

- c. zu *Neuralleiste*: reichlich Pigmentzellen, wenig Mesenchym und ein kleines überzählige Knorpelstück. Die SCHWANNschen *Scheidenzellen* des Acusticus und des Facialis stammen zu einem grossen Teil vom Implantat (Abb. 30).
  - d. zu einem *Labyrinth* mit Ganglion acusticum (Abb. 30–33).
2. Bei reichlicher Nahrungsaufnahme entwickelte sich die *Triton*-Larve ungewöhnlich schnell und gut. Sie hat 17 Tage nach der Operation das Stadium 45 mit länglichen Hinterbeinknospen erreicht und wurde in diesem Zustand fixiert.
  3. Das xenoplastische *Bo*-Labyrinth zeigt, abgesehen von einer Entwicklungsstörung im vorderen Bogengang, die typischen Merkmale der Spenderart:
    - a. Gegenüber *Triton* bedeutendere Grösse.
    - b. Wie bei *Bombinator* sind besonders der Utriculus und die Bogengänge (Pars superior) stark gewachsen; im Verhältnis dazu ist der Sacculus (Pars inferior) kleiner geblieben.
    - c. Die Anhänge des Sacculus, Lagena, Pars papillae amphibiorum und P. papillae basilaris sind weiter entwickelt als bei *Triton*.
    - d. Die Abgrenzung von Pars superior und P. inferior durch das Foramen utriculo-sacculare entspricht *Bombinator* und ist nicht so weit fortgeschritten wie bei *Triton*.
  4. Das *Ganglion acusticum* hat sich gut entwickelt und differenziert. Namentlich das G. ac. anterior ist reich an ausdifferenzierten *Bombinator*-Ganglienzellen. Beim G. ac. posterior überwiegen dagegen noch die blastematischen Elemente (Abb. 30a).  
 Vom Ganglion aus ziehen Nervenfasern zum *Bombinator*-Labyrinth; andererseits sind Wurzelfasern in grosser Zahl ins Nachhirn des Wirts eingewachsen. Damit ist die Grundlage zur sinnesphysiologischen Zusammenarbeit von xenoplastischem Sinnesorgan und Nerv und Zentralnervensystem des Wirts gegeben.
  5. Das xenoplastische *Bombinator*-Labyrinth induzierte das umliegende Wirtsmesenchym zur Bildung einer *Knorpelkapsel*.
    - a. Diese ist der Grösse des fremden Labyrinths angepasst.
    - b. Am richtigen Ort, über der seitlich-ventralen Sacculuswand hat sich auch beim xenoplastischen Labyrinth eine *Fenestra vestibuli* gebildet.

- c. Bei *Bombinator* entstehen in den Fenstern aller drei Bogengänge durchgehende Knorpelsepten: zuerst beim seitlichen, dann beim vorderen und zuletzt beim hinteren Bogengang. Bei *Triton* werden bis nach der Metamorphose nur die Septen des vorderen und des seitlichen Bogenganges ausgebildet, das seitliche meist viel später als das vordere. Das xenoplastische *Bombinator*-Labyrinth hat das *Triton*-Bindegewebe zur vorzeitigen Bildung eines Knorpel-Septums im Fenster des äusseren Bogenganges aktiviert; doch haben sich der dorsale und der ventrale Zapfen (*Triton*-Knorpel) noch nicht wie bei *Bombinator* in der Mitte vereinigt.

### B. Operation und Lebendbeobachtung

24.6.45. 23.00–0.20: *7Bo* vitalgefärbt, späte Gastrula mit kleinem Dotterpfropf. Das letzte nichtunterlagerte praesumptive Bauchektoderm entnommen und an dessen Stelle das *7A* entnommene Ektodermstück implantiert. *7A* ungefärbt, Neurula mit offener Platte, Stadium 14–15. Ohne Beschädigung des

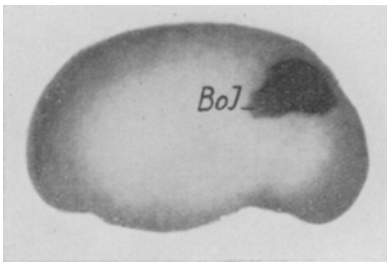
unterlagernden Mesoderms ein ziemlich kleines Ektodermstück aus dem rechten praesumptiven Ohrbereich entnommen und das *Bombinator*-Ektoderm eingesetzt.

25.6.45. 19.00: *7A* photographiert (Abb. 28). Das kleine Implantat ist leicht gewölbt und reicht dorsal bis in den Neuralwulst. *7Bo* hat sich zur Neurula mit hohen Wülsten entwickelt.

5.7.45. 21.20: *7A* photographiert (Abb. 29a). Die Larve hat ein Stadium zwischen 40 und 41 erreicht.

Das Areal der fremden Epidermis

Abb. 28. *7A*. 19 Stunden nach der Operation. Vergr. 22×.



ist durch schwächere Pigmentierung markiert. Der dorsale Pigmentstreifen (*Triton*) ist unter der *Bombinator*-Epidermis aufgelockert. Das Pigment selbst stammt zur Hauptsache vom Wirt, doch sind auch aus dem Implantat Farbzellen entstanden.

Im rechten Labyrinth hat sich ein typischer *Bombinator*-Otolith gebildet.

10.7.45. *7A* hat (seit Stad. 41) reichlich gefressen und nun das Stadium 43–44 erreicht. Über der rechten Nachhirnhälfte befindet sich nur noch ein kleiner Rest degenerierender *Bombinator*-Epidermis. *Bombinator*-Pigment breitet sich gemischt mit Wirtspigment auf der ganzen Kopfoberseite aus. *Bombinator*-Melanophoren sind auch in die rechte Unterseite

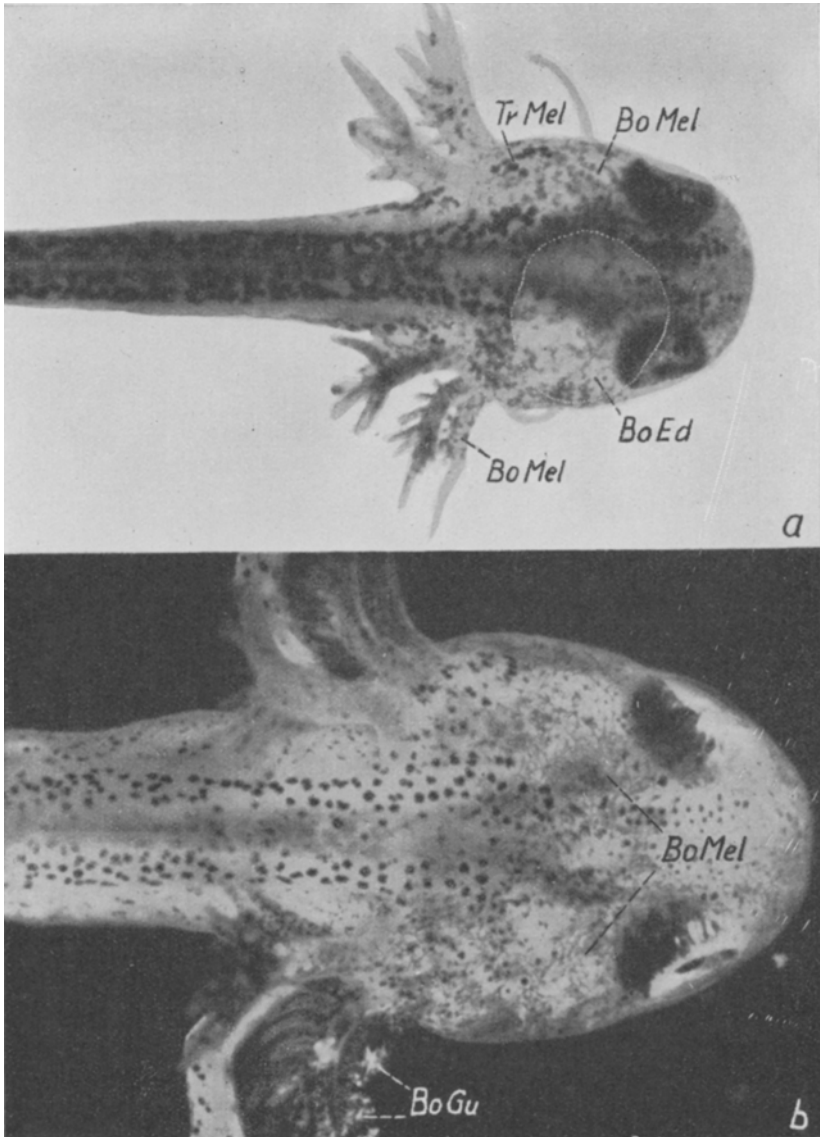


Abb. 29. *a.* 7A. 11 Tage nach Operation. Areal der *Bo*-Epidermis (weiss markiert) schwächer durch Pigmentzellen besiedelt als umliegende Wirtsepidermis. *b.* 17 Tage n. Op. Die Larve ist beträchtlich gewachsen. Das Implantat hat reichlich Pigment gebildet: *Bo*-Melanophoren vorn und auf beiden Seiten des Kopfes, *Bo*-Guanophoren in den rechten Kiemen. Das ehemalige Implantat-areal ist nicht mehr deutlich zu erkennen. Vergr. wie Abb. 28, 22 $\times$ .

des Kopfes gewandert, wo sonst bei *Triton* kein Pigment vorkommt. Diese Farbzellen sind stark kontrahiert.

Im rechten Labyrinth ist der *Bombinator*-Otolith gross und typisch ausgebildet.

11.7.45. Die Larve hat schon 4-zehige Vorderbeine und längliche Hinterbeinknospen (Stadium 45). Sie wurde photographiert (Abb. 29b) und anschliessend zusammen mit 7Bo in Bouin fixiert.

Da 7Bo sich weniger gut als 7A entwickelte und diese Schnittserie Schrumpfungen erfuhr, dient als *Bombinator*-Kontrollarve 7Bo<sub>k</sub> (Prot. Nr. XXXI Bo<sub>2</sub>), die diese Mängel nicht hat. Allerdings wurde 7Bo<sub>k</sub> zwei Tage länger als 7A aufgezogen. Beim Vergleich der Labyrinth müssen wir dies natürlich berücksichtigen.

### C. Schnittuntersuchung. Einzelbeschreibung

#### 1. Epidermis:

Von der *Bombinator*-Epidermis, die sich ursprünglich gut in den Wirtskeim einordnete, sind jetzt nur noch verschwindende, degenerierende Reste vorhanden.

#### 2. Neuralleiste:

Aus dem Implantat hat sich reichlich Pigment gebildet (vgl. Abb. 29. Melanophoren und Guanophoren). Gemischt mit Wirtsmesenchym kommt auch *Bombinator*-Mesenchym vor. Da es nur einen kleinen Teil der Gesamtmenge ausmacht, sind keine Aufblähungen der Epidermis entstanden. Im Bereich des rechten Palatoquadrates hat sich ein sehr kleines überzähliges Stück *Bombinator*-Knorpel gebildet. Sonst besteht das Skelett von 7A ausschliesslich aus Wirtsmaterial.

Von Interesse ist die Herkunft und Ausbreitung der SCHWANNschen Scheidenzellen. Diejenigen der Trigemini- und der Glossopharyngeus-Gruppe stammen ausschliesslich vom *Triton*-Wirt, diejenigen des Truncus hyomandibularis VII proximal etwa zu gleichen Teilen von *Triton* und von *Bombinator*, distal mehrheitlich vom Wirt. In den Wurzeln der Nerven VII und VIII kommen wiederum SCHWANNsche Zellen beider Arten vor, dagegen enthält der Ramus acusticus anterior nur solche des Implantats (Abb. 30). Die Hauptmenge der *Bombinator*-Scheidenzellen konzentriert sich also auf den Bereich des N. VIII; somit ist hier die Beziehung zur Lage des kleinen Implantats deutlicher zu erkennen als beim xenoplastischen Pigment, das weit nach allen Seiten auswanderte (vgl. Abb. 29b).

#### 3. Seitenorgane und Ganglien (vergl. Abb. 30–32).

Bei 7A stammen alle Sinneslinien der Seitenorgane vom

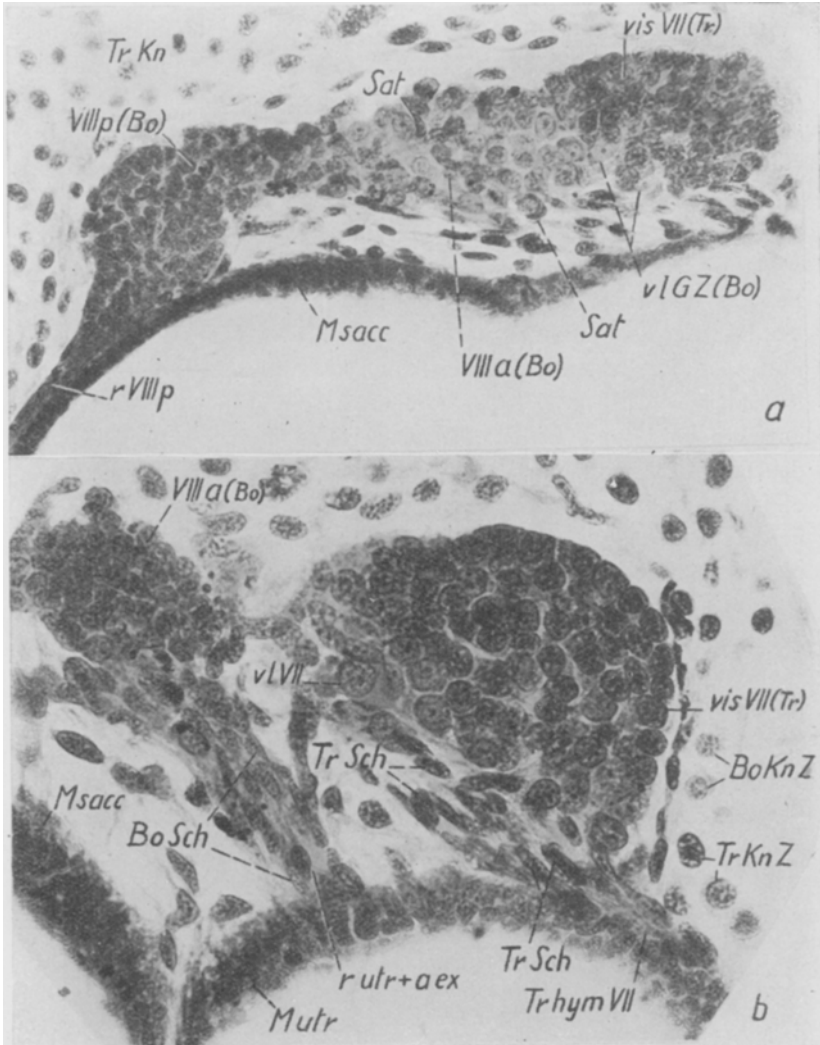


Abb. 30. 7A. Horizontalschnitte durch Ganglion VIII (*Bo*) und viszeral VII (*Tr*). *a*. Links im Bild Gangli. ac. post. mit kleinen, dicht gepackten Zellen, in der Mitte G. ac. ant. mit grösseren und blässeren Kernen, die Gangli.-Zellen lockerer gepackt und teilweise mit Satellitzellen (*Sat*). Rechts G. viz. VII (*Tr*): Kerne relat. gross, stark gefärbt und dicht gepackt. Zwischen viz. VII und Ac. ant. einige *Bo*-Gangli.-Zellen der vl-VII-Komponente: Kerne gross und bläss mit deutlichem Nukleolus. Vergr. 240 ×. *b*. 3 Schnitte tiefer als *a*.: links ventralster Teil des G. ac. ant. (kleine *Bo*-Kerne) mit gemeinsam abgehendem Ramulus utriculi und a. externae. Der Nerv ist von kleinen *Bo*-Scheidenzellen begleitet. Rechts ein Teil der vl-VII-Komponente (*Tr* + *Bo*) und viz. VII (*Tr*). Im abgehenden Nerv vorwiegend grosse *Tr*-Scheidenzellen. Vergr. 340 ×.

Wirt. Das kleine Implantat reichte nicht bis in die Regionen der Seitenorganplakoden und wurde demgemäss auch nicht zu ihrer Bildung induziert.

Von den *Kopfganglien* besteht nur das Ganglion acusticum rein aus *Bombinator*-Ganglienzellen. Sonst ist die Beteiligung des Implantats am Aufbau der Ganglien gering. Nur der Facialis hat noch kleinere xenoplastische Anteile (Abb. 31, oph. sup VII, Abb. 32, vl VII).

Das *Ganglion acusticum* (Vergl. Abb. 30–32) schliesst sich eng an den Facialis an und besteht wie erwähnt nur aus *Bombinator*-Ganglienzellen. Es ist gross und gut entwickelt. Seine beiden Teile, G. ac. anterior und posterior, unterscheiden sich deutlich durch ihre verschiedene histologische Differenzierung (Abb. 30a): die Zellen des Gangl. ac. anterior sind besonders dorsal locker gepackt; meist besitzen sie einen deutlichen Plasmaleib und einen blass gefärbten, relativ grossen Kern. Sie erinnern damit in mancher Beziehung an Lateral-Ganglienzellen, deren Grösse sie aber nicht erreichen. Dagegen haben die meisten der dichtgepackten Zellen des Gangl. ac. posterior noch stark den Charakter von Neuroblasten: ihr Zytoplasma ist kaum sichtbar und ihre kleinen Kerne sind kräftig angefärbt. Weiter ventral überwiegen auch im Ganglion ac. anterior die kleineren Nerven-elemente (vergl. Abb. 30b). Ähnliche Unterschiede fand YNTEMA (1937) bei *Amblystoma punctatum*. Namentlich ventral bleiben hier die Ganglienzellen bis in spätere Stadien embryonal. Dasselbe gilt für *Triton alpestris*, aber auch für *Bombinator* (Normalentwicklung).

Die *Nervenfasern* des xenoplastischen Ganglions ziehen einerseits zum Labyrinth, andererseits sind sie als Wurzelfasern ins Nachhirn des Wirts eingewachsen.

Ein kräftiges Nervenbündel (Abb. 32, r. a. ant?), dessen Abgangsstelle sich vorne zwischen Labyrinth und Facialisganglion befindet, läuft erst auf die Ampulla anterior zu, schwenkt dann aber seitlich gegen die Crista externa ab. Wahrscheinlich handelt es sich hier um den Ramulus ampullae anterioris, der, anstatt die unterentwickelte Crista anterior zu versorgen, sich an der Innervation der gut ausgebildeten Crista externa beteiligt. Seitlich ziehen zahlreiche Nervenfasern, die von *Bombinator*-Scheidenzellen begleitet sind, direkt zur Macula utriculi und als Ramulus ampullae externae zur Crista externa. Weiter hinten führen kürzere Nervenbahnen zur Macula sacculi 1). Der lange Ramus

1) G. RETZIUS (1881) u.A. unterscheiden entsprechend der Zweiteilung des Ganglions zwei Hauptäste des VIII. Nerven: den Ramus acusticus anterior und den R. ac. posterior. Bei den von RETZIUS untersuchten Urodelen (z.B.

acusticus posterior innerviert einerseits die Crista posterior, andererseits gehen von ihm Nerven ab, welche die Macula lagenae und die Anlagen der Papillen versorgen. Bei früheren Beispielen (S. 422) beobachteten wir das Austreten von Ganglienzellen aus dem Verband des hinteren Sacculusepithels. Hier nun bilden diese Zellen einen Strang kleiner blastematischer Elemente, der sich als Verlängerung des Ganglions nach hinten gemeinsam mit dem Ramus acusticus posterior bis zu den genannten Anlagen erstreckt (Abb. 30a, 32).

Am Aufbau der *Glossopharyngeus-Vagus-Ganglien* beteiligen sich nur ganz wenige Implantatzellen. Trotzdem der Ganglienkomplex fast ganz vom Wirt gebildet wurde, weist er eine charakteristische Störung auf: eine ziemlich grosse Zellmasse (Abb. 32, atyp. IX), wahrscheinlich die epibranchiale Komponente des *Glossopharyngeus*, steht seitlich isoliert von den übrigen medial gelegenen und normal angeordneten Ganglienteilen. Möglicherweise hat das grosse *Bombinator*-Labyrinth die Vereinigung der verschiedenen Komponenten verhindert.

#### 4. Labyrinth

a. 7A, normales Triton-Labyrinth. (Rekonstruktion, Abb. 31–32 und Abb. 33).

##### *Häutiges Labyrinth:*

Die Ausbildung des *Triton*-Labyrinths bei 7A stimmt mit Stadium t<sub>6</sub> nach BIRKMANN überein. Das Labyrinth ist stark gewachsen: gegenüber dem Normallabyrinth von 6A hat es sich verdoppelt (vgl. Tab. 10, S. 464 und Tab. 12, S. 481).

Der vordere und der seitliche Bogengang haben sich stark gestreckt und ihre Fenster beträchtlich erweitert. Mit Ausnahme des Ampullenabschnittes sind die Bogengänge im Verhältnis zur Gesamtgrösse des

*Triton cristatus*) wird die Macula sacculi vom R. ac. posterior aus innerviert, während bei den von ihm beschriebenen Anuren (z.B. *Rana esculenta*) der Ramulus sacculi vom R. ac. anterior abzweigt. Bei den älteren Larven und metamorphosierten Tieren von *Triton alpestris* und *Bombinator* fanden wir entsprechende Verhältnisse. Weniger deutlich sind sie bei den jüngeren Larvenstadien. Vielleicht deshalb bezeichnet YNTEMA (1937, S. 80 u. 86, Fig. 7) bei der Larve von *Amblystoma punctatum* die mittleren vom Acusticus-Ganglion abgehenden Nervenbündel als Nervus acusticus medius. Im vorliegenden Fall (7A, Abb. 32) wird die M. sacculi nicht nur auf der Wirtsseite, sondern wahrscheinlich auch auf der xenoplastischen vom Ganglion acusticum posterior innerviert. Ob das nun für *Bombinator* in diesem Larvenstadium typisch ist und erst später gewisse Verschiebungen auftreten, die zum endgültigen Zustand führen, bleibt für unser Material ungewiss. Infolgedessen muss die hier interessierende Frage nach spendergemässer Innervierung offen bleiben.

Labyrinths dünner geworden. Dasselbe gilt für den Canalis posterior. Dieser ist kürzer und stärker gekrümmt als die beiden anderen Kanäle. Ursprünglich sind der vordere und der hintere Bogengang nahezu in der gleichen parasagittalen Ebene angelegt worden. Indem die beiden Kanäle allmählich eine seitliche Schwenkung ausführten, hat sich zwischen ihren Vertikalebene ein nahezu rechter Winkel gebildet (Abb. 31). Eine ringsum einschneidende Falte trennt wie eine Blende den Utriculus und die Bogengänge vom Sacculus mit seinen Anhängen. Das dadurch entstandene Foramen utriculo-sacculare (Abb. 39, F. utr.-sacc) ist auf diesem Stadium noch ziemlich weit. Es verengt sich im Laufe der Entwicklung immer mehr und bildet während der Metamorphose einen sehr kurzen Kanal, den Canalis utriculo-saccularis (RETZIUS 1881). Seine Öffnung bleibt bei *Bombinator*, wie auch bei anderen Anuren, (z.B. *Rana* und *Bufo*) zeitlebens weiter als bei anderen Wirbeltiergruppen und wird daher richtiger als Foramen utriculo-sacculare bezeichnet (GAUPP 1904, ECKE 1934, BIRKMANN 1940 S. 487).

Die *Cristae* der drei Bogengänge haben sich gegenüber Fall 6 weiter vergrößert und verdickt. Deutlicher als bisher lassen sich im Sinnesepithel die Haar- oder Sinneszellen von den Stützzellen (Fadenzellen nach RETZIUS 1881) unterscheiden. Auch die sie versorgenden Nervenbündel haben stark an Umfang zugenommen.

Der Sacculus hat sich zu einer grossen Blase erweitert, deren dorso-lateraler Teil sich in das Fenster des seitlichen Bogenganges einzuschieben beginnt. Medial ist sein Epithel stark verdickt und bildet die grosse Macula sacculi. Mit ihr hängen die Anlagen der M. lagenae und der Papilla amphibiorum zusammen. Die ventraler gelegene Anlage der Lagena ist nur an der Verdickung des Epithels zu erkennen; sie bildet erst auf späteren Stadien eine selbständige Aussackung des Labyrinths. Dagegen springt die Anlage der Pars papillae amphibiorum, welche gerade hinter der Einmündung des Ductus endolymphaticus in dem Sacculus liegt, schon etwas nach medial vor. Die Pars papillae basilaris hat sich noch nicht angelegt. Nach BIRKMANN erscheint sie bei *Triton* erst kurz vor der Metamorphose (Stadium  $t_8$ ) und bleibt auch dann viel kleiner als bei den Anuren.

Der Ductus endolymphaticus hat sich nach ventral bis zur Mündung in den Sacculus vollständig abgefaltet und bildet ein dünnes Rohr, das sich dorsal zum Saccus endolymphaticus erweitert.

*Ohrkapsel* (Rekonstruktion Abb. 32, ferner Abb. 33):



Verglichen mit 6A (S. 459) hat sich auch die Ohrkapsel beträchtlich weiterentwickelt: ein gleichmässiger Knorpelmantel bedeckt jetzt die meisten Teile des Labyrinths. Von ihrem lateralen Bildungszentrum aus hat sich die periotische Knorpelplatte (STÖHR 1879) allseitig stark ausgebreitet, ist aber noch nicht in die Fenster der Bogengänge eingedrungen. Aus unserer Stadienreihe geht hervor, dass sich bei *Triton alpestris* das Knorpelseptum des vorderen Bogenganges regelmässig zuerst entwickelt (Stadium 48–49). Dasjenige des seitlichen Bogenganges tritt gewöhnlich viel später, selten vor dem Stadium 54 auf, obgleich sich gerade der seitliche Bogengang stets zuerst bildet. Wahrscheinlich erschwert der in das seitliche Fenster vorgetriebene Sacculus das frühzeitige Eindringen von Knorpel in dieses Fenster. In das Fenster des hinteren Bogenganges tritt bei *Triton alpestris* auch während und nach der Metamorphose kein Skelettmaterial ein. HASSE (1873) und GAUPP (1906) fanden auch bei anderen Urodelen (*Triton taeniatus* und *Siredon pisciformis*) kein Skelettmaterial im Fenster des hinteren Bogenganges. Im Gegensatz zu *Triton* bilden sich bei *Bombinator* (vgl. unten) bei allen drei Bogengängen Knorpelsepten aus; dabei entstehen sie in anderer Reihenfolge als hier.

Medial zwischen Gehirn und Labyrinth weist die Kapsel noch eine grosse Lücke auf (vgl. Abb. 33). Diese wird erst im Laufe der weiteren Entwicklung allmählich von dorsal und ventral her eingeengt, sodass zuletzt nur noch die Öffnungen übrig bleiben, welche den Durchtritt des Ductus endolymphaticus, des Ductus perilymphaticus und der Nerven VII und VIII ermöglichen.

Den Boden der Kapsel bildet der sog. mesotische Knorpel (STÖHR 1879). Er entsteht als laterale Verbreiterung der Basalplatte. Seitlich verbindet er sich mit dem periotischen Knorpel, lässt jedoch über dem lateral-ventralen Umfange des Sacculus eine Öffnung frei, die *Fenestra vestibuli*. In dieser befindet sich lediglich ein zellig-faseriges Gewebe, das Operkulargewebe STÖHRs. Das *Operculum* selbst, d.h. die in der *Fenestra vestibuli* liegende Knorpelplatte, hat sich noch nicht gebildet. Es trennt sich erst kurz vor der Metamorphose aus dem vorderen knorpeligen Rand der *Fenestra* ab.

b. *Normale Bombinator-Labyrinthe von 7 Bok.*

Wie schon erwähnt, wurde diese *Bombinator*-Larve 2 Tage länger als 7A aufgezogen. Der Altersunterschied fällt jedoch kaum ins Gewicht,

da sich *7A* ungewöhnlich schnell, *7Bok* aber mit durchschnittlicher Geschwindigkeit entwickelt hat. Als Bildmaterial (Abb. 40, S. 511) kann das Labyrinth einer nur wenig älteren Larve verglichen werden. In Tabelle 11 sind die Merkmale des Labyrinths von *Triton 7A* mit denjenigen von *Bombinator 7Bok* zusammengestellt. Wir können uns also in der Einzelbeschreibung der letzteren kurz fassen.

Wie bei *Triton* sind auch bei *Bombinator* die Bogengänge länger und dünner geworden. Von ihren Fenstern hat sich besonders dasjenige des äusseren Bogenganges stark erweitert. Zwischen der Macula utriculi und der Macula sacculi besteht kein direkter Zusammenhang mehr. Ob dieser Sonderung im Leben auch eine vollständige Trennung der beiden Otolithe entsprochen hat, konnte infolge der starken Pigmentierung der Larve nicht festgestellt werden.

Mit der Ausbildung einer *Deckmembran* auf der *Papilla amphibiorum* (siehe Tabelle) weist das *Bombinator*-Labyrinth zum erstenmal ein Organ auf, dem man nach seinem Bau rein akustische Funktionen zuschreiben kann.

TABELLE 11. ÜBERSICHT UND VERGLEICH DER DREI LABYRINTHTYPEN: *Triton* NORMAL (*7A*), *Bombinator* NORMAL (*7Bok*) UND *Bombinator* XENOPLASTISCH IN *Triton* (*7A*)

	<i>Triton</i> -Labyrinth normal in <i>7A</i>	<i>Bombinator</i> -Labyrinth in <i>Triton 7A</i> xenoplastisch	<i>Bombinator</i> -Labyrinth normal in <i>7Bok</i>
Entwicklungsstadium (nach BIRKMANN).	<i>Triton</i> -Stadium t <sub>6</sub>	<i>Rana</i> -Stadium r <sub>6</sub> —7	<i>Rana</i> -Stadium r <sub>6</sub> —7
Grösse	1	2,0 × <i>Triton</i>	2,1 × <i>Triton</i>
Utriculus	weiträumig	wie <i>Bo</i> -Kontrolle	stark entwickelt, grösser als bei <i>Triton</i> .
Bogengänge	gestreckt, relativ englumig; Ampullenabschnitt besonders beim Can. externus deutlich abgesetzt.	Can. anterior defekt. Sonst wie <i>Bo</i> -Kontrolle	grosse Kanäle, relativ weitlumig, Ampullen schwächer abgesetzt.

	<i>Triton</i> -Labyrinth normal in 7A	<i>Bombinator</i> -Labyrinth in <i>Triton</i> 7A xenoplastisch	<i>Bombinator</i> -Labyrinth normal in 7Bok
Cristae	stark verdickt; Stütz- und Sinneszellen deutlich differenziert.	Crista anterior unterentwickelt, nicht innerviert. Sonst wie <i>Bo</i> -Kontrolle.	verdickt; Stütz- und Sinneszellen differenziert.
Foramen utriculo-sacculare	Falte ringsum einschneidend, Foramen etwas verengt	wie <i>Bo</i> -Kontrolle	ringsum einschneidende Falte, schwächer als bei <i>Triton</i> . Foramen weiter als bei <i>Triton</i> .
Sacculus	weiträumig; lateraler Teil in das Fenster des seitlichen Bodenganges vorgetrieben.	wie <i>Bo</i> -Kontrolle	relativ zur Gesamtgrösse das Labyrinth kleiner als bei <i>Triton</i> ; lateraler Teil nicht in das Fenster des seitlichen Bogenanges vorgetrieben.
Lagena und Macula lagenae	Lagena noch nicht vom Sacculus abgesetzt. Sinnesepithel etwas verdickt.	Lagena schwächer vom Sacculus abgesetzt als bei <i>Bo</i> -Kontrolle. Sonst gleich.	Lagena als selbständige Ausbuchtung vom Sacculus abgesetzt. Sinnesepithel verdickt.
Pars papillae amphibiorum	P. pap. amph. medial leicht vorspringend; Epithel verdickt, noch ohne Deckmembran.	P. pap. amph. schwächer vorspringend als bei 7Bok. Epithel verdickt, weniger differenziert, mit einzelnen aufgelagerten Fasern (=Anlage der Deckmembran.)	P. pap. amph. medial stärker vorgewölbt; Epithel verdickt, z.T. differenziert, trägt kleine Deckmembran.

	<i>Triton</i> -Labyrinth normal in 7A	<i>Bombinator</i> -Labyrinth in <i>Triton</i> 7A xenoplastisch	<i>Bombinator</i> -Labyrinth normal in 7Bok
Pars papillae basilaris	noch nicht sichtbar angelegt.	P. pap. bas. in Bildung begriffen; Sinnesepithel mit vereinzelt aufgelagerten Fasern.	als kleine Epithelverdickung angelegt. Sinnesepithel mit einigen aufgelagerten Fasern (= Anlage der Deckmembran).
Ductus endolymphaticus	D. endol. bis zur Mündung in den Sacculus abgefaltet; dünnes Rohr; erweitert sich dorsal zum Saccus endolymphaticus.	wie <i>Bo</i> -Kontrolle	Ductus wie bei <i>Triton</i> . Saccus endolymph. viel grösser.

#### Ohrkapsel:

Abweichend von *Triton* ist bei *Bombinator* die frühzeitige Ausbildung des Knorpelseptums des äusseren Bogenganges. Schon beim vorhergehenden Beispiel (6Bok, S. 459) war etwas Knorpelmaterial von dorsal und ventral her in das Fenster des Canalis externus eingedrungen. Bei der jetzt vorliegenden, etwas älteren Larve hat sich dieses Material in der Mitte zu einem durchgehenden Strang vereinigt (vgl. hierzu auch Abb. 41, S. 512). Beim vorderen Bogengang ist die Verknorpelung geringer. Beim hinteren Bogengang hat sie noch nicht begonnen.

25 daraufhin untersuchte Tiere zeigen, dass sich bei *Bombinator* im Gegensatz zu *Triton* regelmässig zuerst das Knorpelseptum des seitlichen Bogenganges bildet. Etwas später verknorpelt das vordere und zuletzt das hintere Bogengangseptum. Dieses bleibt aber immer viel dünner als die beiden anderen Septen. Auch nach der Metamorphose stellt es nur eine schmale Knorpelspange dar, die das Fenster des Canalis posterior durchzieht. Bei *Triton alpestris* wird es, wenigstens auf den von uns untersuchten Stadien, überhaupt nicht ausgebildet.

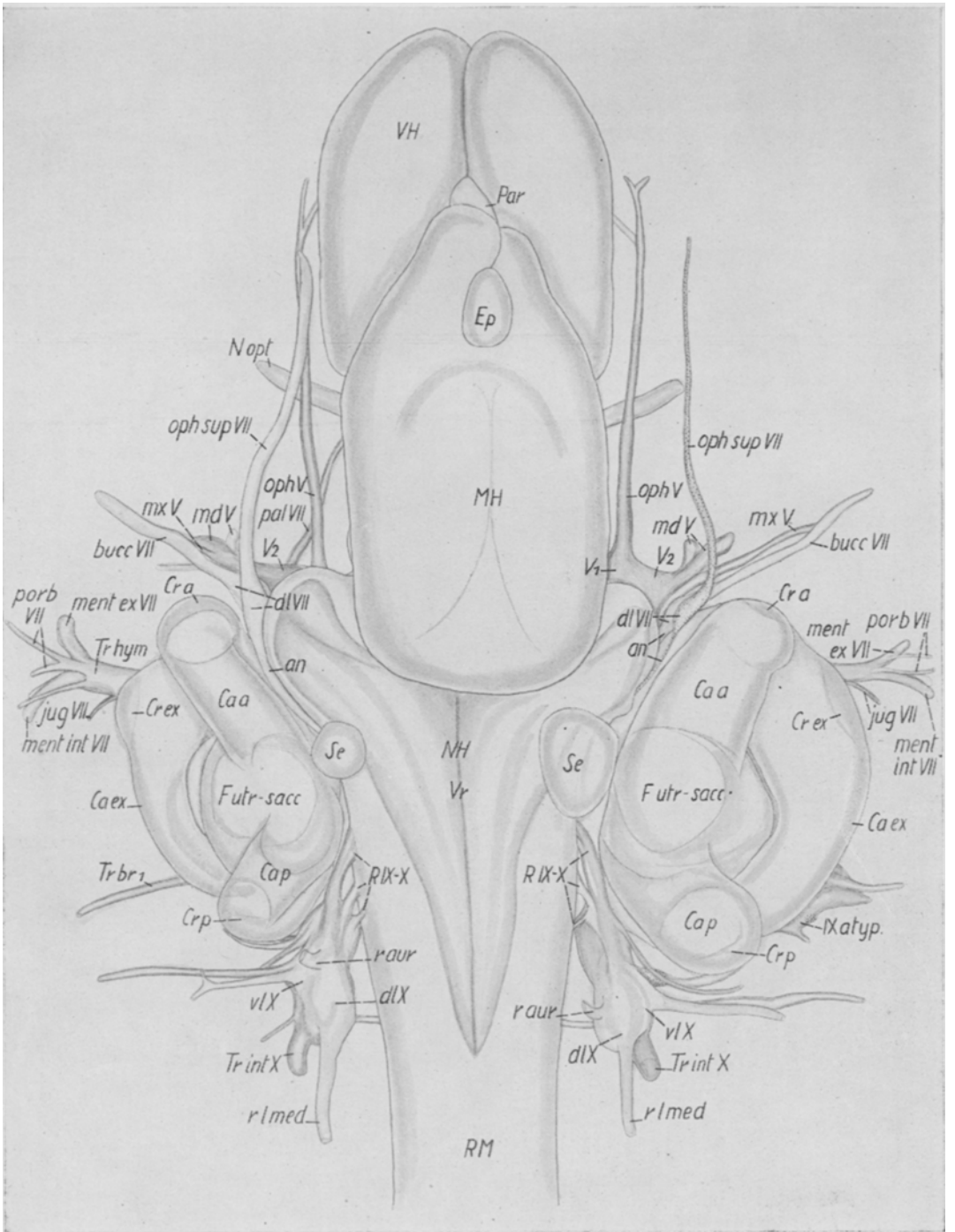


Abb. 31. 7A. Rekonstruktion des Gehirns, der Labyrinth, Kopfganglien und -Nerven. Dorsalansicht. Rechts das grosse xenoplastische Labyrinth. Hell getönt: Lateralganglien und -Nerven, dunkler: übrige Ganglien und Nerven, punktiert: xenoplastische Anteile. Links normales Labyrinth des Wirtes. Bezeichnungen s. S. 527. Vergr. 66 X.

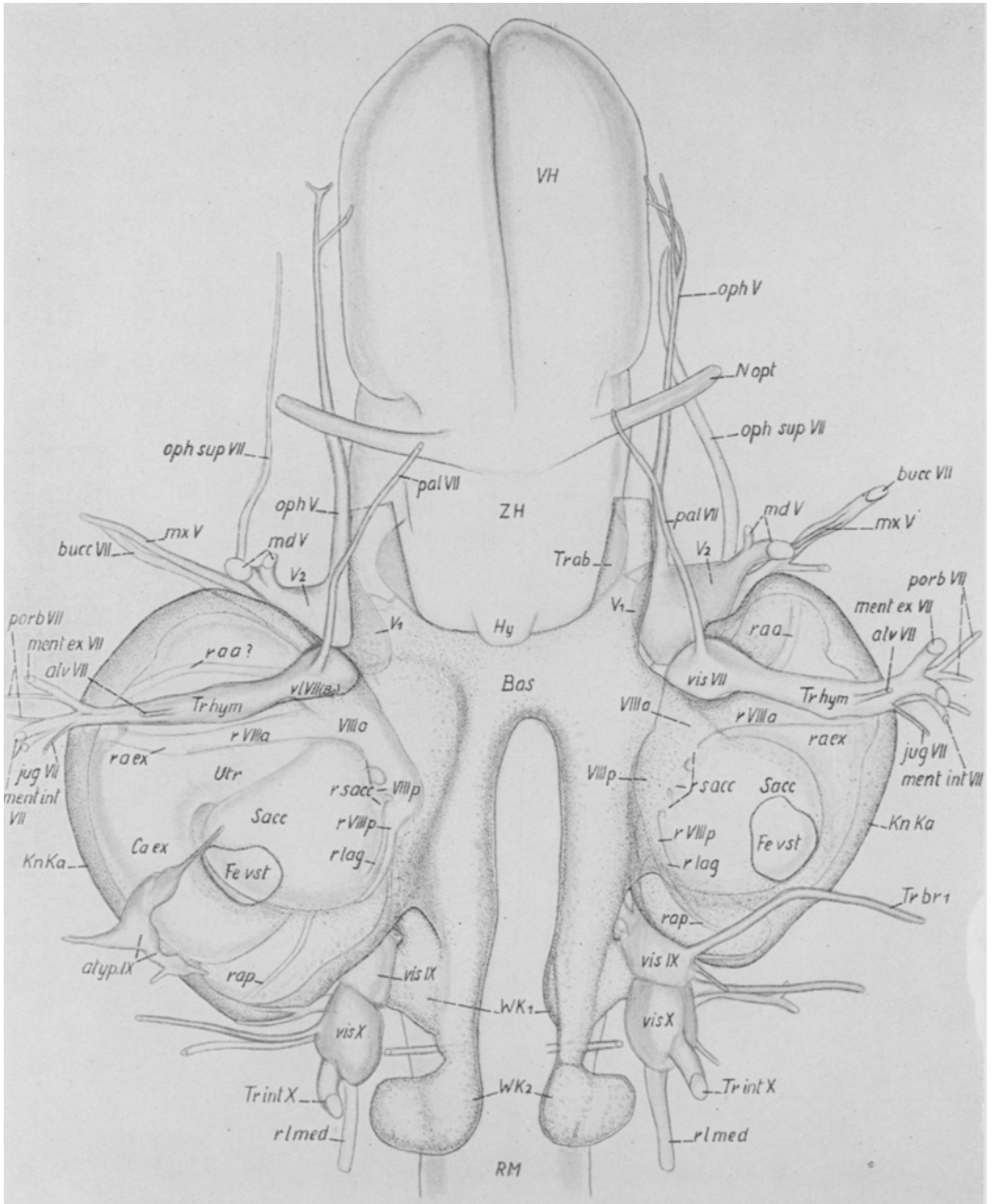


Abb. 32. 7A. Rekonstruktion wie in Abb. 31. Ventralansicht. Links im Bild das Bo-Labyrinth. Bo-Bereiche im Ganglion VII weiss ausgespart. Knorpel des Neurokraniums (Wirtsmaterial) punktiert: Basalplatte, vorne mit Ansatz der Trabeculae, seitlich die Ohrkapsel und hinten Anlage der 1. und 2. Wirbelbogen. Fenestra vestibuli (Fe. vst) auch beim xenopl. Labyrinth angelegt.

C. Xenoplastisches Bombinator-Labyrinth von Triton 7A. (Rekonstruktionen, Abb. 31, 32, ferner Abb. 33 und Tabelle 11)

*Häutiges Labyrinth:*

Über die Grössenverhältnisse orientieren Abb. 31 und 32, sowie Tabelle 12; ein Vergleich der Organisation mit den Labyrinth der normalen Arten ist in Tabelle 11 gegeben. Die hier folgende Detailbeschreibung soll diese ergänzen.

Wie bei früher besprochenen Fällen geht auch aus der Zusammenstellung in Tabelle 12 hervor, dass die Grössenentwicklung des xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinths in *Triton* hochgradig spendergemäss erfolgt ist. Wie die normalen *Bombinator*-Labyrinthe hat auch das xenoplastische gegenüber dem zuletzt besprochenen Stadium (Tabelle 10, S. 464) fast um das Doppelte an Volumen zugenommen.

Fall 6 hatte gezeigt, dass das xenoplastische Labyrinth seinen eigenen Dottervorrat schon vor Beginn der aktiven Nahrungsaufnahme durch den Wirt aufgezehrt und sich trotzdem normal weiterentwickelt hatte.

TABELLE 12

	Labyrinth			
	<i>Tr.</i> -Labyrinth in <i>Triton</i> 7A links	<i>Bo.</i> -Labyrinth in <i>Triton</i> 7A rechts	<i>Bo.</i> -Labyrinth in <i>Bomb.</i> 7 <i>Bo</i> <sub>k</sub> links	<i>Bo.</i> -Labyrinth in <i>Bomb.</i> 7 <i>Bo</i> <sub>k</sub> rechts
Länge. . . . .	780 $\mu$	840 $\mu$	864 $\mu$	876 $\mu$
Breite. . . . .	450 $\mu$	650 $\mu$	630 $\mu$	620 $\mu$
Höhe. . . . .	504 $\mu$	636 $\mu$	680 $\mu$	680 $\mu$
Grössenverhältnisse . . .	1	2,0	2,1	2,1
Grössenzunahme . . . . .	36,9	72,4	77,2	77,0
Mitosen . . . . .	35	64	18	20

Das artfremde Organ kann also die zu seinem Aufbau notwendigen Stoffe auch aus Blut und Lymphe des Wirts aufnehmen, wobei diese Nährstoffe aus dem zerfallenden Dottergewebe des Darmes stammen.

Bis zum Stadium 42–43 ist diese Dotterreserve meist vollständig aufgebraucht.

Von nun an wird die weitere Grössenzunahme des Wirtsorganismus und auch diejenige des Xenoplastats von der aktiven Nahrungsaufnahme der Larve abhängig. Das abermalige starke Wachstum des xenoplastischen Labyrinths beweist, dass auch in dieser Entwicklungsphase eine ausreichende Ernährung xenoplastischer Gewebe durch den Wirtsorganismus möglich ist. Gleiches ergibt sich aus den Mitosenzahlen, welche für beide Labyrinthe, wahrscheinlich infolge des guten Ernährungszustandes der Larve, ungewöhnlich hoch liegen (Tab. 12).

#### *Bogengänge:*

Das *Bombinator*-Labyrinth in 7A hat sich nicht ganz fehlerfrei entwickelt: der vordere Bogengang weist in seinem vorderen Abschnitt einen Defekt auf, wie wir ihn ähnlich schon bei 6A (S. 465) kennengelernt haben. Die Ampulle ist zu klein geblieben. Auch die Crista ist unterentwickelt und wird nicht innerviert. Der dorsale Teil des Bogenganges verengt sich nach vorne in atypischer Weise. Zwischen ihm und der Ampulle besteht keine durchgehende Verbindung. Trotzdem sich beide Teile berühren und der eine sich eng an den anderen anlegt, endigt jeder für sich in einem Blindsack. Ein Vergleich mit 6A (S. 461 und 465) ergibt, dass der Grad dieser Missbildung ungefähr die Mitte zwischen den Defekten der beiden xenoplastischen Labyrinthe von 6A einhält: dort war links der Bogengang stark reduziert und die Crista fehlte vollständig. Rechts hatte sich der vordere Bogengang durchgehend ausgebildet, aber seine Crista blieb unterentwickelt und ohne Nervenversorgung, beim vorliegenden xenoplastischen Labyrinth ist der Bogengang zwar entwickelt, aber nicht durchgängig; die Crista ist unterentwickelt und nicht innerviert.

Von allen Missbildungen, die bei unseren xenoplastischen Labyrinth auftraten, sind diejenigen des vorderen Bogenganges die häufigsten. Die meisten lassen sich ohne Schwierigkeit in die oben aufgestellte Reihe einordnen. Ihre mögliche Entstehungsweise haben wir schon früher erörtert (S. 449 und 465).

Die Anlagen der *Papillen* und der *Lagena* haben sich gut entwickelt; eine richtige Deckmembran wie beim reinen *Bombinator* ist aber noch



nicht vorhanden. Vereinzelt, dem Sinnesepithel aufgelagerte Fasern weisen aber darauf hin, dass die Bildung der Membranen eingesetzt hat. Der geringe Entwicklungsrückstand gegenüber den normalen *Bombinator*-Labyrinthen von  $7Bo_K$  darf hier nicht ohne weiteres als Hemmung durch den *Triton*-Wirt ausgelegt werden. Er lässt sich ebensogut daraus erklären, dass  $7A$  zwei Tage vor  $7Bo_K$  fixiert wurde.

Hier wie in anderen Teilen weist das xenoplastische *Bombinator*-Labyrinth gegenüber dem wirtseigenen einen deutlichen Entwicklungsvorsprung auf. Dort jedoch, wo die Entwicklung bei *Triton* normalerweise früher einsetzt als bei *Bombinator*, bleibt das xenoplastische *Bombinator*-Labyrinth hinter dem wirtseigenen *Triton*-Labyrinth zurück. So in der Bildung des Foramen utriculo-sacculare. Der Entwicklungsgang der Spenderart wird also hartnäckig beibehalten.

#### *Ohrkapsel* (Rekonstruktion, Abb. 32 und Abb. 33)

Wie das normale *Triton*-Labyrinth wird auch das xenoplastische von einer gleichmässigen Bindegewebekapsel umschlossen. Entsprechend der Normalseite ist sie viel stärker verknorpelt als dies bei den bisher besprochenen jüngeren Larven der Fall war. Sie besteht nur aus Wirtsgewebe, ist aber den grösseren Dimensionen des häutigen Labyrinths, ihres Induktors, angepasst. Auf eine direkte Abhängigkeit des knorpeligen Labyrinths von der Form des häutigen weisen auch die zahlreichen Fälle (fremde und eigene Beobachtungen) hin, wo zu grosse oder zu kleine, oft stark deformierte Ohrblasen von jeweils konformen Knorpelkapseln umschlossen werden.

Bei der Normalentwicklung wurde festgestellt (S. 475), dass die knorpeligen Bogengangsepten bei *Triton* und *Bombinator* zu verschiedenen Zeiten und in ungleicher Reihenfolge entstehen; das Septum des äusseren Bogenganges bildet sich bei *Bombinator* früher als bei *Triton*.

Bei der xenoplastischen Kombination, wo das *Triton*-Mesenchym durch das *Bombinator*-Labyrinth zur Kapselbildung aktiviert wird, stellt sich die Frage, ob das Mesenchym bestrebt ist, die Bogengangsepten in wirtsgemässer Reihenfolge auszubilden, oder ob es durch den fremden Induktor zu einer anderen Reaktion bestimmt wird.

Die Analyse von  $7A$  ergibt folgendes: auf der normalen Wirtsseite wölbt sich als erstes Anzeichen einer Septenbildung die Knorpelkapsel

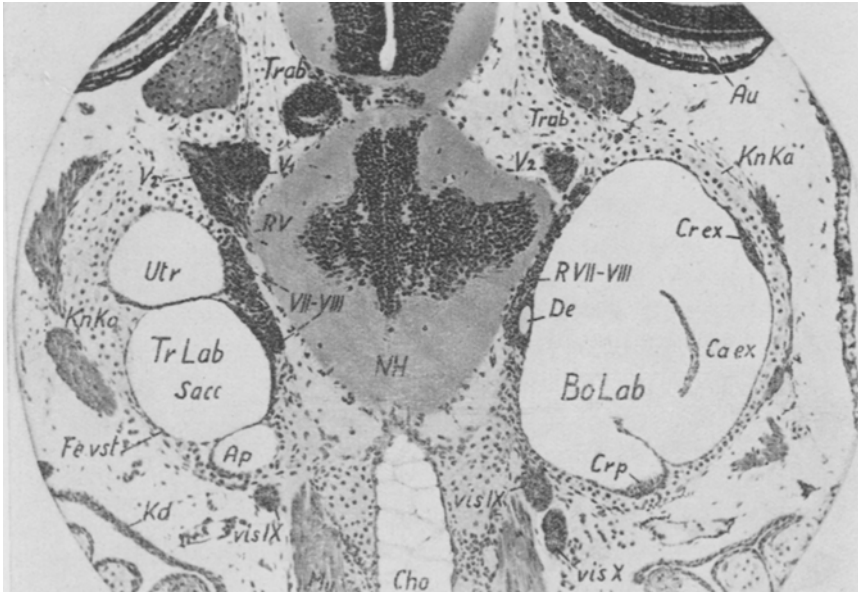


Abb. 33. 7A. Horizontalschnitt durch Labyrinthregion und Basis des Nachhirsns. Links (im Niveau tiefer) das Wirtslabyrinth. Getroffen Utriculus, Sacculus und Ampulla posterior; medial Mac. sacculi und Gangl. VII–VIII, weiter vorne Gangl. V mit Wurzel. Rechts (im Niveau höher) das Bo-Labyrinth. Getroffen Utriculus, Canalis und Amp. ext. mit Crista und Amp. post. mit Crista. Das häutige Labyrinth von *Tr*-Knorpel umschlossen. Medial Duct. endolymph. und Radix VII–VIII, vorn Gangl. V, hinten G. IX–X angeschnitten. Vergr.

55 ×

geringfügig gegen den dorsalen Teil des Fensters des äusseren Bogenanges vor; ventral fehlt noch jede Ausbuchtung.

Beim xenoplastischen Labyrinth dagegen ist ein Zapfen aus Wirtsknorpel von dorsal her etwa  $80 \mu$  tief in das Fenster eingedrungen; ihm strebt von ventral her ein zweiter, etwa  $60 \mu$  langer Knorpelzapfen entgegen. Beide sind in der Mitte durch ein ungefähr  $100 \mu$  langes Band von unverknorpeltem Bindegewebe miteinander verbunden. Die Verknorpelung hat sich also im Sinne des Induktors, aber doch nicht ganz wie bei einem reinen *Bombinator*-Labyrinth vollzogen. Die Deutung ist schwierig. Vielleicht wird bei *Triton* die frühe Bildung des Knorpel-septums gerade durch das starke Vordringen des Sacculus in das Fen-

ster des seitlichen Bogenganges verhindert. Das ist umso eher denkbar, als die laterale Sacculuswand auch sonst in ihrem Bereich eine frühzeitige Verknorpelung der Kapsel zu hemmen scheint (Fensterbildung, s. unten).

Dass andererseits die Ausbildung des seitlichen Knorpelseptums beim xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinth in *Triton* unvollständiger ist als bei *Bombinator* im Normfall, kann auf einer gewissen arteigenen Gestaltungstendenz des *Triton*-Mesenchyms beruhen, kann aber ebenso gut durch irgendeine zufällige Entwicklungsstörung verursacht sein. Da weitere Fälle nicht vorliegen, lässt sich nichts entscheiden. Immerhin zeigt die oben beschriebene Knorpelzapfenbildung, dass vom häutigen Labyrinth offenbar nicht nur ein allgemein aktivierender Reiz auf das umliegende knorpelbildende Mesenchym ausgeübt wird, in dessen Folge sich dieses dann selbständig organisiert, sondern dass auch bestimmte formative Reize vom Labyrinth ausgehen, welche die Gestaltung der Ohrkapsel beeinflussen.

Für diese direkte Abhängigkeit spricht auch das Verhalten der Ohrkapsel während der Metamorphose. <sup>1)</sup>

Auch die *Fenestra vestibuli* scheint in direkter Abhängigkeit von einem bestimmten Teil des Labyrinths angelegt zu werden. Aus Abb. 23 ist ersichtlich, dass sie sich auch beim xenoplastischen Labyrinth genau über der seitlich-ventralen Sacculuswand gebildet hat.

Ausserdem gibt es Fälle (z.B. 8A, S. 494), wo bei Fehlen oder starker Unterentwicklung der hinteren, seitlich-ventralen Sacculuswand auch keine *Fenestra vestibuli* angelegt wird, indem dann der Knorpel den ganzen hinteren und seitlichen ventralen Bereich des Labyrinths gleichmässig bedeckt. Hiernach besteht zwischen lateraler Sacculuswand und *Fenestra vestibuli* eine enge Beziehung. Ihr kommt deshalb weitere Bedeutung zu, weil sich in der Fensteröffnung später das *Operkulum*, ein wichtiger Teil des schalleitenden Apparates, ausbildet. Die Entwicklung scheint somit in einer Kette kausaler Verknüpfungen von der Entstehung des Sacculus zur Lokalisierung der *Fenestra vestibuli* bis zur Bildung des Operkulum vor sich zu gehen.

<sup>1)</sup> Dass bestimmte Korrelationen zwischen dem häutigen Labyrinth und der Ohrkapsel bestehen, zeigen auch die Entwicklungsstörungen, welche nach der Degeneration des xenoplastischen häutigen Labyrinths die Ohrkapsel treffen. In einer ersten Veröffentlichung (ANDRES 1945, S. 406) wurde kurz auf diese Verhältnisse hingewiesen. In einer späteren Arbeit werden wir ausführlicher darauf eingehen.

Fall 8: *Molchlarve mit chimärisch einheitlichem Labyrinth. Wirt 8A, Spender 8Bo* (Prot. Nr. XXX A<sub>4</sub>).

#### A. Übersicht

1. Der frühen *Triton*-Neurula wurde ein Teil der linken praesumptiven Kopfnervalleiste und ein schmaler, lateral anschliessender Ektodermstreifen durch *Bombinator*-Ektoderm ersetzt.
2. Wider Erwarten bildete das Implantat keine ektomesodermalen Differenzierungen.
3. Trotz einseitiger Exstirpation von praesumptiver Nervalleiste ist das Viszeralskelett bei 8A symmetrisch und normal entwickelt. Vermutlich wurde das fehlende Material der einen Seite von der intakten Nervalleiste der Gegenseite aus ersetzt.
4. Der Wirtskeim induzierte das fremde Ektoderm:
  - a. zu Epidermis, diese befindet sich in Degeneration.
  - b. ortsrichtig zur ventromedialen Hälfte eines chimärischen Labyrinths und zugehörigem Ganglion acusticum (Abb. 35, 3b). Von mehr als 200 untersuchten Fällen ist Fall 8 der einzige, in dem ein chimärisch aus *Bombinator*- und *Triton*-Anteil zusammengesetztes, in der Form einheitliches Labyrinth entstand.
5. Das *chimärische Labyrinth* ist im Volumen um mehr als die Hälfte zu klein. Die Verkleinerung betrifft zwar alle Teile, aber nicht alle gleichmässig. Im Einzelnen weicht das Labyrinth auch in Form und Differenzierung mehr oder weniger stark vom Normaltypus ab:
  - a. Der *Utriculus* wird dorsal von *Triton*, ventral (Macula utriculi) von *Bombinator* gebildet.
  - b. Am normalsten ist der vordere Bogengang (vorwiegend *Triton*), stark defekt sind der äussere und der hintere Bogengang (je halb *Triton*, halb *Bombinator*).
  - c. Der *Sacculus* (rein *Bombinator*) ist stark unterentwickelt und vom Utriculus nur hinten schwach abgesetzt. Anlagen von Lagena und Papillen, sowie die dünne, seitlich-ventrale Wand fehlen. Die Macula sacculi ist verhältnismässig gut entwickelt, hängt aber mit der M. utriculi breit zusammen (im Leben nur 1 Otolith ausgebildet).
  - d. Der *Ductus endolymphaticus* (rein *Bombinator*) ist zu klein.
6. Mit dem medioventralen Bereich des Labyrinths stammt auch das

*Ganglion acusticum* (nur die Ganglienzellen) als einziges Kopfganglion vom Implantat. Es ist unterentwickelt, innerviert aber die Maculae sacculi und utriculi, wahrscheinlich auch die Crista anterior (rein *Triton*) und die Crista externa (vorwiegend *Triton*), und sendet Wurzelfasern ins Nachhirn des Wirts.

7. Die *Ohrkapsel* besteht aus *Triton*-Gewebe. Der Differenzierungsgrad ist gleich wie beim normalen Labyrinth. In der Form ist die Kapsel den Dimensionen des Induktors angepasst. Im hinteren, seitlichventralen Bereich ist die Kapsel durchgehend verknorpelt und deckt hier das Labyrinth vollständig. Eine *Fenestra vestibuli* fehlt. Dies scheint mit dem Fehlen der dünnen äusseren Partie des Sacculus zusammen zu hängen. Die gleiche Erscheinung zeigen 12 weitere Fälle, darunter besonders deutlich der anhangsweise wiedergegebene Fall 8a (Abb. 37).

### B. Operation und Lebendbeobachtung

20.6.45. 22.40–23.20: 8Bo vitalgefärbt, späte Gastrula mit ziemlich kleinem Dotterpfropf. Spender von nichtunterlagertem praesumptivem Bauchektoderm.

8A ungefärbt, junge Neurula mit offener breiter Platte, Stadium 13–14. Links aus praesumptivem Kopfwulst- und Kopfseitenbereich ein ziemlich langes und schmales Ektodermstück entnommen, dem vorn und hinten ganz wenig Mesoderm anhaftete. An dessen Stelle wurde das passend zurechtgeschnittene *Bombinator*-Ektoderm eingesetzt.

22.6.45. 15.00. 8A photographiert (Abb. 34). Der Keim hat sich zum Stadium mit Augenblasen und Schlundtaschen entwickelt (Stadium 20–21). Das kleine *Bombinator*-Implantat liegt nahe der dorsalen Mediane und reicht von dorsal her wahrscheinlich in den Bereich der linken Ohranlage hinein. Es ist stark bucklig vorgewölbt.

5.7.45. 8A hat sich gut entwickelt und Stadium 43–44 erreicht. Die

Kopfmediane ist gerade, Hirnabschnitte, Augen und Kiemen sind normal. Links über Mittel- und Nachhirn befindet sich noch ein kleiner Rest degenerierender *Bombinator*-Epidermis. Das linke Labyrinth ist etwas kleiner als das rechte und weist im Gegensatz zu diesem nur einen Otolithen auf. 17.20. 8A in Bouin fixiert.

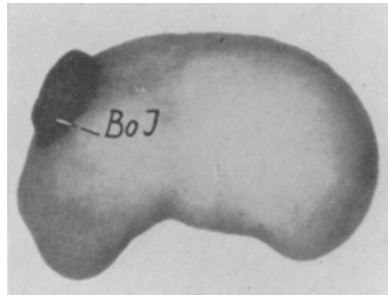


Abb. 34. 8A. 40 Stunden nach der Operation. Das kleine Bo-Implantat liegt stark dorsal und bildet einen hohen Buckel. Vergr. 22×.

## C. Schnittuntersuchung. Einzelbeschreibung

1. *Epidermis*

Die fremde Epidermis ist besonders am Rande des Implantats stark degeneriert; nur ein mittlerer schmaler Epidermisstreifen ist noch verhältnismässig gut erhalten. Im übrigen unterscheidet sich das Degenerationsbild kaum von dem bei 6A auf S. 454 beschriebenen.

2. *Neuralleiste*

Obschon dem *Triton*-Keim bei der Operation ein Teil der linken praesumptiven Kopfneuralleiste entfernt und durch *Bombinator*-Ektoderm ersetzt wurde, hat das Implantat kein Neuralleistenmaterial gebildet. Möglicherweise hatte das *Bombinator*-Ektoderm im Zeitpunkt der Transplantation schon eine stärkere Kompetenzeinschränkung erfahren, welche zwar noch die Bildung einer Ohrblase gestattete, diejenige von Neuralleiste dagegen nicht mehr zuließ (vgl. Kap. C 1, S. 397f).

Das gesamte Viszeralskelett, Mesenchym, Pigment und alle SCHWANNschen Zellen stammen vom Wirt. Trotz der einseitigen Entnahme von Neuralleiste ist das Viszeralskelett gleichmässig symmetrisch entwickelt. Wie bei den einseitig exstirpierten *Amblystoma*-Larven von HOERSTADIUS (1945, S. 80) wurde vermutlich auch hier das fehlende Material der einen Seite vollständig durch die intakte Neuralleiste der Gegenseite ersetzt.

3. *Seitenorgane und Ganglien*

Die Seitenorgane bestehen auch auf der Implantatseite alle aus Wirtsmaterial und sind normal entwickelt.

Dasselbe gilt für die *Kopfganglien* mit Ausnahme des Acusticus-Ganglions. Abb. 35 zeigt ausser den Labyrinthen beiderseits auch noch den Abgang des Truncus hyomandibularis VII. Distal spaltet dieser in die früher (S. 416ff und 456) beschriebenen Nervenäste auf.

Das *Ganglion acusticum* (Abb. 35 und 36a) ist auf der operierten Seite zu schwach entwickelt. Seine Ganglienzellen stammen ausschliesslich vom Implantat, die Satellit- und Scheidenzellen dagegen vom Wirt (vgl. oben). Der vordere, kleinere Teil, das G. acusticum anterior, hängt in normaler Weise mit dem Stamm des Facialis zusammen. Es versorgt die Macula utriculi und — wahrscheinlich — auch die vordere

Crista. Das G. acust. posterior ist etwas grösser. Es innerviert die Macula sacculi und vielleicht auch (anormalerweise) die seitliche Crista. Eine Nervenverbindung mit der Crista posterior ist nicht feststellbar. Gut zu erkennen ist dagegen die Wurzelverbindung des xenoplastischen Ganglions mit dem *Triton*-Nachhirn.

Eine normale Innervierung der Cristae — sie ist wenigstens bei der Crista anterior wahrscheinlich — wäre deshalb interessant, weil es sich dann um heterogene Nervenverbindungen besonderer Art handeln würde, indem zwischen Sinnesorgan und Zentralnervensystem der einen Art (*Triton*) Neurone der anderen Art (*Bombinator*) eingeschaltet wären (vgl. auch 3A, S. 421).

#### 4. *Labyrinth*

##### a) *Normales Triton-Labyrinth* (Rekonstruktion, Abb. 35).

Dem Stadium nach steht das normale rechte Labyrinth von 8A zwischen denjenigen der beiden schon besprochenen Fälle 6A und 7A (Stadium t 5 und t 6 nach BIRKMANN), und zwar etwas näher bei 7A. Dies geht aus den Grössenverhältnissen (Tabelle 10, 12 und 13, S. 491), aber auch aus der Gestaltung und dem Differenzierungsgrad hervor.

##### b) *Chimärisches, aus Bombinator- und Triton-Anteil zusammengesetztes Labyrinth* (Rekonstruktion, Abb. 35).

Von den mehr als 200 Fällen, deren Schnittserien untersucht wurden, ist 8A der einzige, bei dem ein heterogen aus *Triton*- und *Bombinator*-Anteil entstandenes, *chimärisch zusammengesetztes, aber in der Form einheitliches Labyrinth* gebildet wurde. Die Vermutung HOLTFRETERS (1935b, S. 468), dass bei geeigneten experimentellen Bedingungen auch ein chimärisch aus Anuren- und Urodelenanteil zusammengesetztes Labyrinth entstehen kann, ist damit bestätigt. Zugleich ist aber auch die Schwierigkeit dargetan, solche Bedingungen zu schaffen. In allen anderen Fällen, in denen das Implantat nur einen Teil der Ohrregion bedeckte, entstanden 2 voneinander getrennte Ohrblasen, eine vom Wirt und eine vom Implantat. Diese konnten sich in ihrer Form bis zu einem gewissen Grade gegenseitig ergänzen, besonders dann, wenn sie eng aneinander gelagert waren. In diesem Falle bildete die vordere Ohrblase vorwiegend vordere und die hintere entsprechend hintere Teile. Die Blasen kommunizierten aber nicht, was so zu erklären ist, dass ihre Anlagen — wohl infolge zeitlicher Entwicklungsunterschiede — primär kein einheitliches Blastenfeld bildeten und sich daraufhin mehr

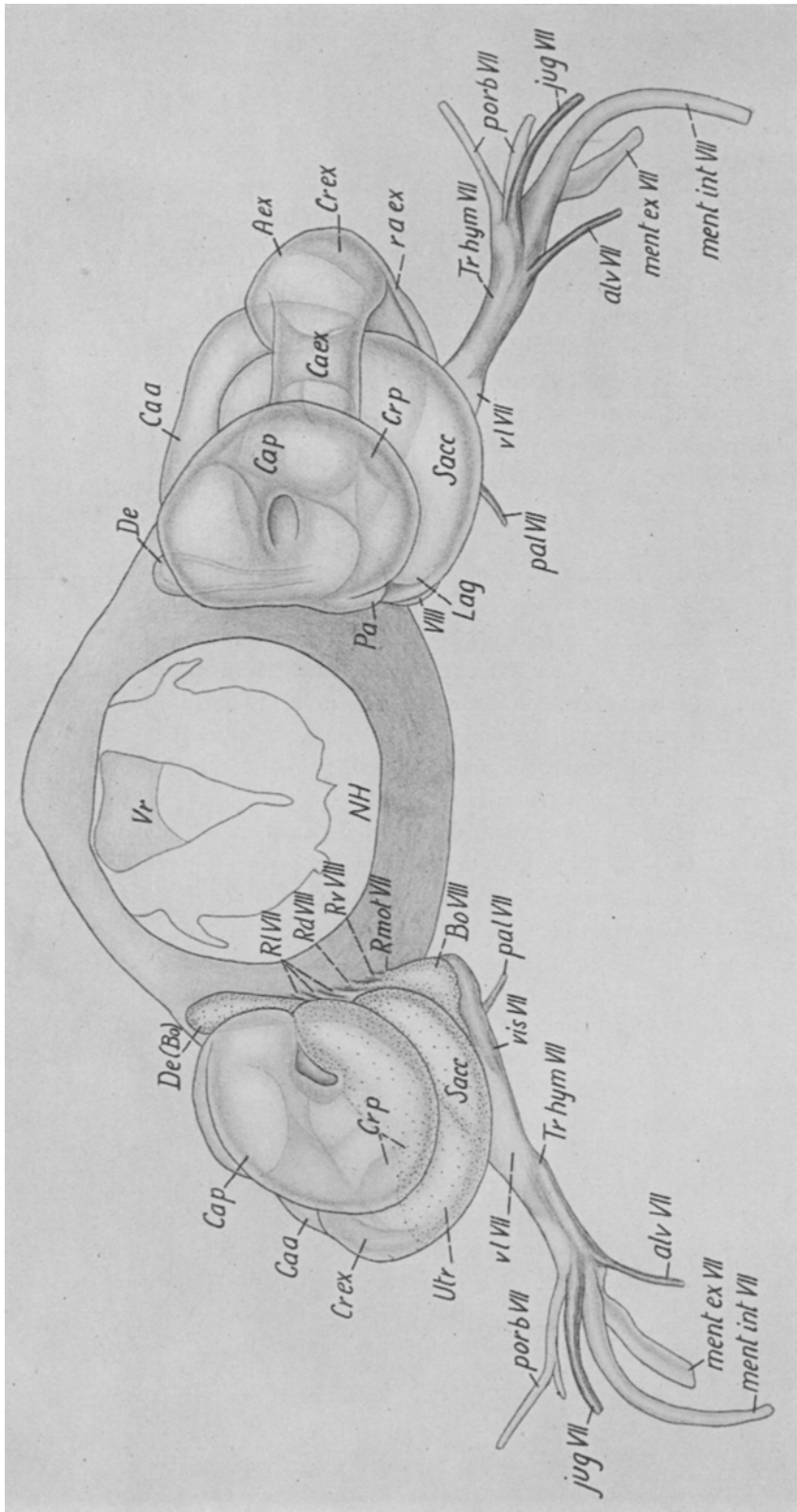


Abb. 35. 84. Rekonstruktion des Nachhirns, der Labyrinth und der Nerven VII und VIII. Ansicht von hinten. Links das kleinere, teilweise atypische chimerische Labyrinth. Bo-Anteile einschliesslich Gangl. VIII punktiert. Bo- und Tr-Epitel gehen grösstenteils glatt ineinander über. Bezeichnungen s. S. 527. Vergr. 100 x.



oder weniger unabhängig voneinander aus der Epidermis abschnürten.

Wie aus Tabelle 13 und Abb. 35 ersichtlich ist, hat das chimärische Labyrinth im Volumen kaum die halbe normale Grösse erreicht. Die Verkleinerung betrifft seine verschiedenen Teile in ungleichem Grad.

Überdies weichen die einzelnen Teile auch in der Form vielfach vom Normaltypus ab. Nach KAAAN (1928, S. 40) und RICHARDSON (1932) scheint die Entwicklung eines normalen Labyrinths ziemlich stark an eine bestimmte optimale Grösse gebunden zu sein. In unserem Falle wurde wahrscheinlich infolge irgendeiner operationsbedingten Störung bereits das primäre Ohrbläschen zu klein angelegt (Vergl. S. 465.) worauf dann der anfängliche Materialmangel auch später nicht oder nur ungenügend ausgeglichen werden konnte.

TABELLE 13

	Labyrinth von 8A	
	<i>Triton</i> , normal rechts	<i>Triton-Bombinator</i> , chimärisch; links
Länge . . . . .	660 $\mu$	432 $\mu$
Breite . . . . .	470 $\mu$	370 $\mu$
Höhe . . . . .	450 $\mu$	400 $\mu$
Grössenverhältnis . . .	1	0,45
Grössenzunahme . . . .	29,1	13,3
Mitosen . . . . .	7	<i>Triton</i> -Hälfte, dorsal 0 <i>Bombinator</i> -Hälfte, ventral 14

Entsprechend der Lage des Implantats stammt der mediale und ventrale Bereich des Labyrinths vollständig von diesem, während der dorsale, und mehr oder weniger auch die seitlichen, vorderen und hinteren Teile vom Wirt gebildet wurden <sup>1)</sup>.

#### *Bogengänge:*

Der *vordere Bogengang* hat sich in Form und Grösse verhältnismässig am besten entwickelt. Sein Septum ist durchgebrochen, bleibt aber in seinem Umfang etwas hinter dem normalen zurück. Der Hauptteil

<sup>1)</sup> Zur Frage nach dem praesumptiven Anlagenmuster des Labyrinths vgl. KAAAN 1926, HARRISON 1936, YNTEMA 1937.

des Bogenganges mit dem Septum, dem vorderen und lateralen Bereich der Ampulle einschliesslich der Crista besteht aus *Triton*-Epithel; nur der mediale und ventrale Abschnitt der Ampulle gehört zum Implantat.

Sehr stark defekt ist der ä u s s e r e B o g e n g a n g. (Abb. 35, Ca ex). Er stellt lediglich eine schwache seitliche Ausbuchtung der Ohrblase dar. Septen fehlen bis auf eine sehr kleine dorsale Epitheleinstülpung. Dagegen hat sich auch hier eine — allerdings unterentwickelte — Crista gebildet; ihr ventraler Rand liegt direkt an der Implantatgrenze.

Auch der h i n t e r e B o g e n g a n g (Ca p) ist stark defekt. Er wölbt sich breit nach hinten vor. Von der Medialseite her ist ein kräftiger Epithelzapfen ins Labyrinthinnere vorgestossen. Dort endet er aber frei, da ein zweiter, lateraler Zapfen vollständig fehlt. Die Implantatgrenze zieht mitten durch die Ampulle. Dementsprechend besteht auch die Crista aus einer dorsalen Hälfte mit grossen *Triton*-Zellen und einer ventralen aus kleinzelligem *Bombinator*-Material (Abb. 36b). Beide Teile bilden zusammen ein normal und einheitlich geformtes Sinnespolster. Aus dieser Tatsache geht hervor, dass beim Labyrinth in seltenen Fällen ein ebenso hoher Grad von Zusammenarbeit von Anuren- und Urodelenngewebe möglich ist, wie er zuerst bei anderen Organen, z.B. dem Zentralnervensystem (HOLTFRETER 1935a, b; BALTZER 1942; ROTH 1945), beobachtet wurde.

#### *Utriculus:*

Vom Utriculus wurde nur der ventrale Teil mit der Macula utriculi ganz vom Implantat gebildet. Diese ist ziemlich klein und ihr Epithel verhältnismässig flach. Sie wird von dem kleinen Gangl. acust. anterior innerviert (vgl. S. 488).

#### *Sacculus:*

Der Sacculus besteht ganz aus *Bombinator*-Epithel; er ist ausserordentlich klein und nur kaudal schwach gegen den Utriculus abgesetzt. Lateral fehlt die sonst so charakteristische dünne Wand vollständig, und mediokaudal fehlen die Anlagen von Lagena und Papillen. Dagegen ist die Macula sacculi (Abb. 36a, M. sacc.) verhältnismässig gross, auch deutlich verdickt und differenziert. Sie wird vom Gangl. acust. posterior durch ein ansehnliches Nervenbündel versorgt und hängt breit,

ohne Einfaltung mit der Macula utriculi zusammen. Dementsprechend war beim lebenden Tier im linken Labyrinth nur ein einziger Otolith vorhanden. In den Sacculus mündet der Ductus endolymphticus.

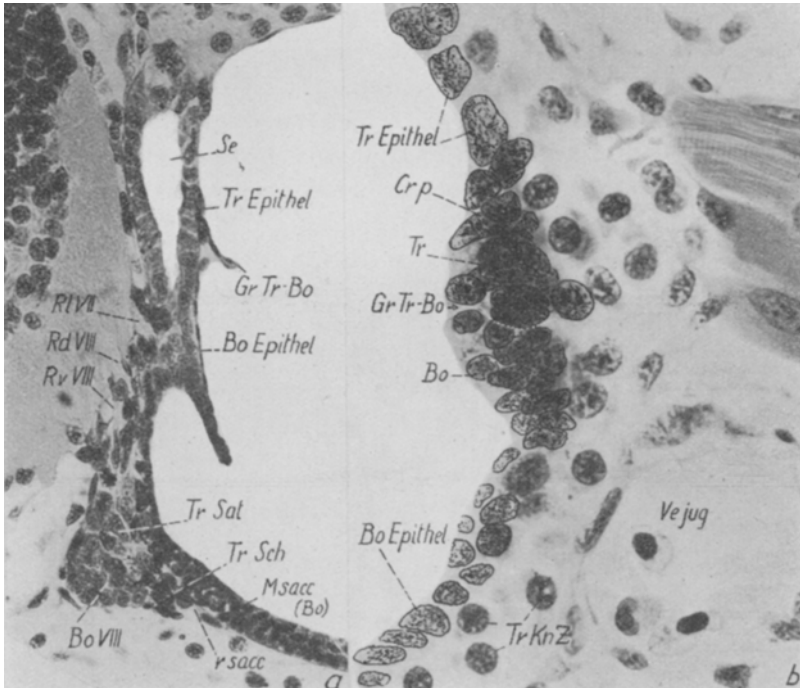


Abb. 36. *a*. 8A. Schnitt durch mittlere Labyrinthregion. Getroffen sind der Ductus endolymphticus (*Bo*), die Mac. sacculi (*Bo*) und das Gangl. acust. post. (Ganglienzellen *Bo*, Satellit- u. Scheidenzellen *Tr*) mit Ramulus sacculi und Wurzelverbindung zum Nachhirn (*Tr*). Labyrinthepithel nur dorsal *Tr*. Vergr. 215 $\times$ . *b*. 8A. Schnitt durch die chimärische hintere Ampulle und Crista. Oben grosskerniges *Tr*- unten kleinkerniges *Bo*-Epithel. Die Crista setzt sich harmonisch aus *Bo*- und *Tr*-Anteil zusammen (Kerne retouchiert). Vergr. 415 $\times$ .

Auch er entstammt dem Implantat, erreicht aber die für *Bombinator* charakteristische Grösse nicht. Zu klein ist namentlich der Saccus endolymphticus.

#### Ohrpaxsel:

Die Ohrkapsel besteht ganz aus Wirtsknorpel und ist gleichweit dif-

ferenziert wie beim reinen Wirtslabyrinth. In ihrer Form ist sie wie immer den besondern Dimensionen ihres Induktors — dem häutigen Labyrinth — angepasst.

*Fenestra vestibuli:*

Im vorliegenden Fall ist keine Fenestra vestibuli gebildet worden. Vielmehr bedeckt eine gleichmässig dicke Knorpelschicht den ganzen hinteren Labyrinthbereich. Dies hängt wohl mit der abnormen Ausbildung des Sacculus zusammen. Es fehlt ihm der dünne äussere Wandbereich, über dem die Vestibularöffnung normalerweise entsteht. Waren

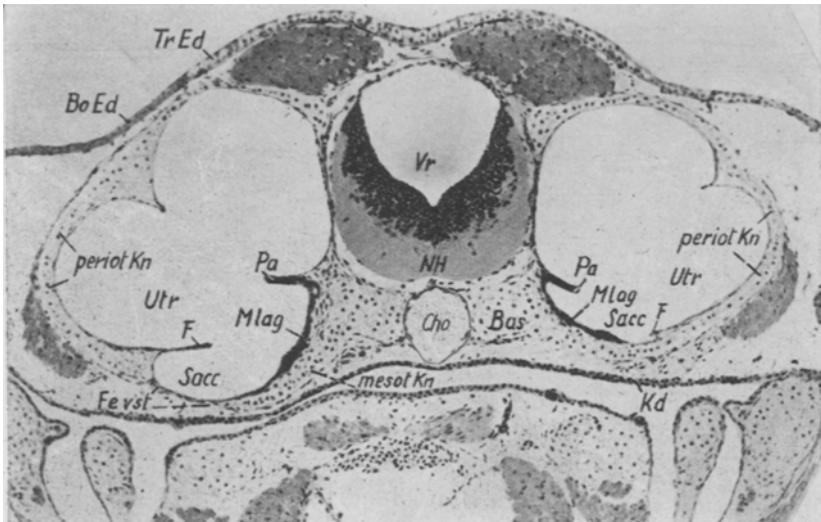


Abb. 37. XXXI A<sub>2</sub>. Querschnitt durch den hinteren Bereich der beiden xenoplastischen Bo-Labyrinthe. Links im Bild das grössere rechte Lab. mit gut entwickeltem Sacculus und typischer Fenestra vestibuli, rechts das linke Lab. mit sehr kleinem Sacculus und durchgehend verknorpelter Kapsel, ohne Fenestra. F = äussere Falte des Foramen utr.-sacculare. Vergr. 50 ×.

in Beispiel 7 (S. 485) beide Bildungen angelegt worden, so fehlen sie hier beide.

Die gleiche Beziehung finden wir bei 4 *Triton*-Larven mit partiell ektomiertem Labyrinth und 8 weiteren *Bombinator*-Labyrinth in *Triton*: immer verknorpeln auch die hinteren, seitlich-ventralen Par-

tien der Ohrkapsel ohne Fensterbildung, wenn die äussere Sacculuswand fehlt oder stark reduziert ist.

A n h a n g: Fall 8a: Besonders deutlich zeigt dies die *Triton*-Larve XXXI A2, welche mit 2 intakten *Bombinator*-Labyrinthen 19 Tage nach der Operation im Stadium 46–47 fixiert wurde. Sie sind beide sehr gross (Tabelle 14), etwas aufgebläht und teilweise atypisch geformt, aber gut ausdifferenziert. Das Fenster ist jedoch, wie aus Abb. 37 und Tabelle 14 hervorgeht, nur rechts vorhanden, wo auch eine typische äussere Sacculuswand ausgebildet ist.

TABELLE 14

	Xenoplastische <i>Bo</i> -Labyrinth in <i>Triton</i> XXXI A <sub>2</sub>	
	rechts	links
Länge . . . . .	956 $\mu$	816 $\mu$
Breite . . . . .	740 $\mu$	630 $\mu$
Höhe . . . . .	840 $\mu$	640 $\mu$
Sacculus . . . . .	ziemlich gross	zu klein
hintere, äussere Sacculus-Wand . . . . .	vorhanden	sehr stark reduziert
Fenestra vestibuli . . . . .	vorhanden, mit faserigem Operkularge-webe	fehlt vollständig Kapsel hinten durchgehend verkorpelt

Es liegt nahe, hier eine lokale induzierende Wirkung des häutigen Labyrinths anzunehmen. Darnach wäre gerade die äussere Wand des Sacculus die Vorbedingung für die Fensterbildung, indem sie einerseits das frühzeitige Verkorpeln des ihr benachbarten Mesenchyms verhindern, andererseits in diesem die Tendenz aktivieren würde, später das Operkulum zu bilden.

Allerdings lassen unsere Befunde offen, ob die Anlage des Operkulum schon durch die Bildung der Fenestra vestibuli bestimmt wird, oder ob die beiden Gebilde unabhängig voneinander induziert werden. Unberücksichtigt bleiben auch die Einflüsse, die von den umliegenden Organen ausgehen können. Bei Molchlarven, die nach dem Zerfall des xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinths weiter bis zur Metamorphose aufgezogen wurden (ANDRES 1945 u. 1946), kann sich aus der überlebenden Ohrkapsel am typischen Ort ein Knorpelstück entwickeln, das

zuweilen deutlich den Charakter eines Operkulum hat. Dieser Befund spricht für eine frühe Induktion des Operkulum.

Um die Analyse in der angegebenen Richtung weiterführen zu können, schienen mir homoplastische und xenoplastische Experimente geeignet, bei denen die Labyrinthanlage entweder sorgfältig gedreht oder partiell exstirpiert wird.

## 2. Triton-Implantate in Bombinator.

Wir haben bis jetzt die Entwicklung des xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinths in *Triton* anhand von 8 Beispielen über eine Reihe charakteristischer Stadien verfolgt. In allen diesen Fällen wurde zwischen der *Triton*-Neurula und der *Bombinator*-Gastrula transplantiert. Die reziproke Kombination, xenoplastisches *Triton*-Labyrinth in *Bombinator*, wurde dabei nicht erhalten (vgl. S. 393ff). Dagegen erhalten wir sie, wenn wir orthotope Bereiche zwischen gleich alten Keimen austauschen. Beim nun folgenden 9. Beispiel wurden diese Bereiche zwischen *Bombinator*- und *Triton*-Neurula (Experiment I) ausgetauscht, beim 10. und letzten hier zu besprechenden zwischen frühen Schwanzknospenstadien (Experiment II). In beiden Fällen wird uns vor allem das xenoplastische *Triton*-Labyrinth in *Bombinator* interessieren. Die zugehörigen operierten Molchlarven sind als Vergleichstiere wertvoll.

Die Schwierigkeiten und Mängel der beiden Operationsarten wurden bereits auf S. 394ff auseinandergesetzt. Hier ist nur noch zu betonen, dass die zahlreichen Fehlleistungen, die bei der Molchlarve 9A auftraten, zwar typisch für den xenoplastischen Austausch zwischen Neurulen sind, sich aber nicht prinzipiell von denen der schlechten Fälle des Experiments III unterscheiden.

Fall 9: *Bombinator* mit *Triton*-Implantat rechts. Jüngerer Larvenstadium. Wirt 9Bo, Spender 9A. (Prot. Nr. XXVII Bo<sub>1</sub> und A<sub>1</sub>).

### A. Übersicht

1. Zwischen einer frühesten *Triton*-Neurula (Stad. 13) und einer wenig älteren Neurula von *Bombinator* (mit eben abgezeichneter Neuralleiste) wurden möglichst entsprechende Keimbereiche ausgetauscht, die einen Teil der Kopfneuralleiste, das seitlich angrenzende Ektoderm und etwas anhaftendes Mesoderm umfassten. Es wurden beide Keime aufgezo-

2. Das xenoplastische *Triton-Labyrinth* entwickelte sich in *Bombinator* in hohem Grade normal und spendergemäss. Auch das xenoplastische *Bombinator-Labyrinth* in *Triton* entwickelte sich spendergemäss, ist aber weniger normal. Kommen Abweichungen von der Norm vor, so stellen sie reine Missbildungen dar.
3. Die weiteren Differenzierungen der beiden Xenoplantate in ihren artfremden Wirten sind in Tab. 15 zusammengestellt.

TABELLE 15

Differenzierung	<i>Bombinator</i> in <i>Triton</i>	<i>Triton</i> in <i>Bombinator</i>
<i>Gehirn:</i>	kleines Gehirnfragment, dem Mittelhirn angelagert	—
<i>Neuralleiste:</i>		
Mesenchym	sehr viel	—
Knorpel	sehr viel	—
Pigment	viel	wenig
SCHWANNSCHE Scheidenzellen	wenig	wenig
<i>Epidermis:</i>	vorwiegend normal, stark ausgebreitet, z.T. atypisch höckrig	nicht normal differenziert, stark zusammengeschoben.
<i>Plakoden:</i>		
Nase	chimärisch; Form atypisch. Kein einheitliches Organ.	chimärisch; Form weitgehend normal. <i>Einheitliches Organ.</i>
Linse	—	2 getrennte Linsen, vordere vom Implantat, hintere vom Wirt. Kein einheitliches chimärisches Organ.
Sinnesknospen der Seitenorgane	<i>Bombinator</i> -Sinnesknospen in Supraorbitallinie und postorbitaler Gruppe; unregelmässig angeordnet.	<i>Triton</i> -Sinnesknospen in Supraorbitallinie z.T. typisch entwickelt aber unregelmässig angeordnet.
Kopfganglien	in verschiedenem Grade chimärisch. Form atypisch. Ganglien zwischen Auge und Ohr eingeengt.	in verschiedenem Grade chimärisch. Form meist sehr atypisch. Einzelne Ganglienhaufen stark auseinandergerissen.

Differenzierung	<i>Bombinator</i> in <i>Triton</i>	<i>Triton</i> in <i>Bombinator</i>
Ohrblasen.	vorn grosse defekte <i>Bombinator</i> -Ohrblase mit stark unterentwickeltem Ganglion, hinten kleine noch defektere <i>Triton</i> -Blase mit zugehörigem Ganglion; weiter aussen ein sehr kleines überzähliges <i>Bombinator</i> -Bläschen, ohne Ganglion. Kein einheitliches chimärisches Organ.	vorn normalgrosse <i>Triton</i> -Ohrblase, mit geringen Defekten. Hinten kleines atypisches <i>Bombinator</i> -Bläschen. Kein einheitliches chimärisches Organ.

### B. Operation und Lebendbeobachtung (vgl. hierzu Abb. 1 S. 395)

2.6.44. 15.10. *9Bo* vitalgefärbt, junge Neurula mit eben sich abzeichnenden Neuralwülsten. Aus der rechten Kopfneuralleiste und dem seitlich angrenzenden Ektoderm wurde ein grösseres Stück, dem vorne ziemlich viel Mesoderm anhaftete, herausoperiert und an dessen Stelle ein gleiches *Triton*-Stück von *9A* mit etwas anhaftendem Mesoderm richtig orientiert eingesetzt. *9A* ungefärbt, etwas jüngere Neurula mit schwach angedeuteter Medullarplatte (Stadium 13). Sie erhielt das *9Bo* entnommene Stück.

10.6.44. 9.00. *9A* hat das Stadium 34–35 mit kurzen Vorderbeinknospen erreicht. Die ganze rechte Kopfseite ist durch grünlich gefärbtes *Bombinator*-Mesenchym stark aufgetrieben. *Bombinator*-Pigment befindet sich besonders im ventraleren Bereich von der Riechgrube bis zu den Kiemen, nach ventral ist es bis in den rechten Kiemendeckel gewandert. Dieser ist durch *Bombinator*-Mesenchym ebenfalls verdickt und aufgetrieben. Die rechten Kiemen sind nur wenig kürzer als die linken und wie diese verzweigt und durchblutet. Der rechte Hauffaden ist kürzer und schwächer als der linke. Die fremde Epidermis ist am Vorderrand des Implantats leicht, über der dorsalen Mediane des Kopfes wie ein Teil der Wirtsepidermis stark höckerig.

*9Bo* mit abgehobener Epidermis. Darm spiralig, enthält nach Dotter. Die linke Kiemenhöhle ist geschlossen, die rechte erst im Begriffe es zu tun. Aus dem offenen ventralen Teil ragen noch die Spitzen durchpulster Kiemenäste heraus.

Etwas *Triton*-Pigment befindet sich in der oberen Kopfregion. Ein Rest abgehobener *Triton*-Epidermis erstreckt sich als schmaler Streifen von der rechten Riechgrube über das Auge bis in die Kiemenregion. Die rechte Riechgrube ist gegen das Auge zu verschoben. 9.30 beide Keime in Zenker fixiert.

### C. Schnittuntersuchung. Einzelbeschreibung.

#### 1. *Triton*-Larve *9A*:

Die Verhältnisse bei *Triton* sollen nur soweit behandelt werden, als



sie für den Vergleich mit *Bombinator* notwendig und von Interesse sind.

Da das *Bombinator*-Implantat hier nicht wie bei den bisher besprochenen Fällen dem nichtunterlagerten Ektoderm der späteren Gastrula, sondern dem praesumptiven Kopfbereich der jungen Neurula entstammt, ist es schon im Normalkeim eine Zeit lang induktiven Einflüssen seiner Unterlagerung (Kopfdarm und angrenzendes Mesoderm) ausgesetzt. Die *Eigentendenzen* der hier verpflanzten Keimbereiche sind wahrscheinlich noch gering, doch wird man (vgl. Kap. III C 2, S. 400), nicht sicher sagen können, wie weit nun die Leistungen des Implantats auf diese Eigentendenzen zurückgehen oder erst durch den Wirtskeim induziert worden sind. Dasselbe gilt natürlich auch für das reziproke Experiment.

Das *Bombinator*-Implantat differenzierte sich im *Triton*-Wirt wie folgt:

a. *Gehirnteil*: Der rechten Mittelhirnhälfte ist vorn ein kleines *Bombinator*-Gehirnfragment angelagert. Seine Ganglienzellen und Fasermasse haben sich teilweise mit dem entsprechenden Wirtsgewebe vereinigt.

b. *Gewebe der Neuralleiste* (Ektomesoderm, vgl. Abb. 38a): auf der operierten Seite hat sich sehr viel *Bombinator*-Mesenchym entwickelt (auch der rechte Haftfaden wird von ihm erfüllt); vom Implantat stammen ferner mehrere Teile des Viszeralskeletts. Sie sind wie beim Spenderkeim (9Bo) bereits in Verknorpelung begriffen, während es in den entsprechenden Wirtsbereichen von 9A erst zu Gewebeverdichtungen gekommen ist. Endlich sind aus der *Bombinator*-Neuralleiste viele Pigment- und einige SCHWANNsche Scheidenzellen (am R. mandibularis V.) entstanden.

c. *Entomesoderm*: Wenig atypische degenerierende *Bombinator*-Muskulatur im 2. Viszeralbogen.

d. *Epidermis* (Abb. 38a). Grösstenteils normal, zweischichtig. Stellenweise stark höckerig und in Fetzen sich ablösend.

e. *Plakoden*: Die dorsale Hälfte der rechten *Riechplakode* besteht aus *Bombinator*-, die ventrale aus *Triton*-Material; die beiden Hälften sind unvollkommen verschmolzen und bilden keinen gemeinsamen Nasengang. Das Riechorgan ist als Ganzes atypisch.

*Seitenorganplakoden*: vgl. Tab. 15.

*Kopfganglien*: Die *Trigeminus*-Ganglien ( $V_1, V_2$ ) sind chimärisch, bestehen aber vorwiegend aus *Bombinator*-Ganglienzellen. In der Form

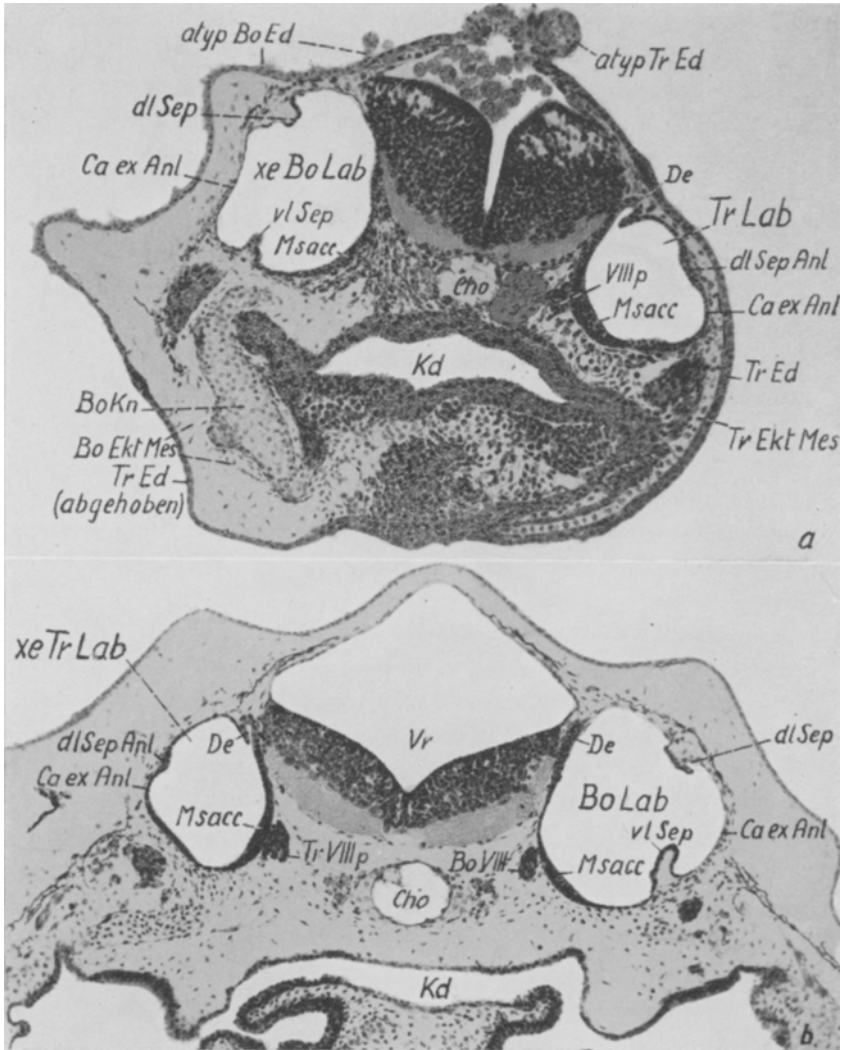


Abb. 38. Querschnitte durch Labyrinthregion. *a*. 9A. Rechts im Bild das normale *Tr*-Labyrinth mit Duct. endol., Mac. sacculi, Anlage des Can. externus und Gangl. acust. post., links das grössere xenoplastische *Bo*-Labyrinth mit Mac. sacc. und Anlage des Can. ext. (geschrumpft), darunter ein angeschnittener *Bo*-Knorpel (Hyale?). Epidermis (dorsal *Bo*, ventral *Tr*) durch darunterliegendes *Bo*-Mesenchym abgehoben (durch Schrumpfung b. Fixieren faltig). Im Ventrikel des Nachhirns freie undifferenzierte Zellen, darüberliegende *Tr*-Epidermis atypisch verdickt. *b*. 9B. Rechts das normale *Bo*-Labyrinth mit Mac. sacc. und Anlage des Can. ext., Duct. endol. und Gangl. acust. post. nur angeschnitten. Links das kleinere xenoplastische *Tr*-Labyrinth mit Duct. endol., Mac. sacc., Anlage des Can. ext. und Gangl. acusticum. Das normale *Tr*-Labyrinth in *a*) und das xenoplastische in *b*) sind einander sehr ähnlich. Vergr. 70 $\times$ .

atypisch, hängen sie hinten mit dem noch stärker anormalen und unterentwickelten *Facialis-Acusticus-Komplex* zusammen. Bei diesem besteht sowohl die laterale, besonders defekte, als auch die etwas besser entwickelte viszerale Komponente hauptsächlich aus *Bombinator*-Material. Auch das *Ganglion acusticum* ist unterentwickelt. Es liegt zu weit vorn unter der *Bombinator*-Ohrblase, aus der es entstanden ist. Von den *Nervenwurzeln* sind diejenigen des Trigemini deutlich zu erkennen. Dagegen sind die Wurzeln von *Facialis* und *Acusticus* stark unterentwickelt.

Man hat den Eindruck, dass die Ganglien, die vor dem Labyrinth liegen, stark zwischen diesem und dem Auge eingengt sind.

Die *Ganglien IX-X* sind wiederum chimärisch, mit eng vermengten *Bombinator*- und *Triton*-Anteilen. Sie haben sich relativ am besten entwickelt.

f. *Labyrinth*:

*Normales Triton-Labyrinth* (Abb. 38a).

Es ist ein wenig weiter entwickelt als das Labyrinth bei Fall 4, S. 439. In seiner Ausbildung steht es zwischen Stadium  $t_2$  und  $t_3$  nach BIRKMANN; seine Masse sind in Tabelle 16 gegeben.

*Xenoplastisches Bombinator-Labyrinth* (Abb. 38a).

Die *Bombinator*-Ohrblase ist ziemlich gross (s. Tab. 16), weist aber verschiedene Defekte auf. Die ganze vordere Partie ist stark verkleinert (Crista anterior fehlt), sodass sich der kleine Ductus endolymphaticus unverhältnismässig weit vorne befindet. Nur der äussere Bogen-gang ist durch ein von dorsal und ein von ventral einspringendes Septum (dl, vl Sep) angelegt worden. Ausserdem ist eine Crista externa vorhanden. Sie hängt mit der kleinen Macula utriculi noch zusammen. Diese geht nach hinten und medial gleitend in die M. sacculi über. Ganz hinten fehlen die Anlagen der Lagena und der Papillen, sowie die Crista posterior.

Hinter dem *Bombinator*-Labyrinth hat sich eine kleinere 180  $\mu$  lange atypische *Triton*-Ohrblase entwickelt <sup>1)</sup>. Ihr ist ein kleines *Triton*-Ganglion vorgelagert, vielleicht ein zweites *Ganglion acusticum*. Late-

---

<sup>1)</sup> Sie besitzt medial eine verdickte Macula (M. sacculi?) und dorsal davon ein Zellareal, das die Differenzierung eines Ductus endolymphaticus, nicht aber dessen charakteristische Form aufweist, da es sich nicht vom übrigen Epithel abgefaltet hat.

ral von dieser *Triton*-Blase befindet sich noch ein winziges überzähliges *Bombinator*-Bläschen mit verdickter Basis, aber ohne Ganglion.

TABELLE 16

	Ohrblasen			
	<i>Triton</i> -Larve 9A		<i>Bombinator</i> -Larve 9Bo	
	<i>Triton</i> normal, links	<i>Bo</i> -Implantat, rechts	<i>Bo</i> normal, links	<i>Triton</i> -Implantat, rechts
Länge. . . . .	300 $\mu$	396 $\mu$	480 $\mu$	300 $\mu$
Breite. . . . .	280 $\mu$	340 $\mu$	360 $\mu$	250 $\mu$
Höhe . . . . .	270 $\mu$	390 $\mu$	400 $\mu$	300 $\mu$
Grössenverhältnis . . . .	1,0	2,3	3,0	1,0
Grössenzunahme . . . . .	4,7	10,9	14,4	4,7
Mitosen . . . . .	25	30	54	20

## 2. *Bombinator*-Larve 9Bo:

Obschon bei der Operation danach getrachtet wurde, möglichst homologe Bereiche zu verpflanzen, differenzierte sich das *Triton*-Implantat in *Bombinator* nicht in allem gleich wie das *Bombinator*-Implantat in *Triton*. Der Grund hierfür lässt sich nicht sicher angeben. Möglicherweise wurde das zu junge *Triton*-Implantat durch die benachbarten, schneller sich entwickelnden Wirtsbereiche (Epidermis, Neuralwulst?) aus seiner ursprünglichen dorsalen Lage nach der Seite abgedrängt, wo es sich mit seinen geringen neuralen und ektomesodermalen Tendenzen nur ungenügend durchsetzen konnte.

### *Differenzierungen des Triton-Implantats in Bombinator:*

a. Im Gegensatz zum reizproken Fall hat das Implantat kein Gehirnmaterial gebildet.

b. Gewebe der Neuralleiste sind nur sehr spärlich aufgetreten: wenige Pigmentzellen und einige SCHWANNsche Scheidenzellen, während *Tr*-Ektomesenchym und Knorpel überhaupt fehlen. Trotzdem bei der Operation Neuralleiste entfernt wurde (das *Bombinator*-Transplantat bildete in *Triton* viel Mesenchym und Knorpel), ist das *Bombinator*-Viszeralskelett normal und ohne grössere Asymmetrie (vgl. S. 488).

c. *Entomesoderm*: Im dorsalen Kiemenbereich, zwischen Ohrblase

und Vorniere, hat sich unregelmässig angeordnete *Triton*-Muskulatur entwickelt.

*d. Epidermis:* Während sich die *Bombinator*-Epidermis in *Triton* über ein grösseres Areal ausgebreitet hat, ist die *Triton*-Epidermis in *Bombinator* zu einem langen schmalen Streifen zusammengeschieben, der sich von der Riechgrube über das Auge bis in die Kiemenregion erstreckt. Diese Epidermis ist nirgends normal. Sie ist teilweise stark verdickt, oft sind die Zellen unregelmässig angeordnet und haben atypisches, degeneriertes Aussehen. Charakteristisch für die *Triton* Epidermis in *Bombinator* ist deren äusserst dichte Pigmentierung.

*e. Plakoden:* Die *rechte Nase* ist chimärisch (Abb. 39). Dorsomedial stammt ein Teil des Riechepithels vom Implantat. Dieses ist fast durchweg gut eingeordnet, obschon es, gemäss dem arteigenen gerin-

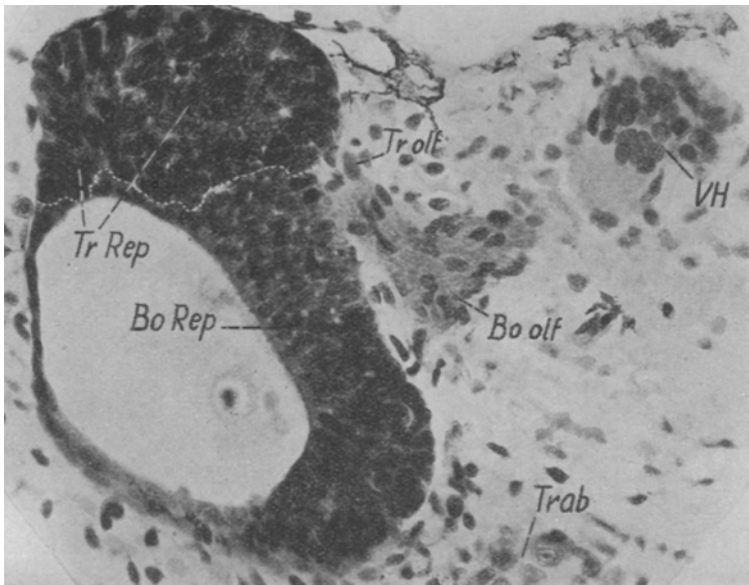


Abb. 39. *9Bo*. Chimärische Riechgrube. Oben im Bild (dorsal) grosszelliges xenoplastisches *Tr*-Epithel, Mitte und unten kleinzelliges Riechepithel des *Bo*-Wirts. (Grenze der Areale weiss markiert). Auch der *N. olfactorius* ist chimärisch: sowohl vom *Tr*- wie vom *Bo*-Epithel führen Nervenfasern zum *V* order hirn. Vergr. 240 ×.

gen Entwicklungstempo, weniger weit differenziert ist als das *Bombinator*-Epithel. Da auch der Nasengang voll ausgebildet ist, macht das ganze Riechorgan einen weitgehend normalen Eindruck. Besonderes Interesse verdient ferner die Tatsache, dass sich das *Triton*-Sinnesepithel auch an der Bildung des Nervus olfactorius beteiligt hat (Abb. 39).

Das rechte Auge weist *zwei Linsen* auf, wovon die vordere, grössere (Längsdurchmesser 120  $\mu$ ) von *Triton*, die kleinere hintere (84  $\mu$ ) von *Bombinator* stammt. Die normale linke *Bombinator*-Linse ist von vorn nach hinten gemessen 170  $\mu$  lang. Im Gegensatz zur Nase hat sich hier also kein einheitliches chimärisches Organ gebildet.

*Seitenorgane:* In der *Triton*-Epidermis gelegene, teilweise typisch entwickelte *Triton*-Sinnesknospen bilden in unregelmässiger zweireihiger Anordnung (vgl. S. 421) eine Art supraorbitale Sinneslinie.

Die *Kopfganglien* weisen auf der operierten Seite in verschiedenem Grade Anteile des Implantats auf. Es sind teilweise völlig isolierte Zellhaufen, teilweise sind sie durch Nerven miteinander verbunden. In der Form sind sie mit Ausnahme des hinteren Abschnitts des Ganglion acusticum (Abb. 38b) äusserst atypisch. Ein vor dem Labyrinth liegender Komplex (Trigeminus?) und ein dahinter befindlicher (Ganglion IX-X?) haben die Wurzelverbindung mit dem Nachhirn aufgenommen. Dagegen ist keine Acusticus-Wurzel vorhanden. Während bei *Triton* (S. 501) die Kopfganglien auf der operierten Seite zwischen Auge und Ohr stark zusammengedrängt sind, erscheinen sie hier atypisch auseinandergezerrt. Vielleicht hängt dies mit der starken Entwicklung des Kopfmesenchyms bei *Bombinator* zusammen.

#### *Labyrinth:*

*Normales Bombinator-Labyrinth* (Abb. 38b):

Die normale Ohrblase von 9Bo ist kaum weiterentwickelt als die xenoplastische von 4A (s. dort S. 440f, Abb. 17, 18).

*Xenoplastisches Triton-Labyrinth* (Abb. 38b).

Das *Triton*-Labyrinth in *Bombinator* stimmt in der Grösse vollständig (Tab. 16) und in der Entwicklung weitgehend mit dem normalen *Triton*-Labyrinth der Spenderlarve 9A überein. In der Form kommen einige kleinere Abweichungen vor. So ist die Ohrblase im Verhältnis zu Länge und Höhe zu schmal, erscheint besonders vorne zusammengedrückt, und die Anlage des seitlichen Bogenganges wölbt sich schwächer nach aussen. Während sich beim normalen *Triton*-Labyrinth die vor-

dere Crista schon vom übrigen Sinnesepithel gelöst hat, hängen hier die Anlagen der vorderen und seitlichen Crista und die Macula utriculi noch enger zusammen. Auch die M. utriculi ist seitlich zusammengedrückt. Besser sieht die M. sacculi aus (Abb. 38b). Kaudal geht sie gleichmässig in das verdickte Epithel der späteren Lagena, der Papillen und der Crista posterior über. Der Ductus endolymphaticus ist im ganzen ein wenig kleiner als normal.

Aussen zwischen dem hinteren Teil des xenoplastischen *Triton*-Labyrinth und der Epidermis hat sich zusätzlich ein kleines, 100  $\mu$  langes atypisches *Bombinator*-Ohrbläschen mit teilweise verdicktem Epithel, aber ohne Ganglion, entwickelt. *Triton*-Implantat und *Bombinator*-Wirt haben also hier im Gegensatz zur Nase kein einheitliches chimärisches Organ gebildet. Über die Ursachen hierfür lässt sich nichts sicheres aussagen.

Sehen wir von den beschriebenen kleinen Unregelmässigkeiten ab, dann können wir zusammenfassend feststellen, dass sich hier das *Triton*-Labyrinth in *Bombinator* in ebenso hohem Grade normal und spendergemäss entwickelt hat wie umgekehrt das *Bombinator*-Labyrinth in *Triton* (Fall 4A, S. 440f).

Fall 10 und 11: *Ältere Bombinatorlarve mit Triton-Labyrinth links. Ältere Tritonlarven mit Bombinator-Labyrinth. Bezeichnung der Keime: Alpestris 10A und 11A. Bombinator 10Bo.* (Prot. Nr. XXIV A<sub>4</sub>, B<sub>04</sub>, A<sub>3</sub>).

#### A. Übersicht

1. Die Austauschoperation wurde wechselseitig zwischen *Triton*- und *Bombinator*-Keimen ausgeführt, die sich im frühen Augenblasenstadium befanden. Die transplantierten Bereiche enthielten in erster Linie die Labyrinthanlage als Ohrgrübchen, dazu etwas umliegende Epidermis, mehr oder weniger Plakodenmaterial und etwas anhaftendes Mesenchym (vgl. Abb. 1, S. 395).
2. Ausser dem xenoplastischen Labyrinth und dem zugehörigen Ganglion acusticum sind wenig andere Differenzierungen aus dem Implantat entstanden. Sie sind in Tab. 17 zusammengestellt.
3. Die xenoplastischen *Bombinator*-Ohranlagen entwickelten sich in den beiden *Triton-Larven 10A und 11A* spendergemäss zu normal geformten *Bombinator-Labyrinth*.

Ihre Knorpelkapseln bestehen zur Hauptsache aus Wirtsgewebe, z.T. auch aus *Bombinator*-Knorpel. Die Fenestra vestibuli ist in beiden Fällen normal angelegt.

4. Das xenoplastische *Bombinator*-Labyrinthepithel ist in *Triton 11A* teilweise, in *10A* fast vollständig zerfallen und phagozytiert (vgl. Anm. S. 485).
5. Das xenoplastische *Triton-Labyrinth* (Abb. 40–44) hat sich in *Bombinator (10Bo)* weitgehend normal und spendergemäss entwickelt. Es entspricht in der Grösse dem *Triton-Labyrinth* von *11A*, in der Differenzierung dagegen eher dem kleineren Labyrinth der schwächer entwickelten Spenderlarve *10A*. Es hat in der schneller sich entwickelnden *Bombinator*-Larve keine Entwicklungsbeschleunigung erfahren; eher wirkte das xenoplastische Milieu hemmend. Einen Zerfall zeigt das xenoplastische *Triton-Labyrinth* aber nicht.
6. Ausser dem *Triton-Labyrinth* hat sich auf der operierten Seite lateral noch eine überzählige, wenig differenzierte *Bombinator-Ohrblase* gebildet. Beide sind von einer gemeinsamen *Knorpelkapsel* umgeben. Sie besteht zur Hauptsache aus Wirtsgewebe und weist nur ganz wenig *Triton-Knorpel* auf. Abweichend von der normalen *Bombinator-Ohrkapsel* fehlen hier die Knorpelsepten in den Fenestern des vorderen und äusseren Bogenganges. Dagegen ist die Fenestra vestibuli normal angelegt und perilymphatisches Gewebe reichlich vorhanden. (Abb. 41, 42).

Dorsal sind linke und rechte Ohrkapsel durch das knorpelige *Tectum synoticum* miteinander verbunden. Dieses entsteht im Gegensatz zur Ohrkapsel unabhängig vom häutigen Labyrinth.

## B. Operation und Lebendbeobachtung (vgl. hierzu Operationsbilder in Abb. 1, S. 395):

1.6.44. 18.10: *10Bo* ungefärbt, frühes Augenblasenstadium. Linke Ohrgrube mit anhaftendem Mesenchym exstirpiert und an ihrer Stelle die linke Ohrgrube von *10A* in richtiger Orientierung eingesetzt. *10A* ebenfalls ungefärbt, Augenblasenstadium. Linke Ohrgrube mit etwas angrenzendem Ektoderm und anhaftendem Mesenchym exstirpiert. Hierbei wurde möglicherweise das Medullarrohr leicht verletzt. In die Wunde wurde in normaler Orientierung die Ohrgrube von *10Bo* eingesetzt.

Gleich wie *10Bo* und *10A* und im gleichen Stadium wurden *11Bo* und *11A* operiert. Von diesem Operationspaar hat sich *11A* gut weiterentwickelt und wird im Folgenden auch als Vergleichskeim zu *10Bo* dienen.



TABELLE 17

Differenzierung	<i>Bo</i> in <i>Triton</i> 11A	<i>Bo</i> in <i>Triton</i> 10A	<i>Tr</i> - in <i>Bombinator</i> 10Bo
Epidermis	zerfallen?	zerfallen?	atypischer chimärischer Gewebepfropf.
Mesenchym (ektoderm und entomesodermal)	wenig, im dorsalen perilymphatischen Gewebe des Labyrinths.	verhältnismässig viel, auch im ventraleren Kopfbereich (in Degeneration).	sehr wenig, im perilymphatischen Gewebe des Labyrinths.
Knorpel (entoderm und ektomesodermal)	bildet im vorderen dorsalen Bereich des Labyrinths den äusseren Teil des Knorpelzapfens des Canalis anterior. Im Viszeralskelett kein <i>Bo</i> -Knorpel.	wenig <i>Bo</i> -Knorpel im dorsolateralen Bereich der Ohrkapsel, relativ viel im Viszeralskelett: Teil von hinterer Copula, von Hypobranchiale I und II und Keratobranchiale I.	wenig <i>Tr</i> -Knorpel im dorsolateralen Bereich der Ohrkapsel. Im Viszeralskelett kein <i>Tr</i> -Knorpel.
Satellit- und Scheidenzellen	Ramus ampullae externae mit <i>Tr</i> - und <i>Bo</i> -Scheidenzellen.	nur vom Wirt gebildet	Satellit- und Schwannsche Scheidenzellen des N. VIII grösstenteils <i>Tr</i> .
Kopfganglien (nur Ganglienzellen)	Alle Ganglien gut ausgebildet: Ophthalmicus-Ganglion ( <i>V</i> <sub>1</sub> ) <i>Tr</i> , Ganglion Gasseri ( <i>V</i> <sub>2</sub> ), <i>Tr</i> - und <i>Bo</i> . Ganglion VII: Dorsolateral ziemlich viel <i>Bo</i> , Ventrolateral und Viszeral <i>Tr</i> . Gangl. VIII <i>Bo</i> , Gangl. IX-X <i>Tr</i> .	<i>V</i> <sub>1</sub> und <i>V</i> <sub>2</sub> hängen hinten atypisch mit den Fac.-Ganglien zusammen. Herkunft: <i>V</i> <sub>1</sub> und <i>V</i> <sub>2</sub> : <i>Tr</i> , Dorsolateral VII: <i>Tr</i> und <i>Bo</i> , Ventrolateral und Viszeral VII: <i>Tr</i> ., Gangl. VIII <i>Bo</i> , IX-X mit einigen <i>Bo</i> -Ganglienzellen.	Die Ganglien V und VII sind atypisch miteinander verschmolzen, ebenso mit Ganglion VIII. Herkunft: <i>V</i> <sub>1</sub> und <i>V</i> <sub>2</sub> , ferner Dorsolateral u. Viszeral VII rein <i>Bo</i> ., Gangl. VIII: <i>Tr</i> ; Gangl. IX-X rein <i>Bo</i> . normal.

22.6.44. *10Bo* hat sich zu einer grossen, stark pigmentierten Larve mit länglichen Hinterbeinknospen entwickelt. Auf der linken Seite ist die Ohrkapsel flacher und kleiner. Ein kleiner Gewebepropf zieht von der Ohrkapsel nach aussen zur abgehobenen Epidermis. Da der dorsale Teil der Labyrinthkapsel in der für *Bombinator* typischen Weise stark pigmentiert ist, kann man das darunter liegende Labyrinth nicht deutlich sehen. Wahrscheinlich sind Otolithe vorhanden.

*10A* hatte anfänglich nur wenig gefressen, blieb verhältnismässig klein und entwickelte sich nur bis zum Stadium 43–44, während *11A* schon das Stadium 45 erreicht hat. Bei beiden Larven sind in den grossen und gut entwickelten Labyrinth auf der Operationsseite Otolithe ausgebildet, und zwar je einer im Utriculus und Sacculus, sowie ein Kalkkonkrement im Saccus endolymphaticus. Alle 3 Keime in Zenker fixiert.

### C. Schnittuntersuchung. Einzelbeschreibung.

Da bei den *Triton*- und *Bombinator*-Keimen im Augenblasen-Stadium nur kleinere Bereiche ausgetauscht wurden, die in erster Linie die Labyrinthanlage als Ohrgrübchen enthielten, ist die Zahl der Differenzierungen, die ausser dem Labyrinth aus dem Implantat entstanden sind, viel geringer als bei den bisher besprochenen Experimenten. Sie wurden in Tabelle 17 schon kurz angeführt und werden hier nicht mehr im einzelnen besprochen.

#### 1. *Triton*-Larven *11A* und *10A*

##### a. *Normale Triton-Labyrinth*

Bis zum Fixieren hatte *11A* zwar das gleiche Entwicklungs-Stadium (45), nicht aber auch die Grösse der gleichweit entwickelten Larve *7A* (S. 470) erreicht. Noch kleiner und auch in der Entwicklung zurückgeblieben ist *10A*. Ganz entsprechend verhält es sich mit der Grösse und dem Entwicklungsgrad der Labyrinth. Tab. 18 gibt hierfür die Einzeldaten, die mit Tabelle 11 und 12 zu vergleichen sind.

Den Unterschied in der Entwicklung erkennen wir am besten am Grad der Trennung von Utriculus und Sacculus. Er hängt davon ab, ob und wie tief die Falte, die das Foramen utriculo-sacculare bildet, bereits einschneidet. So ist beim grossen Labyrinth des Beispiels *7A* das Foramen am engsten ( $210 \times 240 \mu$ ), bei *11A* etwas weiter ( $250 \times 260 \mu$ ) und bei *10A* überhaupt erst in Bildung begriffen ( $280 \times 290 \mu$ ). Auch die Trennung von Lagena und Papilla amphibiorum ist verschieden weit gediehen, bei *11A* (Abb. 42a) weiter als bei *10A* (Abb. 42b).

Die Verknorpelung der Ohrkapsel ist bei 11A gleich wie in Fall 7, bei 10A schwächer.

b. *Xenoplastische Bombinator-Labyrinth*

In 11A hat sich ein in fast allen Teilen normal geformtes *Bombinator-Labyrinth* gebildet <sup>1)</sup>. Zu schwach entwickelt sind nur der Ductus endolymphaticus und der Ramulus ampullae anterioris, der die vordere Crista versorgt. Über die Grössenverhältnisse orientiert Tabelle 18.

Histologisch ist das häutige Labyrinth in Zerfall begriffen, sein Epithel teilweise schon phagozytiert. Auf diesen Zerfall, den wir bei den meisten xenoplastischen Organen von einem bestimmten Zeitpunkt an beobachteten, soll hier nicht näher eingegangen werden. (Vergl. Anm. S. 485).

Die Ohrkapsel ist wie in Fall 7 typisch ausgebildet, stark verknorpelt und die Fenestra vestibuli am richtigen Ort angelegt. Abweichend von Fall 7 beteiligt sich hier aber auch *Bombinator*-Knorpel am Aufbau der Kapsel, und zwar in ihrem vorderen dorsalen Bereich.

TABELLE 18

	Triton-Labyrinth		Bo-Labyrinth in Triton rechts		Bo-Labyrinth	Tr-Labyrinth in Bo
	11A links	10A links	11A	10A	10Bo links	10Bo rechts
Länge ( $\mu$ ). . . . .	720	600	840	660	1032	720
Breite ( $\mu$ ). . . . .	480	420	520	480	650	430
Höhe ( $\mu$ ). . . . .	480	400	570	460	690	520
Grössenverhältnis . . .	1	0,6	1,5	0,88	2,8	0,97
Grössenzunahme . . .	34,6	21,6	52,0	30,4	96,5	33,6
Mitosen . . . . .	35	7 <sup>2)</sup>	12 <sup>3)</sup>	— <sup>4)</sup>	24	7

<sup>1)</sup> Dieses Labyrinth wurde in der vorläufigen Mitteilung 1945 kurz besprochen, aber nicht völlig richtig gedeutet. Der dort (S. 405) als Pars basilaris bezeichnete Abschnitt ist die in Degeneration befindliche Papilla amphibiorum (*P. neglecta*) mit der zugehörigen Deckmembran. Die Papilla basilaris ist beim vorliegende Fall nicht identifizierbar.

<sup>2)</sup> Aus vorderem Labyrinthbereich fehlen 5 Schnitte.

<sup>3)</sup> *Bombinator*-Labyrinthepithel teilweise, <sup>4)</sup> fast vollständig phagozytiert.

In der kleineren Molchlarve 10A ist das häutige *Bombinator*-Labyrinth fast vollständig zerfallen und phagozytiert. Doch ist an dem noch unverändert gebliebenen bindegewebigen Labyrinth (dem Mesenchym der Kapsel) noch leicht zu erkennen, dass hier ehemals ein weitgehend normales *Bombinator*-Labyrinth mit voll ausgebildeten Bogengängen vorhanden war.

## 2. *Bombinator*-Larve 10Bo

### a. Normales *Bombinator*-Labyrinth (Rekonstruktion Abb. 40)

Das normale Labyrinth von 10Bo ist grösser (vgl. Tabelle 18) und differenzierter als alle bisher besprochenen *Bombinator*-Labyrinthe. Es entspricht ziemlich genau dem *Rana*-Stadium r<sub>7</sub> nach BIRKMANN (l.c. S. 455). Nur der Saccus endolymphaticus stimmt in Einzelheiten bei *Rana* und *Bombinator* im vorliegenden und allen darauf folgenden Entwicklungsstadien nicht mehr überein: er hat sich bei *Rana* stark nach vorn und hinten ausgestülpt und misst 560µ in der Längsrichtung. Bei *Bombinator* dagegen bildet er eine einfachere nur etwas 280 µ lange Blase ohne besondere Ausstülpungen (Abb. 40). Der Unterschied scheint für die beiden Arten charakteristisch zu sein: bei *Rana* entwickelt sich der Saccus endolymphaticus in den folgenden Stadien (r<sub>8</sub> und r<sub>9</sub>) zu einem mächtigen lappigen Gebilde, das sich eng den Gehirnhäuten anschmiegt und nach vorn und hinten weit über die eigentliche Labyrinthregion hinausreicht. Während der Metamorphose wird er wieder kleiner. Bei *Bombinator* dagegen bleibt er in allen Stadien bis zur Metamorphose kleiner und in der Form einheitlicher, erstreckt sich nach vorn bis in die Höhe der vorderen Ampulle und reicht nach hinten nur bis in die Höhe der Lagena.

Bedeutend verengt hat sich das *Foramen utriculo-sacculare* (250 × 220 gegen 270 × 280 µ beim xenopl. Bo-Lab. von Fall 7, S. 477). Es ist kleiner als bei 11A und 10A, aber noch etwas grösser als beim *Triton*-Labyrinth von 7A.

Deutlich ist der Vorsprung von *Bombinator* in der Ausbildung der *Lagena* und der *Papillen* (Abb. 42). So lässt das Epithel der Papilla amphibiorum bereits recht deutlich Stütz- und Sinneszellen erkennen (in Abb. 42 nicht sichtbar) und trägt eine verdickte Deckmembran. Auch die kleinere, weiter hinten gelegene Papilla basilaris (P b, Abb. 40) weist schon Stütz- und Sinneszellen auf. Dagegen ist ihre Deckmembran noch sehr dünn und fein. Im medioventralen Teil der Lagena hat

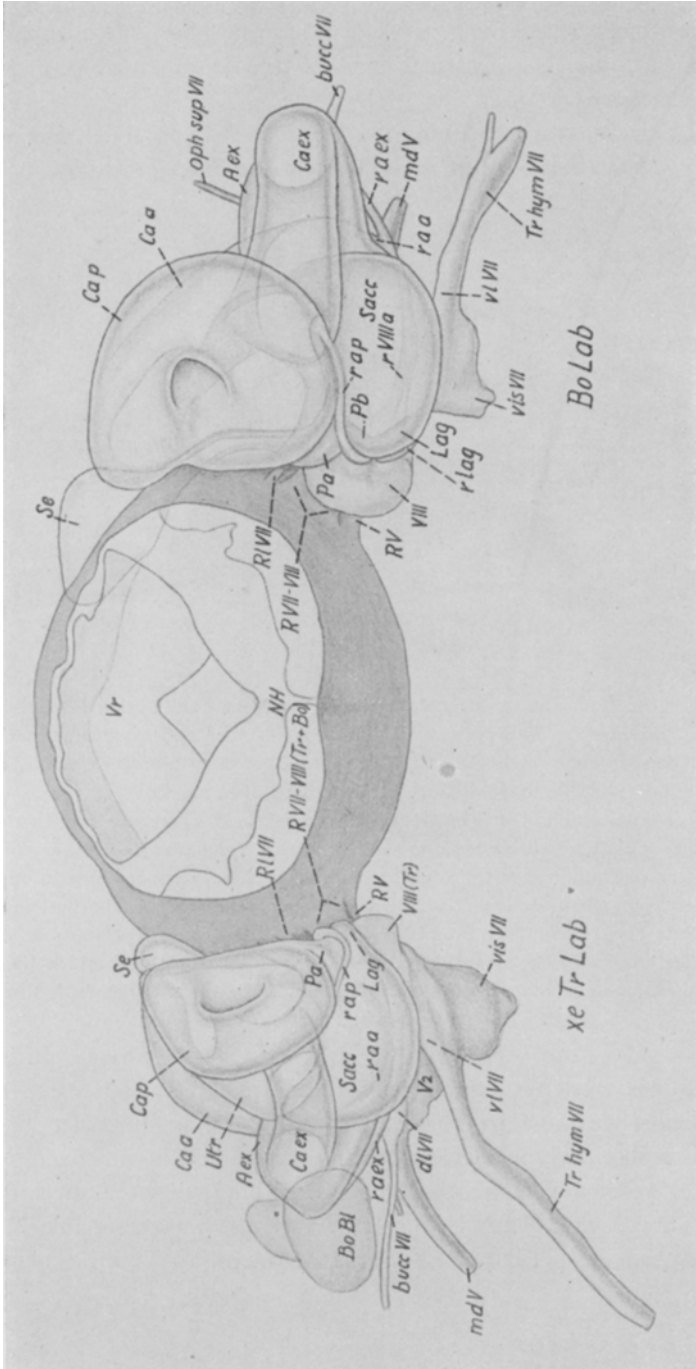


Abb. 40. 10Bo. Rekonstruktion der Labyrinth und der Nerven V, VII und VIII. Ansicht von hinten. Links im Bild das kleinere xenoplastische *Triton*-Labyrinth. *BoBl* = überzählige *Bo*-Ohrblase, *Pb* = Papilla basilaris. Übrige Bezeichnungen wie S. 527. Vergr. 70 X.

sich das Epithel zur Macula lagenae verdickt (M. lag). Sie geht nach vorne kontinuierlich in die grosse Macula sacculi über. Diese ist, wie übrigens auch die Macula utriculi und alle drei Cristae, stark verdickt und klar differenziert.

*Ohrkapsel:* Die Verknorpelung der Ohrkapsel ist erheblich fortgeschritten: ausser dem Septum des seitlichen Bogenganges ist hier auch

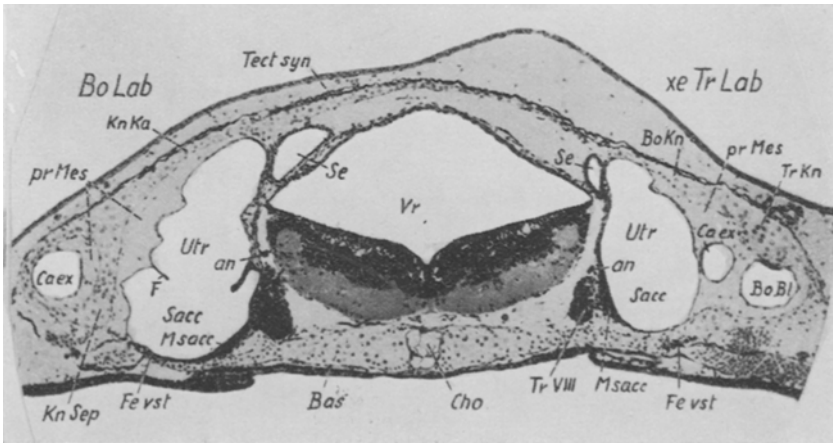


Abb. 41. 10Bo. Querschnitt durch mittlere Labyrinthregion. Links: *Bo*-Labyrinth. Der mesotische Knorpel (seitliche Verbreiterung der Basalplatte) geht seitlich in das Mesenchym der Fenestra vestibuli über. Der Canalis externus ist von einer Knorpelhülle umschlossen. Perilymphatisches Mesenchym (pr Mes) ist ebenfalls entwickelt. Dorsal geht die Ohrkapsel in das Tectum synoticum über (Tect. syn). Erst einige Schnitte weiter hinten verbindet sich dieses mit dem Tectum der anderen Seite. Rechts: xenoplastisches *Triton*-Labyrinth und überzähliges *Bo*-Ohrbläschen (*Bo Bl*), von gemeinsamer Knorpelkapsel (*Bo Kn* Knorpel mit *Tr*-Einsprengsel) umschlossen. Kein seitliches Knorpelseptum gebildet. Perilymphatisches Mesenchym und Fenestra vestibuli vorhanden. Die Ringfalte (F), welche beim *Bo*-Labyrinth schon tief einschneidet, fehlt dem *Tr*-Labyrinth noch. Vergr. 46 ×.

dasjenige des vorderen durchgehend verknorpelt. Das erstere ist in Abb. 41 zu sehen. Auch ist die ehemals weite Lücke im medialen Bereich der Kapsel zwischen Gehirn und Labyrinth bedeutend enger geworden. Zwischen dem häutigen und dem knorpeligen Labyrinth tritt nun in grösserer Menge lockeres *perilymphatisches Gewebe* auf. Dagegen hat sich das perilymphatische Kanalsystem (Spatium sacculare

und meningeale, Ductus und Saccus perilymphaticus) noch nicht entwickelt.

Während die beiden Ohrkapseln bisher nur ventral durch die Basalplatte miteinander verbunden waren, hat sich jetzt auch eine dorsale Knorpelbrücke, das sog. *Tectum synoticum*, gebildet (Abb. 41). Dieses überspannt als dünnes und schmales Knorpelband das Dach des Nachhirns und vereinigt sich seitlich mit dem hinteren dorsalen Bereich der Ohrkapseln. GAUPP (1906) beschreibt ähnliche Verhältnisse bei einer 29 mm langen *Rana fusca*-Larve und bei einer 20 mm langen Larve von *Triton taeniatus*. Bei *Triton alpestris* konnten wir ein durchgehendes *Tectum synoticum* erst bei einer 38 tägigen Larve (Stadium 54) feststellen, also viel später als bei *Bombinator*.

b. *Xenoplastisches Triton-Labyrinth* (Rekonstruktion, Abb. 40)

Aus Tabelle 18 ist ersichtlich, dass das xenoplastische *Triton*-Labyrinth in 10Bo fast so gross ist wie das normale von 11A. In der Differenzierung dagegen steht es 10A näher. Am deutlichsten zeigt dies die Trennung der Anlagen von *Lagena* und *Papilla amphibiorum*: man vergleiche hiefür Abb. 42d mit a und b. Dass sich das xenoplastische *Triton*-Labyrinth eindeutig spendergemäss entwickelte, kommt gerade in der Form und dem eben erwähnten Ausbildungsgrad von *Lagena* und *Papilla amphibiorum* zum Ausdruck. Auch das *Foramen utriculo-sacculare* zeigt den für *Triton* typischen geringeren Entwicklungsgrad. Insbesondere zieht die Ringfalte auf der Aussenseite noch nicht durch, während sie im *Bombinator*-Labyrinth schon tief einschneidet (vgl. Abb. 41 links und rechts).

Normal und spendergemäss haben sich auch der Ductus und der Saccus endolymphaticus entwickelt, beide von kleineren Dimensionen als beim Labyrinth des Wirts (Abb. 40 und 41). Im übrigen sind alle drei Bogengänge voll ausgebildet und mit gut differenzierten Cristae versehen, die alle innerviert werden (Abb. 40 und 43). Dasselbe gilt für die *Macula utriculi* und die *Macula sacculi* (Abb. 43 u. 44).

Ausser dem xenoplastischen *Triton*-Labyrinth finden wir auf der operierten Seite noch eine *überzählige Bombinator-Ohrblase*. Sie liegt stark lateral (Abb. 40 und 41) und ist etwa 330  $\mu$  lang. Ihr Epithel ist flach und hat sich nur vorne medial ganz wenig verdickt.

*Ganglion acusticum*: Mit dem Labyrinth stammt auch das *Ganglion acusticum* auf der operierten Seite vom Implantat. Seine Ganglienzellen (kenntlich an den grösseren Kernen) sind mit dem grossen, atypisch

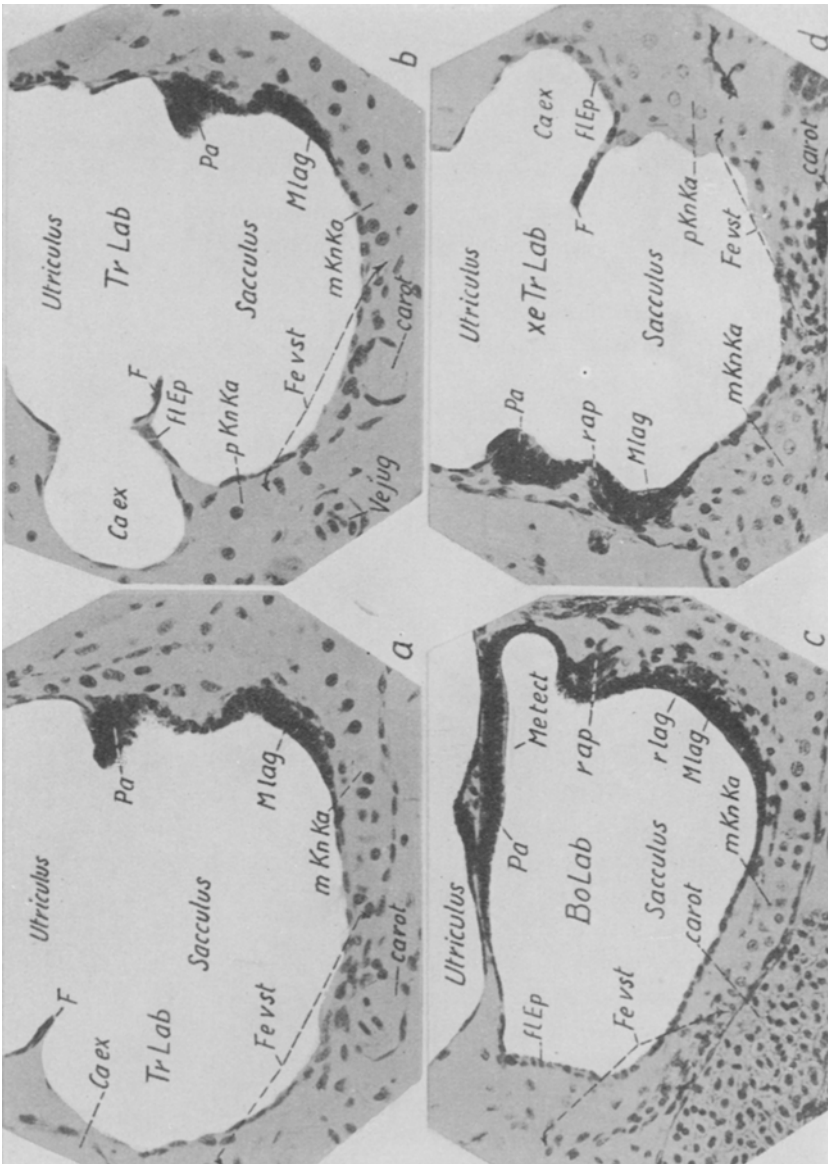


Abb. 42. Ausbildung von Macula lagenae und Papilla amphibiorum bei vier verschiedenen Labyrinth. *a, b*: *Triton* normal. *a*) grosses Labyrinth (11A): Papilla und Laguna bereits etwas auseinandergerückt, *b*) kleines Labyrinth (10A): Papilla und Laguna kleiner und nahe beieinander liegend. *c*: *Bombinator* normal (10Bo): Papilla und Laguna stark entwickelt; erstere trägt bereits eine Deckmembran (Me tect.). *d*: *Triton* xenoplastisch (10Bo): Papilla und Laguna ähnlich wie in *b*. s p e n d e r g e m ä s s entwickelt! Die Fenestra vestibuli ist bei allen vier Labyrinth ausgebildet und in den Abb. *a-d* mehr od. weniger deutlich zu erkennen. Vergr. überall 165 X.



verschmolzenen Trigeninus-Facialis-Komplex des Wirtes vereinigt (Abb. 43). Hinten bilden sie das normal geformte Ganglion acusticum posterior (Abb. und 44, VIII post).

Die Nervenfasern des *Triton*-Ganglions lassen sich einerseits bis zu

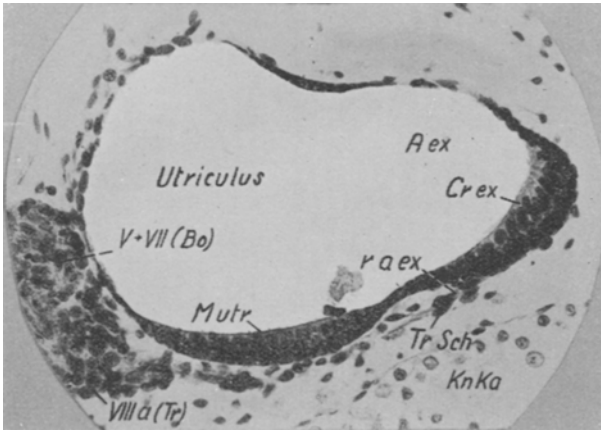


Abb. 43. 10Bo. Querschnitt durch vorderen Bereich des xenoplastischen *Triton*-Labyrinths. Getroffen: Utriculus mit Macula und seitliche Ampulle mit Crista. Das Sinnesepithel durch Ganglion VIII anterior (grosse *Tr*-Zellen, atypisch verschmolzen mit Ganglion V und VII, *Bo*) innerviert. Nerv mit *Tr*-Scheidenzellen. Vergr. 165 $\times$ .

den Sinnesepithelien des Labyrinths, andererseits in der chimärisch zusammengesetzten Facialis-Acusticus-Wurzel (Abb. 44b) bis ins Nachhirn hinein verfolgen. Diese ist etwas schwächer als normal entwickelt, hat sonst aber das Aussehen einer normalen *Bombinator*-Nervenwurzel (Abb. 44a), was wohl daher kommt, dass ausser den vielen einstrahlenden Fasern des Facialis auch die Scheidenzellen der Wurzel vornehmlich vom Wirt stammen.

*Triton*-Scheidenzellen finden wir dagegen vorwiegend in den Nerven, die vom Acusticus-Ganglion zum Labyrinth ziehen. Sie stammen vermutlich von mitverpflanztem *Triton*-Ektomesenchym (Abb. 43).

*Ohrkapsel*: Die Ohrkapsel besteht grösstenteils als Wirtsknorpel (*Bo*). Nur einige wenige Knorpelzellen im dorsolateralen Bereich stammen vom *Triton*-Implantat (Abb. 41, *Tr* Kn). Die Verknorpelung ist

etwa gleich weit fortgeschritten wie auf der Kontrollseite. Sie entspricht *Triton* darin, dass sich im vorderen und seitlichen Bogengangfenster keine Knorpelsepten gebildet haben. Doch lässt sich nicht ent-

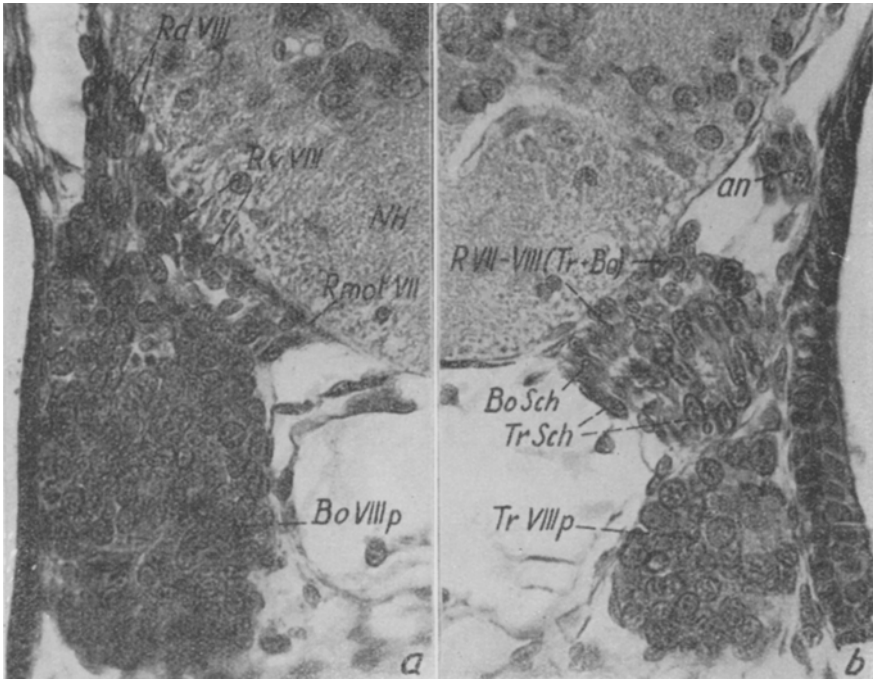


Abb. 44. 10Bo. Ganglion acusticum und Radix VII-VIII. Querschnitte (vgl. auch Abb. 41). *a.* *Bombinator* normal. Grosses, aber kleinzelliges Ganglion mit breiter Wurzelverbindung zum Nachhirn. *b.* *Triton* xenoplastisch. Das grosszellige *Tr*-Ganglion (VIII post) ist etwas zu klein und unterentwickelt; auch die Wurzel ist schwächer als auf der Normalseite. Die Hauptmasse der Vestibularis-Fasern tritt auf dem vorhergehenden Schnitt aus dem *Tr*-Ganglion in die Wurzel über. Hier Eintritt dieser Fasern ins Nachhirn. Vergr. 350 $\times$ .

scheiden, ob das *Bombinator*-Mesenchym damit richtig auf einen spezifischen Einfluss des *Triton*-Labyrinths reagiert hat oder ob bloss eine Fehlentwicklung vorliegt. Das letztere scheint umso wahrscheinlicher zu sein, als auch die überzählige *Bombinator*-Ohrblase — selbst eine Fehlbildung — in die Ohrkapsel mit einbezogen ist (Abb. 41).

Wie auf der Kontrollseite hat sich auch um das xenoplastische Labyrinth reichlich perilymphatisches Gewebe gebildet (Abb. 41).

*Fenestra vestibuli*: auch beim xenoplastischen *Triton*-Labyrinth ist die *Fenestra vestibuli* angelegt. Wir finden sie am normalen Ort über der ventro-lateralen Sacculuswand. In ihrem Bereich hat sich wie auf der Normalseite faseriges Operkulargewebe entwickelt. (Abb. 42c und d). Sie kann sich also ebensogut in der Kombination *Triton*-Labyrinth + *Bombinator*-Mesenchym wie im reziproken Fall bilden.

Bei der Kombination *Bombinator*-Labyrinth in *Triton* fanden wir öfters (z.B. 2A, S. 411, u. 5A, S. 62, 7A, S. 483) einen gewissen Entwicklungsrückstand des xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinths verglichen mit den normalen Labyrinth der *Bombinator*-Kontrollarven. Dabei musste die Frage offen bleiben, ob sich das xenoplastische Organ harmonisch an die langsame Entwicklung des Wirtes anpasste, oder ob es durch das xenoplastische Milieu geschädigt und dadurch gehemmt wurde. Wäre das erstere der Fall, dann müsste man beim reziproken Experiment eine beschleunigte Entwicklung des *Triton*-Labyrinths in *Bombinator* erwarten. Das trifft nun weder für den vorliegenden, noch für die andere Fälle zu: entweder finden wir Übereinstimmung zwischen den normalen und den xenoplastischen *Triton*-Labyrinth, oder die letzteren sind mehr oder weniger unterentwickelt und im Rückstand. In beiden Kombinationen konnte das xenoplastische Milieu auch im besten Falle nur das normale ersetzen. Eine Stimulierung des implantierten Labyrinths zu übernormaler Entwicklung, wie sie D. RICHARDSON (1932) bei der heteroplastischen Kombination *Amblystoma punctatum* (kleine Art) in *Amblystoma tigrinum* (grosse Art) beobachtete, fanden wir bei unserem Austausch zwischen *Triton* und *Bombinator* niemals.

#### IV. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurde vor allem die fortschreitende Entwicklung xenoplastischer *Bombinator*-Labyrinthe in *Triton* untersucht. Hierzu waren folgende Gesichtspunkte massgeblich:

1. Das Labyrinth wird durch andere Organanlagen (Kopfmesoderm, Nachhirn) induziert, deren kombinitives Zusammenwirken notwendig ist (HARRISON 1945). Auch die spätere Entwicklung des Labyrinths ist stark von Umgebungseinflüssen abhängig.

Durch xenoplastische Transplantationen lässt sich prüfen, ob dieses in seinen Korrelationen fein abgestimmte System von Entwicklungsfaktoren bei stark divergierenden Arten nicht nur zu Beginn, sondern auch in späteren Stadien der Entwicklung noch übereinstimmt.

2. Die Transplantationen sind infolge der ektodermalen Herkunft der Labyrinths verhältnismässig leicht auszuführen und beeinträchtigen die Entwicklung der Wirtskeime nicht. Dies ermöglicht die beliebig lange Aufzucht der Chimären.

3. Die Bewegungen der Amphibienlarven werden schon verhältnismässig früh durch tonische und statische Reize des Labyrinths aktiviert und gesteuert. Aus dem Verhalten der operierten Larven kann auf Funktion oder Nichtfunktion der xenoplastischen Labyrinth geschlossen werden.

Von den übrigen, gleichzeitig mit dem Labyrinth aufgetretenen Bildungen der Implantate wurden die *Kopfganglien* am ausführlichsten behandelt. Da wir uns im vorliegenden Teil nur mit einer kleinen Zahl von Beispielen befassten, musste die Besprechung einiger Fragen, deren Abklärung ein umfangreicheres Versuchsmaterial erfordert, auf später verschoben werden. So vor allem die Besprechung der *sinesphysiologischen* Einordnung des xenoplastischen Labyrinth-Acusticus-Systems. Nur beiläufig berührt wurde die ebenso wichtige Frage, wie lange die verschiedenen xenoplastischen Differenzierungen in der Chimäre erhalten bleiben, ob und wann sie zerfallen und resorbiert werden. In den beiden folgenden Teilen unserer Arbeit werden wir darauf näher eingehen. Damit möchten wir hier auch auf eine Diskussion der vorliegenden Teilergebnisse verzichten und sie auf den Schluss der gesamten Arbeit verschieben. Für diesen Teil möge eine Zusammenfassung genügen.

1. Über die Art der Experimente geben Abb. 1 (S. 395) und Tabelle 1 (S. 397) Auskunft. Der Austausch geschah *seltener homotop* zwischen Neurulen oder Embryonen mit kleiner Schwanzknospe, *häufiger* und erfolgreicher *heterotop* zwischen älteren *Bombinator*-Gastrulen und jungen *Triton*-Neurulen. In diesem Falle wurde der Molchneurula die praesumptive Labyrinthanlage, dazu praesumptives Epidermis-, Plakoden- und Neuralleistenmaterial entnommen und dafür nichtunterlagertes, somit *undeterminiertes* Ektoderm aus der praesumptiven Bauchregion der Unkengastrula implantiert.

2. In allen Organen und Geweben sind die *Bombinator*-Kerne kleiner

und weniger stark färbbar als die entsprechenden von *Triton*. In der Chimäre bleibt der Unterschied erhalten. Dadurch sind die Anteile des Implantats in jeder Entwicklungsstufe sicher von denen des Wirts zu unterscheiden (vgl. auch HOLTFRETER 1935a, b).

3. Aus dem Unkenektoderm entstanden im Molchkeim ganze Muster von xenoplastischen Differenzierungen, deren topographische Anordnung oft erstaunlich normal war (Beispiele 1–7). Was im Einzelnen gebildet wurde, hing in erster Linie von der Lage und Ausdehnung der Implantate ab, d.h. das *xenoplastische Ektoderm reagierte ortsgemäss* auf die Induktionsfelder des Wirts (Beispiele 3, 4 und 7). Die Wechselwirkungen zwischen der induzierenden Unterlagerung und dem reagierenden Ektoderm sind darnach an keine engeren systematischen Grenzen gebunden (vgl. SPEMANN 1936, HOLTFRETER 1935a, b).

4. Das transplantierte *Bombinator*-Gastrulaektoderm bildete *Ohrblasen, Ganglienplakoden* und *Derivate der Neuralleiste* (Tabelle 2, S. 399), *nie aber Hirnteile*, die ebenfalls hätten entstehen sollen und bei Verwendung von jüngerem Gastrulaektoderm auch häufig auftraten (Versuche von HOLTFRETER 1938). Daraus wurde geschlossen, dass das nichtunterlagerte Ektoderm der älteren Unkengastrula gleich wie das von HOLTFRETER 8–13 Stunden lang isoliert gezüchtete Molchektoderm bereits eine erhebliche *Einschränkung seiner neuralen Kompetenz* erfahren hatte. Zu den oben genannten Leistungen war es dagegen noch voll kompetent.

5. Die Labyrinth von *Triton* und *Bombinator* unterscheiden sich vor allem in der Entwicklungsgeschwindigkeit (*Bombinator* entwickelt sich schneller), aber auch in einigen morphologischen Merkmalen (Grösse, Proportionen der einzelnen Teile).

Die *xenoplastischen Labyrinth* entwickelten sich immer *spendergemäss*. Abweichungen vom Normaltypus der Spenderart kamen vor, sie erwiesen sich aber als reine Fehlleistungen (Beispiele 5 und 6). Angleichung an den Artcharakter des Wirts erfolgte nie.

6. Es wurde gezeigt, dass sich die xenoplastischen Labyrinth bis in spätere Larvenstadien normal entwickeln können (Beispiele 6, 7 und 10). Damit wurde bewiesen, dass das System von Korrelationen, das für die normale Entwicklung des Labyrinths verantwortlich ist, bei *Triton* und *Bombinator* bis ins Larvenstadium in den wesentlichen Zügen übereinstimmt.

7. Die Entwicklung der xenoplastischen *Bombinator-Labyrinth* in *Triton* wurde an 8 Einzelbeispielen untersucht. In 7 Fällen waren die Labyrinth rein vom Implantat gebildet worden, in 1 Fall setzte es sich harmonisch aus Wirts- und Implantatanteil zusammen (8. Beispiel). Einzelbefunde:

a) *Entwicklungstempo*: Das ursprünglich zu junge *Bombinator*-Ektoderm holte den *Triton*-Wirt schon während der Neurulation und frühen Embryobildung ein, worauf sich Wirts- und Implantatohrblase ungefähr synchron aus der Epidermis abschnürten (Beispiel 1). Dann überholte das Implantat den Wirt. Wie im Normalfall war der Entwicklungsvorsprung der xenoplastischen *Bombinator-Labyrinth* am auffallendsten während der Abfaltung der Bogengänge (Beispiele 3–5), später verwischte er sich eher wieder (Beispiele 6–7).

Daraus geht hervor, dass das artgemässe Entwicklungstempo von den Transplantaten in jeder Entwicklungsphase streng eingehalten wird.

Ein nachteiliger Einfluss der während der frühlarvalen Periode stark ansteigenden zeitlichen Disharmonie zwischen Wirt und Implantat auf die Ausbildung der xenoplastischen Labyrinth liess sich nicht nachweisen (vgl. Beispiel 5 mit 6 und 7). Darnach ist das Labyrinth während dieser Entwicklungsperiode nicht mehr so streng abhängig von den zeitlichen Zustandsänderungen seiner Umgebung wie während der Induktion.

b) *Grösse*: Die Grössenentwicklung der xenoplastischen *Bombinator-Labyrinth* erfolgte weitgehend spendergemäss (Abb. 45). Bei beiden Arten waren die frisch abgeschnürten Ohrbläschen nahezu gleich gross (Beispiel 1), darauf vergrösserten sich die xenoplastischen wie die normalen *Bombinator-Labyrinth* viel stärker.

c) *Stoffwechsel*: Ihren eigenen Dottervorrat brauchten die xenoplastischen Labyrinth gleich wie die normalen bis zur beginnenden Abfaltung der Bogengänge auf (Beispiele 1–4). Nachher waren sie vollständig auf Ernährung durch den Wirt angewiesen (zuerst Dotterreserve des Darms, später vom Wirt aufgenommene Nahrung). Wachstum und Mitosenzahlen der xenoplastischen Labyrinth zeigten, dass der Ernährungswechsel nicht störend wirkte (Beispiel 6–7).

Je besser der Allgemeinzustand der Wirtslarve war, desto besser und schneller entwickelte sich meist auch das Implantat (Beispiele 7 und

8a). Eine Hypertrophie des Xenoplastats auf Kosten des Wirts wurde im Gegensatz zu manchen heteroplastischen Kombinationen HARRISONS und seiner Mitarbeiter nie sicher festgestellt.

d) Die xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinth entwickelten sich bis

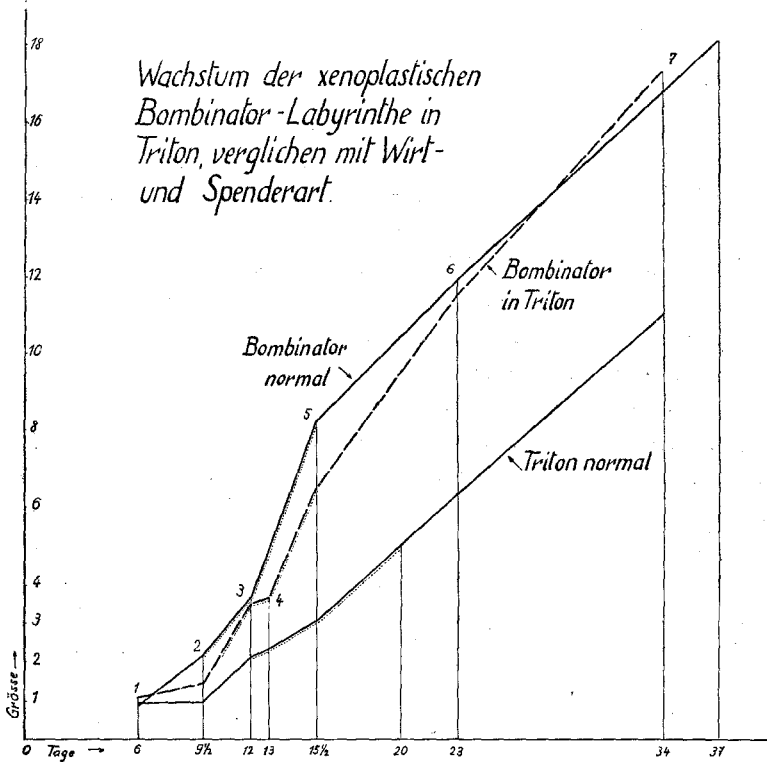


Abb. 45. Grösse der Labyrinth der Beispiele 1-7. Im Gegensatz zu den Einzeltabellen werden hier nicht die Volumina, sondern die Oberflächen der Labyrinth miteinander verglichen, weshalb hier das Wachstum geringer erscheint. Da die Labyrinth in den verschiedenen Stadien nicht von identischer Form sind, ist der einfache Vergleich von Länge, Breite und Höhe z.T. ungenau. Vor allem die Einfaltungsprozesse während der Bildung der Bogengänge vergrössern die Oberfläche der Labyrinth stärker als die Kurven es angeben. Diese Phase ist durch Punktreihen neben den Hauptlinien markiert. Die einzelnen Entwicklungsstadien sind nach den GLÄESNERSCHEN Normalzeiten und nicht nach den wirklichen, infolge wechselnder Aufzuchttemperatur unregelmässigen Zeiten angeordnet. Die Kurven zeigen, dass sich die beschriebenen xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinth in *Triton* in ihrer Grössenentwicklung weitgehend spendergemäss verhielten.

zu einem Stadium, in dem die statischen Teile — Utriculus und Sacculus mit Maculae, Bogengänge mit Cristae — und der Ductus endolymphaticus morphologisch und histologisch differenziert, und die acustischen — Papilla amphibiorum und P. basilaris — angelegt sind (Beispiele 6, 7 und 8a). In diesem Stadium (GLAESNER 42–46) gebrauchen die Wirtslarven bereits ihre Vorderbeine zum Aufstützen.

Bis zum GLAESNERSTADIUM 47/48 jedoch waren alle xenoplastischen *Bombinator*-Labyrinth in *Triton* vollständig degeneriert und aufgelöst (ANDRES 1945, 1946). Hierüber wird später berichtet.

e) Soweit nicht gröbere Missbildungen vorlagen, zeigten die xenoplastischen Labyrinth bis in Einzelheiten den Bau der Spenderart: schon das frisch abgeschnürte Bläschen war dünnwandiger und weitungreicher als bei *Triton* (Beispiel 1, Abb. 4–5, S. 407f). Später zeigten die Grösse des Saccus endolymphaticus, der Grad der Trennung von Utriculus und Sacculus, die Verteilung des Sinnesepithels und damit Grösse und Form der Otolithe eindeutig die Merkmale der Spenderart.

f) *Ohrkapsel*.

o) Bei den älteren Larven waren die xenoplastischen Labyrinth jeweils von einer Kapsel aus Wirtsknorpel umgeben (Beispiele 6–8). Immer bildeten häutiges und knorpeliges Labyrinth zusammen eine harmonische Einheit, indem die Kapsel Grösse und Form des ersteren genau wiederholte. Dies ist bemerkenswert, weil das häutige Labyrinth die Ohrkapsel erst verhältnismässig spät in der Entwicklung induziert. Erwies sich das xenoplastische Labyrinth als verantwortlich für die Induktion und Formbildung der Ohrkapsel, so hatte es doch keinen Einfluss auf das zeitliche Einsetzen und die Geschwindigkeit der Verknorpelung. Hiefür war die Herkunft des reagierenden Mesenchyms bestimmend (Beispiele 5–8).

ε) *Fenestra vestibuli*: Wie im Normalfall verknorpelte die Kapsel auch beim xenoplastischen Labyrinth über der ventrolateralen Sacculuswand nicht (Beispiele 7 und 8a, Abb. 32, S. 480 und 37, S. 494). Die entwicklungsphysiologische Zusammenarbeit von *Triton*- und *Bombinator*-Organen kann also auch in späteren Entwicklungsstadien noch sehr genau sein.

Für die Entstehung der Fenestra erwies sich die Ausbildung des Sacculus als bestimmend: war dessen äussere Wand stark unterentwickelt, dann verknorpelte auch der hintere ventrolaterale Bereich der Ohrkapsel vollständig, ohne ein Fenster frei zu lassen (Beispiele 8 und 8a, Abb. 37, S. 494).



γ) *Operculum*: Weitere Beobachtungen an unserem Material machen wahrscheinlich, dass mit der Fenestra vestibuli auch die Bildung des Operculums bestimmt wird. Dieses Knorpelstück — es dient der Schalleitung — bildet sich aber erst viel später in der Fenestra.

8. Vorwiegend aus operationstechnischen Gründen wurde selten eine gleichmässig gute Entwicklung des *Triton-Labyrinths in Bombinator* erzielt. Es wurden daher auch nur zwei optimale Fälle genauer beschrieben. Beim einen davon wurde homotop zwischen Neurulen transplantiert (Beispiel 9), beim anderen wurden die Labyrinthanlagen im Stadium vertiefter Grübchen ausgetauscht (Beispiel 10). Wie erwartet entwickelten sich die xenoplastischen *Triton-Labyrinthe* im Verhältnis zum Wirt zu langsam, blieben kleiner und zeigten auch in den Proportionen die Merkmale der Spenderart (Abb. 38–43, S. 500 ff.). Auch das xenoplastische *Triton-Labyrinth* wirkte kapselinduzierend, wobei wiederum am richtigen Ort die Fenestra vestibuli gebildet wurde (Abb. 41, S. 512).

#### 9. *Acusticus*:

a) *Herkunft*: Xenoplastische *Acusticus*-Ganglien entwickelten sich immer nur zusammen mit xenoplastischen Ohrblasen. Die Angaben verschiedener Autoren wurden bestätigt, dass sich die Neuralleiste bei den Amphibien nicht an der Bildung der *Acusticus*-Ganglienzellen beteiligt (Beispiele 3 und 8). Wie NIESSING (1932) und VAN CAMPENHOUT (1935) konnten auch wir das Austreten von Neuroblasten aus der basimedialen Wand der Ohrblase beobachten. Daraus wurde geschlossen, dass die *Acusticus*-Ganglienzellen *mindestens mehrheitlich aus der Ohrblase stammen*. Ob ein Teil davon aus der praelabyrinthären Plakode hervorgeht, wie YNTEMA (1937) angibt, lassen unsere Versuche offen.

b) *Differenzierung*: Oft entwickelten sich die xenoplastischen *Acusticus*-Ganglien normal und zeigten dabei die für dieses Ganglion charakteristische Differenzierung (Beispiel 7, Abb. 30, S. 471 und 32, S. 480).

c) *Innervierung*: Die xenoplastischen *Acusticus*-Ganglien innervierten einerseits die xenoplastischen Labyrinthe, andererseits sandten sie ihre Wurzelfasern ins Nachhirn des Wirts. War dieser *Triton*, dann traten die xenoplastischen *Acusticus*-Wurzeln wie auf der Normalseite mit der zugehörigen MAUTHNERSchen Riesenzelle des retikulären Kerns in Beziehung. *Diese Verbindung ist eine der vollkommensten Leistungen unserer Chimären*. Sie zeigt, dass die für das Zustandekommen von

Nervenverbindungen massgeblichen Entwicklungsfaktoren (Affinitäten, Tropismen) bei Anuren und Urodelen übereinstimmen (vgl. auch GUARESCHI 1932, HOLTFRETER 1935a, b). Gleichzeitig ist sie Voraussetzung für die sinnes- und nervenphysiologische Einordnung des xenoplastischen Labyrinth-Acusticus-Systems. In der folgenden Arbeit werden wir darauf näher eingehen.

#### 10. *Übrige Kopfganglien.*

a) *Zusammensetzung*: In welchem Grade die einzelnen Kopfganglien xenoplastische Anteile enthielten, hing in erster Linie von der Ausdehnung der Ektodermimplantate ab. Meist waren die dem Labyrinth am nächsten gelegenen Facialis-Ganglien chimärisch zusammengesetzt, seltener die Ganglien des Trigemini und des Glossopharyngeus-Vagus. Da diese Kopfganglien aus verschiedenen Anlagen entstehen, beteiligte sich das Implantat im Gegensatz zum Ganglion VIII meist nur teilweise an ihrem Aufbau.

Die einzelnen Ganglienanlagen lieferten immer nur bestimmte Zelltypen, die Lateralplakoden z.B. nur Lateralganglienzellen usw. Ferner ergaben unsere Experimente, dass sich der *Anteil der Neurälleiste* am Aufbau der Kopfganglien der Amphibien wahrscheinlich auf die gliösen und wurzelnahen Elemente beschränkt.

b) *Entwicklungsfähigkeit*: Wahrscheinlich infolge der komplizierten Zusammensetzung, für deren Zustandekommen vielfältige induktive und topogenetische Bedingungen erfüllt sein müssen, traten häufiger Störungen in der Morphogenese auf als bei den xenoplastischen Acusticus-Ganglien. Trotzdem entstanden mitunter weitgehend harmonische chimärische Einheitsbildungen (Beispiel 3, Abb. 10a, b S. 417 und 12 S. 420).

In der *Massenentwicklung* schlugen die xenoplastischen Kopfganglien oft deutlich der Spenderart nach, ihre *Form* jedoch war stärker von den räumlichen Verhältnissen im Kopf des Wirts abhängig und selten ganz normal.

In der *Differenzierung* passten die xenoplastischen Ganglienzellen meist zu den Wirtsganglien, an deren Bau sie teilnahmen, zeigten jedoch im einzelnen wie gewohnt die Merkmale der Spenderart.

Die Befunde lassen erkennen, dass die allgemeinen *induktiven* und *topogenetischen Faktoren* (Zell- und Gewebeaffinitäten, HOLTFRETER 1939) der Ganglienentwicklung bei *Triton* und *Bombinator* *übereinstimmen*. Erschwert wird die Zusammenarbeit der ordnungsfremden An-

teile durch das ungleiche *Entwicklungstempo* und die damit verknüpften Zustandsänderungen der Gewebe, ferner durch *ungleiche Massenentwicklung*, vor allem der Derivate der Neuralleiste (Beispiele 4 und 9).

c) *Innervierung*: Von xenoplastischen Lateralganglien führten Nerven zu Sinnesknospenreihen, die ebensogut zum Wirt wie zum Implantat gehören konnten. Dazu wurden xenoplastische Wurzelverbindungen mit dem Nachhirn des Wirts festgestellt. Es kam also vor, dass Sinnesorgan und Zentralnervensystem der einen Art durch eingeschaltete Neurone der anderen Art miteinander verbunden waren (Beispiel 3, Abb. 10, S. 417 und 421).

#### 11. *Epidermis*.

a) Die xenoplastische *Bombinator*-Epidermis in *Triton* ordnete sich anfänglich gut in die Wirtsepidermis ein und breitete sich ihrem Artcharakter entsprechend meist ziemlich stark aus (Beispiele 1–4). Ob sie die für Anuren typische *Abhebung* erfuhr, hing von der Art des unterlagernden Mesenchyms ab (vgl. Beispiel 3 und 4). Oft beteiligte sich die fremde Epidermis harmonisch am Bau äusserer Kiemen; auf das Auswachsen der Vorderbeinanlagen des *Triton*-Wirts wirkte sie dagegen hemmend (Beispiel 4, Abb. 16, S. 434).

Die fremde Epidermis zeigte früher als andere xenoplastische Organe *Degenerationserscheinungen* (Beispiel 5), zerfiel, wurde vom Wirt phagozytiert (Abb. 23, S. 455) und durch wirtseigene Epidermis ersetzt (Beispiele 6–8).

b) Die xenoplastische *Triton*-Epidermis in *Bombinator* entwickelte sich auch anfänglich nicht normal, wurde von der Wirtsepidermis stark zusammengeschoben und meist bald abgestossen.

12. *Seitenorgane*: In den meisten Fällen bildeten die Ektodermimplantate Seitenorgane. Die einzelnen Sinnesknospen liessen auch dann den spendergemässen Bau erkennen, wenn sie in fremde Epidermisareale eingewandert waren. Beim Auswandern wählten sie vorzugsweise die normalen Bahnen des Wirts, ordneten sich in diesen aber eher spendergemäss an (Beispiel 3). Doch traten dabei häufig Störungen auf. Die Untersuchung der xenoplastischen Seitenorgane wurde dadurch erschwert, dass sie wie die fremde Epidermis schon früh zugrunde gingen.

13. *Neuralleiste*: Das *Bombinator*-Ektoderm wurde in der *Triton*-Neurula nicht selten zur Bildung von Neuralleiste induziert. Bei den

jüngsten Keimen war das Auswandern von vitalgefärbtem xenoplastischem Ektomesoderm direkt zu sehen (Beispiel 4, Abb. 15, S. 432). Zu den gleichen Zeitpunkten wie bei den Spenderkeimen differenzierte es sich dann in die für die operierten Bereiche typischen Zellen und Gewebe: *Pigment* (Melanophoren, Guanophoren), *Mesenchym*, *Knorpel*, *Satellit-* und *Scheidenzellen*. Diese Gebilde traten fast nie allein, sondern meistens alle zusammen auf (Tabelle 7, S. 436).

Es wurde gezeigt, dass das stark aufquellende *Bombinator-Mesenchym* das Abheben der Epidermis verursacht. Die interessante und komplizierte Morphogenese des *Viszeralskeletts* wurde hier nicht untersucht. Dagegen wurde gezeigt, dass die *Satellitzellen* der Ganglien und die *Schwannschen Scheidenzellen* der Kopfnerven sicher teilweise, vielleicht ausschliesslich von der *Neuralleiste* gebildet werden. *Epidermisplakoden* lieferten nur *Ganglien*, nie aber *Satellit-* und *Scheidenzellen*. Ob sich dagegen das Nachhirn an der Bildung der letzteren beteiligt, konnte nicht entschieden werden.

Aus der hohen Entwicklungsfähigkeit der Labyrinth- und Kopfganglien in der *Bombinator-Triton*-Chimäre geht hervor, dass sich *ähnlich gebaute Organe* bei sonst unähnlichen und systematisch entfernt verwandten Tierarten *fast vollständig gegenseitig vertreten können*. Der äusseren, morphologischen Ähnlichkeit muss eine innere der Funktionen entsprechen. Sie betrifft vor allem die *Zell-* und *Gewebeaffinitäten*, die *Induktionswirkungen* und die *Kompetenzen* der Gewebe.

Diesen *allgemeinen*, beiden Ordnungen gemeinsamen *Merkmale* stehen andere, morphologische, allgemeinphysiologische wie entwicklungsphysiologische gegenüber, die z.T. erheblich verschieden sind: *Zell-* und *Kerngrösse*, *Grösse* und *Proportionen* der Organe, *allgemeines Entwicklungstempo* und *biochemische Artspezifität*. Für den *Artcharakter* sind die letztgenannten Merkmale bestimmend. Sie können auch bei näher verwandten Gruppen stark variieren und die Entwicklungsfähigkeit xenoplastisch transplanteder Organe und Gewebe entscheidend beeinflussen (*Entwicklungstempo*, *biochemische Verträglichkeit*). Durch sie werden die genetisch-entwicklungsphysiologischen *Gemeinsamkeiten*, die auch bei entfernt verwandten Arten wahrscheinlich in vielen Teilsystemen bis in späteste Entwicklungsstadien bestehen, unter Umständen verdeckt und der direkten experimentellen Analyse entzogen.

## V. ABKÜRZUNGEN

<i>Bo</i>	— <i>Bombinator</i>
<i>Tr</i>	— <i>Triton</i>
no	— normal
W	— Wirt
J	— Implantat
xe	— xenoplastisch

a. *Häutiges Labyrinth:*

Anl	— Anlage (eines Organes oder Organteiles)
A. a, — ex, — p	— Ampulla anterior, — externa, — posterior
Ca. a, — ex, — p	— Canalis anterior, — externus, — posterior
Cr. a, — ex, — p	— Crista anterior, — externa, — posterior
D. e	— Ductus endolymphaticus
F. utr-sacc	— Foramen utriculo-sacculare
Lab	— Labyrinth
Lag	— Lagena
M. lag	— Macula lagenae
M. sacc	— Macula sacculi
M. utr	— Macula utriculi
Obl	— Ohrblase
Ot	— Otolith
Pa	— Papilla amphibiorum
Sacc	— Sacculus
S. e	— Saccus endolymphaticus
Sep	— Septum
Utr	— Utriculus

b. *Ohrkapsel:*

Fe. vst	— Fenestra vestibuli
Kn. Ka	— Knorpelkapsel
Mes. Ka	— Mesenchymkapsel (noch undifferenziert)

c. *Ganglien und Nerven:**Allgemein:*

GZ	— Ganglienzellen
Pl	— Plakoden
pr. r	— primäre Wurzel (primitive root)
R	— Radix (Wurzel)

r	— Ramus, Ramulus
Sat	— Satellitzellen
Sch	— SCHWANNsche Scheidenzellen

*Trigeminus:*

V	— Ganglion V
V <sub>1</sub>	— Ophthalmicus-Ganglion
V <sub>2</sub>	— Ganglion Gasseri
md V	— Ramus mandibularis V
mx V	— Ramus maxillaris V
oph V	— Ramus ophthalmicus profundus V

*Facialis:*

VII	— Ganglion VII
dl VII	— Ganglion dorsolaterale VII
vl VII	— Ganglion ventrolaterale VII
vis VII	— Ganglion viszerale VII
R. l VII	— Radix lateralis VII
R. mot VII	— Radix motoria VII
R. vis VII	— Radix viszeralis VII
alv VII	— Ramus alveolaris VII
an VII	— Ramus anastomoticus VII
bucc VII	— Ramus buccalis VII
jug VII	— Ramus jugularis VII
ment VII	— Ramus mentalis VII
oph. sup VII	— Ramus ophthalmicus superficialis VII
pal VII	— Ramus palatinus VII
porb VII	— Rami postorbitales VII
Tr. hym VII	— Truncus hyomandibularis VII

*Acusticus:*

VIII	— Ganglion acusticum
VIII a	— Ganglion acusticum anterior
VIII, p	— Ganglion acusticum posterior
R. d VIII	— Radix dorsalis VIII
R. v VIII	— Radix ventralis VIII
r VIII a, — p	— Ramus acusticus anterior, — posterior
r. a. a, — ex, — p	— Ramulus ampullae anterior, — externae, — posterior
r. lag	— Ramulus lagenae

r. pa	— Ramulus papillae amphibiorum
r. sacc	— Ramulus sacculi
r. utr	— Ramulus utriculi

*Glossopharyngeus-Vagus:*

IX–X	— Ganglion IX–X
dl, vl, vis	— wie beim Facialis
r. aur	— Ramus auricularis IX–X
r. l. med	— Ramus lateralis medialis X
Tr. br <sub>1</sub>	— Truncus branchialis 1 (glossopharyngei)
Tr. br <sub>2</sub>	— Truncus branchialis 2
Tr. br <sub>3</sub>	— Truncus branchialis 3
Tr. int	— Truncus intestinalis X

} (vagi)

*Weitere Abkürzungen:*

Au	— Auge
Bas	— Basalplatte
Carot	— Arteria carotis
Cho	— Chorda
Ed	— Epidermis
Ekt.Mes	— Ektomesenchym
Ent.Mes	— Entomesenchym
Ep	— Epiphyse
Gu	— Guanophoren
Ha	— Haftfaden
Hy	— Hypophyse
Kd	— Kopfdarm
Kn	— Knorpel
MH	— Mittelhirn
Mel	— Melanophoren
My	— Myotom
Na	— Nase
NH	— Nachhirn
N. opt	— Nervus opticus
Par	— Paraphyse
Ve. ju	— Vena jugularis
Vr	— Ventriculus rhombencephali

## LITERATUR

- ANDRES, G., 1945. Über die Entwicklung des Anuren-Labyrinths in Urodelen (xenoplastischer Austausch zwischen *Bombinator* und *Triton alpestris*). Rev. suisse Zool., 52.
- , 1946. Über Induktion und Entwicklung von Kopforganen aus Unkenektoderm im Molch (Epidermis, Plakoden und Derivate der Neuralleiste). Rev. suisse Zool., 53.
- BALINSKY, B. J., 1925. Transplantation des Ohrbläschens bei *Triton*. Roux' Arch., 105.
- BALTZER, F., 1940b. Über erbliche letale Entwicklung und Austauschbarkeit artverschiedener Kerne bei Bastarden. Naturwiss. 28, H. 12 und 13.
- , 1941. Untersuchungen an Chimären von Urodelen und *Hyla*. Rev. suisse Zool., 48.
- , 1942. Über Einheit und Spezialisierung in der tierischen Entwicklung. Verh. Schweiz. Nat.-forsch. Ges. Sitten 1942.
- BIRKMANN, K., 1940. Morphologisch-anatomische Untersuchungen zur Entwicklung des häutigen Labyrinthes der Amphibien. Zeitschr. f. Anat. und Entw.-geschichte 110.
- DETWILER, S. R., 1927. Experimental studies on MAUTHNER's cell in *Amblystoma*. J. exp. Zoöl., 48.
- , 1933. Further experiments upon the extirpation of MAUTHNER's neurones in amphibian embryos (*Amblystoma mexicanum*). J. exp. Zoöl., 64.
- and КЕНОЕ, K., 1939. Further observations on the origin of the sheath cells of SCHWANN. J. exp. Zoöl., 81.
- DU SHANE, G. P., 1935. An experimental study of the origin of pigment cells in Amphibia. J. exp. Zoöl., 72.
- ECKE, H., 1934. Anatomische und histologische Untersuchungen am Labyrinth der Erdkröte (*Bufo vulgaris* Laur.). Z. Morph. u. Oekol. d. Tiere, 29.
- ESCHER, K., 1925. Das Verhalten der Seitenorgane der Wirbeltiere und ihrer Nerven beim Übergang zum Landleben. Acta Zoologica, 6.
- FILATOW, D., 1927. Die Aktivierung des Mesenchyms durch eine Ohrblase und einen Fremdkörper bei Amphibien. Roux' Arch., 110.
- GASCHE, P., 1943. Die Zucht von *Xenopus laevis* Daudin und ihre Bedeutung für die biologische Forschung. Rev. suisse Zool., 50.
- GAUPP, E., 1904. Anatomie des Frosches, Bd. III. F. Vieweg u. Sohn, Braunschweig.
- , 1906. Die Entwicklung des Kopfskelettes. 6. Kap. in O. HERTWIG's Handb. d. vergl. und exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. III, 2. Teil. G. Fischer, Jena.
- GEINITZ, B., 1925. Embryonale Transplantation zwischen Urodelen und Anuren. Roux' Arch., 106.
- GLAESNER, L., 1925. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches (*Molge vulgaris*). Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, 14. Heft. G. Fischer, Jena.



- GORBUNOVA, G. P., 1939. Concerning inductive capacity of Medulla Oblongata in embryos of amphibians. C. R. Acad. Sci. URSS, N. S. 23.
- GOETTE, A., 1875. Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere. L. Voss, Leipzig.
- GUARESCHI, C., 1932. Embriologia sperimentale dell' orecchio interno degli Anfibi. Mem. della R. Accad. d'Italia, Cl. Sc., Mat. e Naturali, Vol. III, Biologia: N 5.
- HALL, E. K., 1939. On the duration of the polarization process in the ear primordium of embryos of *Amblystoma punctatum* (Linn.). J. exp. Zoöl., 82.
- , 1941. Reversal of polarization in the ear primordium of *Amblystoma punctatum* (Linn.). J. exp. Zoöl., 86.
- HARRISON, R. G., 1898. The growth and regeneration of the tail of the frog-larva. Studied with the aid of BORN's method of grafting. Roux' Arch., 7.
- , 1903. Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. mikrosk. Anat. 63.
- , 1924. Experiments on the development of the internal ear. Science, 59.
- , 1924. Neuroblast versus sheath cell in the development of peripheral nerves. J' Comp. Neur., 37.
- , 1935. Heteroplastic grafting in embryology. The Harvey lectures, 1933/34.
- , 1936. Relations of symmetry in the developing ear of *Amblystoma punctatum*. Proc. Nat. Acad. Sci., 22.
- , 1938. Further investigation of the factors concerned in the development of the ear. Anat. Rec., 70, Suppl. 3.
- , 1945. Relations of symmetry in the developing embryo. Transact. Connecticut Acad. Arts and Sci., 36.
- HASSE, C., 1873. Über den Bau des Gehörorgans von *Siredon pisciformis* und über die vergleichende Anatomie des Kiefersuspensorium. Anatomische Studien, herausg. von C. Hasse, Bd. I.
- HOLTFRETER, J., 1935a. Morphologische Beeinflussung von Urodelenektoderm bei xenoplastischer Transplantation. Roux' Arch., 133, H. 3.
- , 1935b. Über das Verhalten von Anurenektoderm in Urodelenkeimen. Roux' Arch., 133, H. 4.
- , 1936. Regionale Induktionen in xenoplastisch zusammengesetzten Explantaten. Roux' Arch., 134.
- , 1938a. Veränderungen der Reaktionsweise im alternden isolierten Gastrulaektoderm. Roux' Arch., 138.
- , 1939. Gewebeaffinität, ein Mittel der embryonalen Formbildung. Arch. exper. Zellforsch., 23.
- HÖRSTADIUS, S., und SELLMAN, S., 1945. Experimentelle Untersuchungen über die Determination des knorpeligen Kopfskelettes bei Urodelen. Nova Acta Reg. Soc. Sc. Ups., Ser. IV, Vol. 13, N: 68.
- KAAH, H. W., 1926. Experiments on the development of the ear of *Amblystoma punctatum*, J. exp. Zoöl., 46.

- , 1930. The relation of the developing auditory vesicle to the formation of the cartilage capsule in *Amblystoma punctatum*. J. exp. Zool., 55.
- , 1938. Further studies on the auditory vesicle and cartilaginous capsule of *Amblystoma punctatum*. J. exp. Zool., 78.
- KNOUFF, R. A., 1927. The origin of cranial ganglia of *Rana*. J. Comp. Neur., 44.
- KOGAN, R. E., 1939. Inductive action of Medulla oblongata on the body epithelium of amphibiae. C. R. Acad. Sci. URSS., N. S. 23.
- KREHT, H., 1940. Die markhaltigen Fasersysteme im Gehirn der Anuren und Urodelen und ihre Myelogenie; zugleich ein kritischer Beitrag zu den FLECHSIGSchen myelogenetischen Grundgesetzen. I. Einleitung und Medulla oblongata. Z. mikrosk.-anat. Forsch., 48.
- LANDACRE, F. L., 1921. The fate of the neural crest in the head of the urodeles. J. Com. Neur., 33.
- LEHMANN, F. E., 1945. Einführung in die physiologische Embryologie. Birkhäuser, Basel.
- LEWIS, W. H., 1907. On the origin and differentiation of the otic vesicle in amphibian embryos. Anat. Rec., 7.
- MANGOLD, O., 1937. Isolationsversuche zur Analyse der Entwicklung der Gehör-, Kiemen- und Extremitätenregion bei Urodelen. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn., 60.
- NIESSING, C., 1932. Die Entwicklung der kranialen Ganglien bei Amphibien. Morph. Jahrb., 70.
- PETRY, 1942. Die Lackmethode und ihre Anwendung in der histologischen Technik. Z. wiss. Mikr., 58.
- PIATT, J., 1947. A study of the factors controlling the differentiation of MAUTHNER's cell in *Amblystoma*. J. Comp. Neur., 86.
- RAGOSINA, 1937, zit. nach SCHMIDT, G. A., 1937. Korrelationen bei der Entwicklung der Hörblase. Zool. Anz., 120.
- RAVEN, CHR. P., 1931. Zur Entwicklung der Ganglienleiste. I. Die Kinematik der Ganglienleistenentwicklung bei den Urodelen. Roux' Arch., 125.
- , 1935. Zur Entwicklung der Ganglienleiste. IV. Untersuchungen über den Zeitpunkt der „materiellen Determination“ des praesumptiven Ganglienleistenmaterials der Urodelen. Roux' Arch., 132.
- , 1937. Experiments on the origin of the sheath cells and sympathetic neuroblasts in Amphibia. J. Comp. Neur., 67.
- , 1938. Der Potenzbegriff in der Entwicklungsmechanik. Acta Biotheoretica, 4.
- RETZIUS, G., 1881. Das Gehörorgan der Wirbeltiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm.
- REVERBERI, G., 1939. Il comportamento dell'abbozzo caudale degli Anfibi nei trapianti etero — e xenoplastici. Arch. Zool. Ital., 26.
- RÖHLICH, K., 1929. Experimentelle Untersuchungen über den Zeitpunkt der Determination der Gehörblase bei *Amblystoma*-Embryonen. Roux' Arch., 118.
- ROMEIS, B., 1928. Taschenbuch der mikroskopischen Technik. 12. Aufl., R. Oldenbourg, Berlin

- RICHARDSON, D., 1932. Some effects of heteroplastic transplantation of the ear vesicle in *Amblystoma*. J. exp. Zool., 63.
- ROTH, H., 1945. Chimärische Neuralsysteme (Transplantationen zwischen *Triton alpestris* und *Bombinator pachypus*). Arch. J. Klaus-Stiftung, 20.
- SCHMIDT, G. A., 1937. Korrelationen bei der Entwicklung der Hörblase. Zool. Anz., 120.
- SPEMANN, H., 1921. Die Erzeugung tierischer Chimären durch heteroplastische embryonale Transplantation zwischen *Triton cristatus* und *taeniatus*. I und II. Roux' Arch., 48.
- , 1936. Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. J. Springer, Berlin.
- und SCHOTTÉ, O., 1932. Über xenoplastische Transplantation als Mittel zur Analyse der embryonalen Induktion. Naturwiss. 20.
- STEFANELLI, A., 1947. I fenomeni della determinazione, della rigenerazione e del differenziamento del sistema nervoso. Atti Accad. Naz. Lincei-Mem. Sc. fisiche ecc. — 1947. — Serie VIII, Vol. I, Sez. III 2.
- STERNBERG, H., 1924. Über Transplantation des Ohrbläschens bei Froschlarven. Roux' Arch., 103.
- STÖHR, PH., 1879. Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelschädels. Z. wiss. Zool., 33.
- STONE, L. S., 1922. Experiments on the development of the cranial ganglia and the lateral line sense organs in *Amblystoma punctatum*. J. exp. Zool., 35.
- , 1924. Experiments on the transplantation of placodes of the cranial ganglia in the amphibian embryo. I. Heterotopic transplantations of the ophthalmic placode upon the head of *Amblystoma punctatum*. J. Comp. Neur., 38.
- , 1926. Further experiments on the extirpation and transplantation of mesectoderm in *Amblystoma punctatum*. J. exp. Zool., 44.
- , 1928a. Primitive lines in *Amblystoma* and their relation to the migratory lateral-line primordia. J. Comp. Neur., 45.
- , 1928b. Experiments on the transplantation of placodes of the cranial ganglia in the amphibian embryo. II. Heterotopic transplantation of the ophthalmic placode upon the head and body of *Amblystoma punctatum*. III. Preauditory and postauditory placodal materials interchanged. J. Comp. Neur., 47.
- , 1929a. Experiments on the transplantation of placodes of the cranial ganglia in the amphibian embryo. IV. Heterotopic transplantations of the postauditory placodal material upon the head and body of *Amblystoma punctatum*. J. Comp. Neur., 48.
- , 1929b. Experiments showing the role of migrating neural crest (Mesectoderm) in the formation of head skeleton and loose connective tissue in *Rana palustris*. Roux' Arch., 118.
- , 1931. Studies on the migratory lateral-line primordia in *Amblystoma*. Abst., Proc. Am. Assoc. Anat., Anat. Rec. 48, suppl.
- , 1933. The development of lateral-line sense organs in amphibians observed in living and vital-stained preparations. J. Comp. Neur., 57.

- STRONG, O. S., 1895. The cranial nerves of amphibia. *J. Morph.*, 10.
- SZEPSENWOL, J., 1935. L'existence de la cellule de MAUTHNER chez les amphibiens anoures. *C. r. Soc. Biol. Paris*, 118.
- TRAMPUSCH, H. A. L., 194. On ear-induction. *Acta Neerl. Morph. norm. et path.*, 4.
- VAN CAMPENHOUT, E., 1935. Experimental researches on the origin of the acoustic ganglion in Amphibian embryos. *J. exp. Zoöl.*, 72.
- WADDINGTON, C. H., and NEEDHAM, J., 1936. Evocation, individuation and competence in amphibian organiser action. *Proc. Acad. Wetensch. (Amsterdam)* 39.
- YNTEMA, C. L., 1933. Experiments on the determination of the ear ectoderm in the embryo of *Amblystoma punctatum*. *J. exp. Zoöl.*, 65.
- , 1937. An experimental study of the origin of the cells which constitute the VIIth and VIIIth ganglia and nerves in the embryo of *Amblystoma punctatum*. *J. exp. Zoöl.*, 75.
- , 1939. Self-differentiation of heterotopic ear ectoderm in the embryo of *Amblystoma punctatum*. *J. exp. Zoöl.*, 80.
- , 1943. An experimental study on the origin of the sensory neurons and sheath cells of the IXth and Xth cranial nerves in *Amblystoma punctatum*. *J. exp. Zoöl.*, 92.
- ZWILLING, E., 1941. The determination of the otic vesicle in *Rana pipiens*. *J. exp. Zoöl.*, 86.