

Die morphologische Rekapitulation des Grundplans bei Wirbeltierembryonen und ihre entwicklungsphysiologische Bedeutung¹⁾.

Von
F. E. LEHMANN (Bern).

(Als Manuskript eingegangen am 29. April 1938.)

Die Primitiventwicklung der Wirbeltiere hat von jeher die Embryologen lebhaft beschäftigt. Besonders der Umstand, dass die jungen Embryonalstadien der verschiedenen Wirbeltiergruppen weitgehend übereinstimmen, hat seit den Zeiten K. E. VON BAER'S zu verschiedenen Deutungsversuchen angeregt. Heute wissen wir, dank der durch VOGT²⁾ ausgebauten Farbmarkierungsmethode, dass vor allem die Entwicklung des Grundplanes bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen sehr ähnlich verläuft. Schon das Anlagemuster zu Beginn der Gastrulation stimmt, wie neuerdings von PASTELLS³⁾ nachgewiesen wurde, bei Anamniern und Amnioten weitgehend überein. Die Gastrulationsvorgänge bauen eine Embryonalanlage auf, die bei allen Wirbeltieren im wesentlichen dieselbe Architektur besitzt. Die Topographie der dorsalen Achsenorgane im Rumpf und die Gestaltung von Gehirn und Kiemendarm im Kopf weist zahlreiche Züge auf, die allen Wirbeltieren eigen sind. Die weitere Entwicklung dieser Organsysteme schlägt dann freilich bei den verschiedenen Gruppen abweichende Bahnen ein. Man denke etwa an die Entwicklung des Gehirns, des Visceralskeletts und der Chorda bei Fischen und Amnioten.

¹⁾ Herrn Prof. K. HESCHELER, der mein Interesse für die Probleme der vergleichenden Morphologie weckte, in Verehrung und Dankbarkeit zum 70. Geburtstag gewidmet.

²⁾ VOGT, W. Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung, II. Roux' Arch. **120**, 1929.

³⁾ PASTELLS, J. Etudes sur la gastrulation des Vertébrés méroblastiques. I—IV, Arch. de Biol. **47/48**, 1936/37.

Was hat die eigentümliche formale Gleichartigkeit der frühembryonalen Entwicklungsvorgänge zu bedeuten? Sind die angelegten und später zum Teil wieder verschwindenden Primitivorgane einfache Reminiszenzen ohne weitere funktionelle Bedeutung, oder haben sie eine, wenn auch vorübergehende Funktion in den ablaufenden Formbildungsprozessen zu erfüllen?

DE BEER⁴⁾ hat diese Erscheinung neuerdings erörtert und versucht, sie entwicklungsmechanisch zu deuten. Er sagt (S. 108): «Repetition of ancestral ontogenetic stages in the ontogeny of the descendant, whether retarded or accelerated, is due to the transmission of internal factors from ancestor to descendant.» Welcher Natur diese inneren Faktoren sind, die eine Gleichartigkeit frühembryonaler Vorgänge bedingen, erörtert DE BEER nicht.

NEEDHAM⁵⁾ kommt im Schlusskapitel seiner *Chemical Embryology* (S. 1637) ebenfalls auf die Bedeutung embryonaler Grundformen zu sprechen: «Old adult characters are eliminated from ontogeny, as GARSTANG puts it, unless required as temporary bases for new characters.» Hier wird nun die Vermutung klar formuliert, dass altertümliche, embryonale Grundformen als vorübergehende, aber unentbehrliche Grundlagen für die Organogenese des erwachsenen Tieres dienen können. Wie man sich die morphogenetische Leistung dieser vorübergehenden Grundlagen vorzustellen habe, wird freilich nicht auseinandergesetzt.

Diese Frage nach der morphogenetischen Bedeutung embryonaler Primitivorgane kann nun an Hand der neueren entwicklungsmechanischen Forschungen genauer erörtert werden. Mit dieser Betrachtungsweise gelangt die Frage der Rekapitulation, die bisher nur vergleichend-morphologischer Analyse und phylogenetischer Theorie Ansatzpunkte bot, z. T. wenigstens in den Kreis experimentell angreifbarer Probleme. Es lässt sich schon heute die Frage prüfen, ob embryonale Primitivorgane, die nur vorübergehend auftreten, morphogenetische Funktionen haben. Allerdings sind keine umfassenden Antworten möglich, da zwar die Amphibienentwicklung einige recht gut untersuchte Beispiele liefern kann, aber die andern Wirbeltiergruppen noch relativ wenig bekannt sind.

Im folgenden seien einige besonders gut untersuchte Beispiele zusammengestellt.

⁴⁾ DE BEER, R. G. *Embryology and evolution*. Oxford, 1930.

⁵⁾ NEEDHAM, J. *Chemical embryology*, III. Cambridge 1931.

Ein wichtiger Vorgang bei der Entwicklung des Grundplanes ist die Bildung und Einwanderung des Chordamesodermmaterials während der Gastrulation. Dabei unterlagert das Chordamesoderin das Gewebe der künftigen Neuralplatte. Für Fische, Amphibien und Vögel wurde gezeigt, dass das Chordamesodermmaterial als *Organisator*⁶⁾ des Grundbauplans funktioniert. Es ist einerseits für die organische Gestaltung des Chordamesoderms selbst und andererseits für die Induktion der Neuralplatte im Ektoderm verantwortlich. Die Beibehaltung der Gastrulationsvorgänge bedeutet demnach keine funktionslose Reminiszenz, sondern eine entwicklungsphysiologische Vorbedingung für die Organisation des Wirbeltiergrundplans.

Besonders eingehend analysiert wurden einige weitere morphogenetische Funktionen des Chordamesoderms der Amphibien. Die im Bereich des vorderen Urdarmdachs liegende praechordale Platte ist nur während einer relativ kurzen Periode deutlich abgegrenzt⁷⁾. Verschiedene, noch unveröffentlichte experimentelle Befunde des Verfassers zeigen, dass sie während dieser Periode die bilateral symmetrische Massenverteilung im Gehirn entscheidend mitbestimmt. Eine ähnliche Rolle spielen Chorda und Somiten im Rumpf. Nur wenn sie normal gelagert sind, entwickelt sich das Rückenmark normal, d. h. nur unter diesen Bedingungen kommt es zur normalen Topographie der grauen und weissen Substanz⁸⁾ 9). Die segmentale Anordnung der Spinalganglien und der Nervenwurzeln wird durch die Metamerie der angrenzenden Somiten bestimmt¹⁰⁾. Ferner scheint auch die segmentale Anordnung der knorpeligen Wirbelbogen nur bei Anwesenheit der Somiten zustande zu kommen.

⁶⁾ SPEMANN, H. Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. Berlin 1936.

⁷⁾ ADELMANN, H. B. The development of the prechordal plate and mesoderm of *Amblystoma punctatum*. J. Morph. **54**. 1932.

⁸⁾ LEHMANN, F. E. Entwicklungsstörungen in der Medullaranlage von Triton, erzeugt durch Unterlagerungsdefekte. Roux'Arch. **108**. 1926.

⁹⁾ HOLTFRETER, J. Der Einfluss von Wirtsalter und verschiedenen Organbezirken auf die Differenzierung von angelagertem Gastrulaektoderm. Roux' Arch. **127**. 1933.

¹⁰⁾ LEHMANN, F. E. Further studies on the morphogenetic role of the somites in the development of the nervous system of Amphibians. The differentiation and arrangement of the spinal ganglia in *Pleurodeles waltli*. J. exp. Zool. **49**. 1927. DETWILER, S. R. Neuroembryology. New York 1936. Kap. XII: Experiments upon segmentation in the nervous system. S. 145.

So zeigen die entwicklungsmechanischen Befunde, dass die Primitivanlagen der Amphibien Träger wesentlicher entwicklungsphysiologischer Funktionen sind. Es wiederholt sich in der Frühentwicklung nicht einfach eine Stufenreihe phylogenetisch alter Formbildungsstadien, die für die weitere Entwicklung bedeutungslos sind und die ohne Nachwirkung auf die spätere Entwicklung verändert werden können.

Die frühen, formal z. T. sicher altertümlichen Stadien sind vielmehr die notwendige Voraussetzung für die Entwicklung der Endstadien. Die einzelnen Primitivanlagen sind Träger besonderer entwicklungsphysiologischer Kräfte. Nur wenn z. B. die induzierenden Kräfte im topographisch richtigen Muster verteilt sind, werden sie das benachbarte Anlagenmaterial zu normaler Entwicklung veranlassen. Besonders deutlich wird das bei der Abhängigkeit der Bildung der Neuralplatte von den Wirkungen des Chordamesoderms, wie es oben dargelegt wurde.

So lässt sich heute, zum mindesten für die Amphibien zeigen, dass Keimblatt- und Urkörperbildung zur Sonderung entwicklungsphysiologisch wichtiger Primitivanlagen führen, die z. T. wie die praechordale Platte, bald wieder verschwinden.

Es ist schon oben darauf verwiesen worden, dass bei Fischen, Sauropsiden und Säugern die Keimblattbildung und Urkörperentwicklung in recht ähnlicher Weise wie bei Amphibien vor sich gehen. Die Frage ist nun, ob die Ähnlichkeit der morphologischen Struktur ein Ausdruck dafür ist, dass ähnlich entwickelte Primitivanlagen ähnliche entwicklungsphysiologische Funktionen haben. Diese Frage kann heute noch nicht umfassend beantwortet werden. Für die Vögel liegen immerhin schon heute Hinweise auf ähnliche funktionelle Beziehungen der Primitivanlagen vor. Die Bedeutung des Urdarmdachs für die Induktion der Neuralplatte wurde bereits erwähnt. Ferner scheint zwischen der Anordnung der Somiten und der Form des Rückenmarks eine ähnliche Beziehung wie bei den Amphibien zu bestehen. Fehlt die Chorda und sind Somiten median verschmolzen, so nimmt das Neuralrohr beim Hühnerembryo dieselbe atypische Form an mit exzentrischem Lumen¹¹⁾, wie beim Amphibienkeim unter den entsprechenden Verhältnissen.

¹¹⁾ WOLFF, E. Sur la formation d'une rangée axiale des somites chez l'embryon de Poulet après irradiation du nœud de Hensen. C. R. de la Soc. de Biol. 118. 1935.

Diese Befunde bekräftigen die Vermutung, dass morphologische Ähnlichkeit der Frühstadien bei Wirbeltieren auf ähnliche morphogenetische Funktionen der Primitivanlagen hinweisen kann.

Die Vorgänge der Primitiventwicklung bei den Wirbeltieren dürfen im ganzen als Ausdruck eines konservativen Prinzips gelten. War es anfänglich nur die formale Seite, die eigentliche morphologische Rekapitulation, die den Forschern auffiel, so sehen wir heute, dass diese morphologische Rekapitulation in einigen Fällen nachweislich mit der konservativen Erhaltung entwicklungsphysiologischer Korrelationen eng verknüpft ist. Die Frage taucht auf, wie weit der Primitiventwicklung der Wirbeltiere ein altüberkommener Funktionsplan zugrunde liegt, der von allen Klassen anfänglich noch nach Möglichkeit benutzt, erst in den späteren Phasen der Entwicklung mehr und mehr verlassen wird.

Weitere Forschungen werden erweisen müssen, wie weit das entwicklungsphysiologische Grundschema der Frühentwicklung bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen im einzelnen übereinstimmt und wie eng die Zusammenhänge zwischen entwicklungsphysiologischer und morphologischer Rekapitulation sind.

Für das Verständnis der Wirbeltierentwicklung sind aber nicht nur die Vorgänge der Rekapitulation, sondern auch die mehr oder weniger frühzeitigen Abweichungen vom Grundschema wesentlich. Es sind ja gerade diese spezifischen Modifikationen des Grundtypus, welche die einzelnen Tierformen charakterisieren¹²⁾. Wir stossen hier auf die genetisch-entwicklungsphysiologische Seite des Formbildungsproblems. Zahlreiche Untersuchungen¹³⁾ über die Entwicklung von Organen, die durch mutierende Gene beeinflusst werden, zeigen wie einzelne Entwicklungsprozesse, mehr oder weniger frühzeitig durch Wirkung einzelner Gene abgeändert, spezifische Veränderungen des Habitus und der Organisation ergeben. So fragt sich auch für die Entwicklung der Wirbeltiere, wann und in welcher Weise Erbfaktoren in das Grundschema der auf Rekapitula-

¹²⁾ SEWERTZOFF, A. N. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena 1931.

¹³⁾ S. z. B.: KÜHN, A. Entwicklungsphysiologisch-genetische Ergebnisse an *Ephestia kühniella*. Z. f. ind. Abst. u. Vererb. 73. 1937.
GOLDSCHMIDT, R. Physiological Genetics. Philadelphia 1938.

tion eingestellten Entwicklungsvorgänge eingreifen und sie verändern. TWITTY¹⁴⁾ hat bei *Triturus*arten eine Analyse solcher genetisch-entwicklungsphysiologischer Korrelationen bei der Bildung artspezifischer Pigmentmuster aufgenommen.

So hat das Problem der Rekapitulation und der Modifikation embryonaler Formen, welches von der klassischen Morphologie herausgearbeitet wurde, seine Aktualität nicht verloren, es hat im Gegenteil heute an Interesse gewonnen, wo wir beginnen, seine genetische und entwicklungsphysiologische Seite zu erforschen.

¹⁴⁾ TWITTY, V. C. Correlated genetic and embryological experiments on *Triturus*. J. exp. Zool. 74. 1936.