

Abhängigkeit der metamorphotischen Kiemenrückbildung vom Gesamtorganismus der *Salamandra maculosa*.

Von

Werner Kornfeld.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien, Zoologische Abteilung¹⁾.)

Mit 3 Figuren im Text und Taf. IX und X.

Eingegangen am 5. April 1914.

In einer vorläufigen Mitteilung (1913) berichtete ich über die Resultate von Versuchen über Kiementransplantationen an Salamanderlarven. Ich hoffte damals, daß es mir bald möglich sein würde, einige ergänzende Versuchsreihen und histologische Untersuchungen durchzuführen und dann eine genaue Darstellung des gesamten Erscheinungskomplexes zu bieten. Leider machen mir aber andere Arbeiten eine Vervollständigung der Versuche in dem gedachten Sinne vorderhand unmöglich. Um nun die Mitteilung der näheren Beweise für die damals aufgestellten Behauptungen nicht unnötig lange zu verzögern, sehe ich mich genötigt, meine Befunde schon jetzt vorzubringen, obwohl ich mir des Umstandes wohl bewußt bin, daß zu einer kausalen Durcharbeitung der aufgegriffenen Fragen noch eine Reihe wichtiger Untersuchungen fehlt.

Die Versuche wurden in der zoologischen Abteilung der Biologischen Versuchsanstalt in Wien in der Zeit vom September 1912

¹⁾ Diese Arbeit wurde unter dem Titel: Mitteilungen aus der Biologischen Versuchsanstalt der kaiserl. Akademie der Wissenschaften, Zoologische Abteilung, Vorstand H. PRZIBRAM. 3. Abhängigkeit der metamorphotischen Kiemenrückbildung vom Gesamtorganismus der *Salamandra maculosa* von WERNER KORNFELD, im Akademischen Anzeiger Nr. VIII angezeigt (eine vorläufige Mitteilung wurde bereits im Biolog. Zentralblatt. Bd. 33. 1913 veröffentlicht).

bis Dezember 1913 durchgeführt. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle dem Leiter der Abteilung, Herrn Prof. Dr. HANS PRZIBRAM, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie für mannigfache Ratschläge und Anregungen meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Zu besonderem Danke bin ich ferner Herrn Dr. EDUARD UHLENHUTH verpflichtet, dessen Arbeiten über Transplantation des Amphibienauges den Anstoß zu den vorliegenden Untersuchungen gaben und der meine Arbeit stets durch außerordentlich wertvolle praktische und theoretische Winke förderte.

I. Die Literatur über experimentell nachgewiesene Abhängigkeit der Organe vom Gesamtorganismus.

Die mannigfachen wechselseitigen Beziehungen des Gesamtorganismus und seiner Teile bieten der experimentellen Biologie eine ebenso mannigfache Reihe von Problemen, deren Lösung mit besonderem Erfolg mit Hilfe der Transplantationsmethode versucht wird. Es ist gelungen, auf diesem Wege eine Reihe von Beeinflussungen, die man schon nach dem normalen Verhalten der Organismen vermuten mußte, mit Sicherheit nachzuweisen und andere bis dahin noch unvermutete neu aufzudecken. In anderen Fällen wieder haben es negative Ergebnisse des Experimentes wahrscheinlich gemacht, daß sich die Organe in den betreffenden Punkten auch unter den natürlichen Bedingungen selbständig, vom Gesamtorganismus — d. h. von der Gesamtheit der übrigen Organe — unbeeinflußbar verhalten.

Solche Fälle scheinen vor allem bei allen systematisch charakterisierenden Eigenschaften vorzuliegen. Ich erinnere hier an die Verhältnisse bei der gärtnerisch verwendeten Pfropfung, die in den meisten Fällen (scheinbare Ausnahmen sollen später noch besprochen werden) zeigen, daß das Pfropfreis durch den Grundstock in seiner systematischen Natur nicht beeinflußt wird (s. besonders VÖCHTING 1892). Dasselbe zeigen auch zahlreiche Versuche auf zoologischem Gebiete. Vereinigungen von Stücken verschiedener Regenwurmarten weisen keine Änderung des Art- oder Rassencharakters in den Teilstücken auf, ebensowenig Vereinigung von Teilen verschiedener Varietäten von Haarsternen, verschiedener Arten von Fröschen u. a. Auch bei der Regeneration verhalten sich die vereinigten Teilstücke vollkommen selbständig voneinander. (Eine Zusammenstellung derartiger Versuche und ausführliche Literaturangaben finden sich bei KORSCHOLT 1907 und bei SCHÖNE 1912.)

Auch innerhalb derselben Art und Rasse behalten Gewebe, die von einer Region des Körpers in eine andere (auf dasselbe Individuum oder auf ein anderes) verpflanzt werden, die für ihre ursprüngliche Lage charakteristische Eigenart bei. So verändert nach MARCHAND (1901, zit. nach SCHÖNE 1912) an Stelle von Nasenhaut verpflanzte Armhaut ihren Charakter nicht. Die Eigenart von Haaren der Bauchhaut von Mäusen bleibt, auch wenn sie auf den Rücken verpflanzt wird, unverändert (SCHÖNE 1912). Bei diesen Versuchen zeigte sich auch der Haarstrich unabhängig davon, in welcher Richtung im Verhältnis zur Längsachse des Empfängers das transplantierte Stück aufgelegt wurde. Umgedrehte Hautstücke behielten ihren nun dem der Umgebung entgegengesetzten Haarstrich unverändert bei. Auch lokal begrenzte Bildungspotenzen jugendlicher Gewebe werden im allgemeinen durch Transplantation nicht abgeändert.

Abweichend lauten einige Angaben über die Pigmentierung transplantierter Haut. Während diese nämlich in vielen Fällen ebenfalls vom Wirtstier unabhängig bleibt (so WINKLER 1910, WEIGL 1913), werden in andern Fällen Änderungen der Färbung des Transplantates unter dem Einfluß der umgebenden Haut des Wirtstieres angegeben. (Solche Befunde sind beispielsweise zusammengestellt bei WEIGL 1913). Es ist aber ausdrücklich zu betonen, daß, auch wenn solche Beeinflussung in bestimmten Fällen mit Sicherheit nachgewiesen sein sollte, diese Tatsache mit den früher erwähnten in keinerlei Widerspruch stünde. Denn es könnte auch hier nicht eine Änderung der wesentlichen eigenen Charaktere der übertragenen Gewebe, sondern nur ein Ein- oder Auswandern von Elementen vorliegen. Daß derartiges vorkommt, zeigen zahlreiche Befunde. Das prägnanteste Beispiel sehen wir wohl bei den als Chimären erklärten Pfropfbastarden; dort erfolgt eine scheinbare Beeinflussung des Pfropfreises durch den Grundstock dadurch, daß von diesem aus Gewebe das Pfropfreis durchwuchern oder umwachsen. Es kann so das Pfropfreis in bezug auf Färbung, Gestalt usw. scheinbar Charaktere annehmen, die eine Mittelstellung zwischen den Eigenschaften von Grundstock und Pfropfreis einnehmen.

Ebenso verhält es sich bei dem von HARRISON (1904) beschriebenen Übergreifen der dunkeln Seitenlinie von einem Vorderleib einer *Rana sylvatica* auf den mit ihm vereinigten hellen Hinterleib einer *Rana palustris*.

Auch Befunde von CRAMPTON (1897, 1898 zit. nach CRAMPTON 1899) über ein bei Vereinigung von Schmetterlingspuppen verschie-

dener Art in Ausnahmefällen stattfindendes Annehmen der Färbung der größeren Komponente durch die kleinere, dürfte in einem derartigen Durchtritt von Elementen an der Vereinigungsstelle seine Erklärung finden. Endlich scheinen auch bei den später noch zu besprechenden funktionellen Beeinflussungen des Transplantates in manchen Fällen Durchwachungen eine Rolle zu spielen.

Außer geformten Elementen wandern auch Lösungen aus der einen Komponente in die andere ein. Die Lösungen der Nährsalze werden aus dem Grundstock in das Pfropfreis übertragen, die Assimilate aus dem Pfropfreis treten in den Grundstock ein. Ebenso findet bei tierischen Objekten Übertritt der das Transplantat ernährenden Stoffe aus dem Wirtsorganismus statt. Ein Übertritt von nicht »plastischen« Stoffen ist im Pflanzenreich wiederholt angegeben worden. So beschrieb GUIGNARD (1907) eine Wanderung der Blausäure liefernden Glykoside aus blausäurehaltigen in blausäurefreie *Phaseolus*-Arten. Die Beweiskraft seiner Untersuchungen wird allerdings jetzt angezweifelt. LINDEMUTH (1877) gab in einem Fall eine Wanderung eines Farbstoffes bei Vereinigung verschieden gefärbter Kartoffelrassen an. Doch erscheint es in diesem Falle zweifelhaft, ob es sich nicht doch um eine in der scheinbar beeinflussten Komponente selbst stattfindende Farbproduktion handelte, die auch ohne Beeinflussung durch die andere Komponente event. auftreten könnte. Auch VÖCHTING beschreibt einen ähnlichen Fall, den er aber selbst nicht als aus Beeinflussung durch die andere Komponente, sondern durch Farbproduktion auf den Wundreiz hin erklärbar findet. Endlich finden sich Angaben über Wanderung von Alkaloiden bei MOENS (1882), LEERSUM (1900), STRASBURGER (1885 u. 1906), GRAFE und LINSBAUER (1906) und in einer ausführlichen und wie es scheint sehr kritischen Arbeit von MEYER und SCHMIDT (1910).

Ein solches Übertreten von Stoffen können wir natürlich auch noch nicht als Beeinflussung der einen Komponente durch die andere bezeichnen. Doch kann von den eingewanderten Stoffen nun ein Einfluß ausgehen, der eine Änderung in dem Gewebe der betreffenden Komponente selbst hervorruft. Von GRAFE und LINSBAUER wurde beispielsweise angenommen, daß es sich bei ihren Resultaten nicht um ein einfaches Übertreten des Alkaloides handle, sondern daß in der einen Komponente eine ihr ursprünglich fremde Alkaloidbildungsfähigkeit unter dem Einfluß der andern Komponente hervorgerufen wurde. STRASBURGER wieder schrieb dem übertretenden Atropin eine Beeinflussung der Knollenbildung zu. Doch wurden

die Resultate dieser beiden Arbeiten nicht allgemein als beweisend angesehen.

Der einfachste Fall einer wirklichen sicher festgestellten Beeinflussung ist die Beeinflussung der einen Komponente durch die von der andern her erfolgende Ernährung. Durch sie scheint vor allem die Dauer der Erhaltung eines Transplantates und sein Wachstum, in einigen Fällen aber auch sein Habitus, bestimmt zu werden. Als Beispiel hierfür möge wieder die Erfahrung der Gärtner dienen, daß ein Pfropfreis je nach der Unterlage einen verschiedenartigen Wuchs aufweisen kann, so etwa in einem Fall mehr strauchig, im andern Fall mehr baumartig erscheint. Diese Verschiedenheit dürfte wohl auf die verschiedene Menge zugeführter Nährstoffe, sowie auf die quantitative Verschiedenheit der für den Stofftransport zur Verfügung stehenden Kräfte zurückzuführen sein. Die Ernährung spielt jedenfalls auch bei der von BORN (1897) gefundenen Tatsache eine Rolle, daß von zwei miteinander vereinigten Teilstücken von Froschlarven oft das eine an Größe zurückbleibt. Die zugleich festgestellte, später noch zu besprechende Erscheinung, daß sich die beiden Teilstücke trotzdem genau gleichzeitig verwandelten, daß auch die einzelnen Entwicklungsschritte (beispielsweise das Hervorbrechen der Hinterbeine) gleichzeitig an beiden Stücken vor sich gehen, beweist, daß von dieser Beeinflussung der quantitativen Ausbildung der Teilstücke durch günstige oder ungünstige Ernährung das Entwicklungstempo wenigstens in diesem Falle unabhängig war (daß also für die später zu besprechende »Synchronie« der Entwicklung andere Faktoren verantwortlich sein müssen).

Ernährung durch das Wirtstier könnte auch bei der von KOPEĆ (1911) festgestellten Tatsache, daß bei Schmetterlingen in Weibchen verpflanzte Hoden hypertrophieren, in Männchen verpflanzte Ovarien in ihrer quantitativen Ausbildung zurückbleiben, eine Rolle spielen. (KOPEĆ selbst erklärt die Erscheinung durch den im Männchen und im Weibchen verschieden großen Raum, der für die Entwicklung der Gonade zur Verfügung steht. Auch in andern Fällen könnten solche mechanische Faktoren eine Wirksamkeit haben.)

Es erscheint außerordentlich interessant, daß auch Eigentümlichkeiten des Wachstums, die, soweit sie innerhalb der systematischen Einheit labil sind, auch am Transplantat leicht durch Nahrungseinflüsse verändert werden können, soweit sie für eine systematische Einheit charakteristisch sind, auch bei der Transplantation beibehalten werden. So wächst nach WEIGL (1913) Axolotlhaut auf Sala-

manderlarven entsprechend ihrer Arteigentümlichkeit schneller als die wirtseigene Salamanderlarvenhaut, was sich erstens durch ein Überwuchern derselben zeigt und zweitens auch durch Messungen festgestellt wurde. Da nun die Ernährungsbedingungen, soweit es auf den Wirtsorganismus ankam, für das Transplantat doch sicher eher ungünstiger waren als für die wirtseigene Haut, müssen wir hierin tatsächlich ein Festhalten einer systematischen Eigentümlichkeit erblicken, die uns von vornherein leicht beeinflußbar erscheinen konnte.

An die Einflüsse der Nahrungszufuhr wären die anderer spezifischer Stoffe anzureihen, und zwar sei hier vor allem an die Wirksamkeit der inneren Sekretion erinnert. Diese spielt wohl eine größere Rolle bei der Frage nach der Beeinflussung des Gesamtorganismus durch seine Teile, bzw. des Wirtes durch das Transplantat. Doch wurde wenigstens eine Gruppe solcher Einflüsse auch als vom Gesamtorganismus dem Teil, vom Wirtsorganismus dem Transplantat weitergegeben, nachgewiesen. Bei der Transplantation von Organen, die sekundäre Geschlechtscharaktere aufweisen, konnte festgestellt werden, daß diese durch den Geschlechtscharakter des Empfängers beeinflußt werden. Durch die Gonadentransplantationen (s. beispielweise besonders STEINACH 1912 u. 1913) ist es andererseits höchst wahrscheinlich gemacht worden, daß derartige Beeinflussungen ihre Ursache in einer inneren Sekretion vom interstitiellen Gewebe der Gonade her hat. Es können auf diesem Wege sowohl ständige Geschlechtscharaktere durch das Geschlecht des Empfängers beeinflußt werden — so entwickelt sich nach BRESKA (1910) der Rückenhautstreifen des Weibchens von *Triton cristatus*, auf das Männchen überpflanzt, zu dem für dieses charakteristischen Kamme — als auch periodisch auftretende Charaktere durch den momentanen geschlechtlichen Entwicklungszustand des Empfängers. So ist nach L. LOEB (1911) bei Uterustransplantationen am Meerschweinchen die Decidua-bildung außer vom Geschlechtszustand des spendenden Weibchens auch vom Geschlecht und vom Geschlechtszustand des Empfängers abhängig. Nach HARMS (1912) zeigen zurückgebildete Daumenschwielen kastrierter männlicher Frösche, auf normale brünstige Männchen verpflanzt, vollständige Aufdifferenzierung, während sich normale Daumenschwielen, auf Kastraten verpflanzt, zurückbilden. Andere Fälle führen zu den später zu erörternden zeitlichen Beeinflussungen von Entwicklungsvorgängen hinüber. So die von RIBBERT (1897) beschriebene Tatsache, daß bei der Transplantation der noch unausgebildeten Mamma eines Meerschweinchens auf das Ohr, die

Mamma sich dort zu einem zwar nicht ganz normalen aber doch funktionierenden Organ entwickelte, das genau zur selben Zeit wie die wirtseigenen Mammarydrüsen Milch produzierte, nämlich als der Empfänger geworfen hatte. Die drei letzten Versuche zeigten auch, daß die Beeinflussung durch die innere Sekretion nicht an den Ort gebunden sei, an dem die sekundären Geschlechtscharaktere normalerweise zur Entwicklung gelangen: HARMS verpflanzte die Dauerschwielen der Frösche auf die Dorsalseite des Kopfes, L. LOEB die Uterusstücke in subcutanes Gewebe, RIBBERT die Mammarydrüsen in Gewebe des Ohres, und trotzdem traten die besprochenen Beeinflussungen ein.

Zwei Gruppen von Erscheinungen sollen hier ganz kurz erwähnt werden, weil sie meist ebenfalls (so auch bei KORSCHOLT 1907 und bei SCHÖNE 1912) als Beeinflussungen des Transplantates durch den Wirtsorganismus behandelt werden. Die eine betrifft die angebliche Umkehrung der Polarität eines Transplantates unter dem Einfluß der entgegengesetzten Polarität des Wirtsgewebes. In Wirklichkeit scheint es sich bei den betreffenden Erscheinungen aber nicht um eine spezifische Beeinflussung des Transplantates durch den Wirt, sondern im Gegenteil um das gesetzmäßige Beibehalten einer sich auch sonst zeigenden, einseitig beschränkten Regenerationsfähigkeit zu handeln. Hierfür spricht vor allem die Tatsache, daß solche »Polaritätsumkehrungen« auch bei einfacher — nicht mit Transplantation verbundener — Regeneration vorkommen, sowie bestimmte Gesetzmäßigkeiten bei diesen Erscheinungen, die ebenfalls ihre Identität mit normalen Regenerationserscheinungen wahrscheinlich machen. Immerhin wäre es möglich, daß einzelne Fälle sich dieser Erklärungsweise nicht einfügen. (Näheres über diese komplizierten Fragen siehe besonders bei PRZIBRAM 1909 u. 1913.)

Die zweite Gruppe von Erscheinungen ist die funktionsgemäße Umgestaltung des Transplantates, speziell bei Überpflanzung von Knochen und von Blutgefäßen. Venenstücke erfahren, wenn sie an die Stelle von Arterienstücken verpflanzt werden, eine Verdickung, die ihnen bald ein arterienähnliches Aussehen verleiht. Knochen erlangen, an Stelle anderer verpflanzt, die Struktur, die für die betreffende Stelle charakteristisch ist. Dabei aber scheint es sich in einigen Fällen nicht um eine Umwandlung der übertragenen Gewebe selbst, sondern um eine Verdrängung derselben durch mit funktionsgemäßer Struktur regenerierende Gewebe des Wirtsorganismus zu handeln. In andern Fällen scheint allerdings eine solche Verdrän-

gung durch Wirtsgewebe ausgeschlossen, so beispielsweise wenn bei Knochentransplantationen der ursprüngliche wirtseigene Knochen samt Periost vollständig entfernt wurde. Doch auch in diesen Fällen dürfte nicht eine Umwandlung der bestehenden Strukturen des Transplantates vorliegen, sondern eine nach ursprünglicher Rückbildung von Teilen desselben (des eigentlichen Knochens) vom Transplantat her (vom mitverpflanzten Periost) erfolgende Regeneration mit Herstellung funktionsgemäßer Strukturen. Hier erscheint also tatsächlich eine physiologische Eigenschaft des Transplantates, die Regenerationsart, beeinflußt, allerdings nicht durch eine spezifische Einwirkung des Wirtsorganismus, sondern nur durch eine dem Transplantat durch seine Lage im Wirtsorganismus aufgedrungene, wohl rein passive Funktion. (Widerstand gegen Druck- und Zugwirkungen.)

Wir gelangen nun zu der Besprechung des Gebietes, zu dem auch die vorliegende Arbeit einen bescheidenen Beitrag liefern soll. Es sind hier zweierlei Fälle zu unterscheiden: Solche, bei denen die prinzipielle Entwicklungsart des Transplantates beeinflußt wird, und solche, bei denen nur der zeitliche Ablauf eines Entwicklungsvorganges am Transplantat durch den Wirtsorganismus bestimmt wird. Zu der ersten Gruppe gehören die außerordentlich interessanten Befunde über Linsenbildung aus indifferenter Bauchhaut bei Übertragung derselben auf die Augenblase (LEWIS 1904, zit. nach SCHÖNE 1912), sowie über Kiemenbildung aus sonst nicht Kiemen bildendem Ektoderm aus der Nachbarschaft der Kiemenregion bei Überpflanzung in die Kiemenregion (EKMAN 1913b). Hier anzuschließen wären auch die viel umstrittenen Beeinflussungen transplantierte Gonaden durch den Wirtsorganismus. Diese Frage, die durch ihren Zusammenhang mit der Frage nach der Möglichkeit somatischer Induktion der Keimzellen von größter allgemeiner Wichtigkeit erscheint, ist wohl noch als offen zu betrachten. Die positiven Resultate GUTHRIES (1907) werden vielfach angezweifelt, ebenso führten spätere Versuche zu keinem überzeugenden Befund. In neuester Zeit werden positive Ergebnisse wieder von KAMMERER (1913) bei *Salamandra maculosa* angegeben, jedoch nur bei künstlich an der Tragamme induzierten Charakteren.

Aus der zweiten Gruppe liegt eine größere Anzahl von Befunden vor. Die Bedeutung dieser Befunde liegt darin, daß durch sie eine Reihe von Fragen, die der deskriptiven Biologie unzugänglich ist, deren Existenzberechtigung sogar erst durch das Experiment bewiesen werden konnte, der Lösbarkeit näher gebracht wird.

Wenn wir die Entwicklung eines Organismus betrachten, sehen wir, daß immer eine Anzahl von Prozessen in gesetzmäßiger Weise parallel nebeneinander hergeht, so daß einem bestimmten Stadium des einen Entwicklungsprozesses ein bestimmtes Stadium der andern, sich gleichzeitig am selben Individuum abspielenden Prozesse entspricht. Es sind dies erstens die Prozesse, die sich an den in Mehrzahl vorhandenen gleichen Organen abspielen, zweitens aber auch die Entwicklungsprozesse an den verschiedenartigen Organen. Wir können diese Erscheinung, den gesetzmäßig geregelten gleichzeitigen Verlauf von Entwicklungsvorgängen, als Synchronie der Entwicklungsprozesse bezeichnen.

Als Erklärung für diese Synchronie im normalen Entwicklungsgang der Organismen nahm man früher wohl allgemein das gleiche Alter der verschiedenen Teile eines Individuums und die gleichen Bedingungen, denen sie ausgesetzt sind, als ausreichend an. Erst das Experiment brachte den Beweis, daß für diese Erscheinungen, sowie überhaupt für die Regelung der Entwicklung, noch andere Faktoren maßgebend sind.

Als grundlegend sollen zuerst die Erscheinungen des »Zellsynchronismus« besprochen werden. GURWITSCH (1911) hat darauf aufmerksam gemacht, daß für die Tatsache, daß sich alle Zellen eines Zellkomplexes meist synchron entwickeln, beispielsweise sich gleichzeitig teilen, nicht allein ihr gleiches Alter und ihre gleiche Vergangenheit verantwortlich gemacht werden können. Auf seine Anregung untersuchte SOROKINA (1912) die Verhältnisse in einem derartigen Falle. Sie stellte zunächst fest, daß normalerweise die zweite Furchungsteilung am Seeigeelei in beiden Blastomeren bis auf die feinsten Einzelheiten genau gleichzeitig erfolgt, und ging dann an die experimentelle Untersuchung dieser Tatsache. Sie trennte die beiden Zweierblastomeren, und zwar entweder durch Schütteln allein oder durch Zusetzen von Ca-freiem Seewasser und ganz gelindes Schütteln. Die so getrennten Blastomeren blieben — besonders bei Anwendung der zweiten Methode — vollständig ungeschädigt, waren meist nicht deformiert und zeigten normale Entwicklungsgeschwindigkeit im Ablauf der folgenden, zweiten Furchungsteilung. Es zeigte sich aber, daß diese zweite Teilung in den nun unverbunden nebeneinander liegenden Blastomeren in den meisten Fällen nicht mehr genau synchron erfolgte. Da, wie schon bemerkt, eine mechanische Schädigung und damit die Möglichkeit einer Einwirkung verschiedenartiger äußerer Einflüsse auf die beiden getrennten Blastomeren in

den meisten berücksichtigten Fällen ausgeschlossen erscheint, dürfte durch dieses Experiment der Beweis dafür erbracht sein, daß normalerweise durch den Kontakt der beiden Blastomeren und wohl einen durch ihn ermöglichten Stoffaustausch eine synchrone Entwicklung der beiden Blastomeren erzielt wird, während nach Aufheben dieses Kontaktes minimale, auch sonst vorhandene, aber durch die gegenseitige Beeinflussung unwirksam gemachte Verschiedenheiten in den beiden Blastomeren verschieden schnelle Entwicklung bedingen.

Hier ist vielleicht auch eine Tatsache anzureihen, auf deren Zugehörigkeit zu den Erscheinungen der Synchronie UHLENHUTH (1913b) zuerst aufmerksam gemacht hat. HERBST (1912, S. 26) fand, daß Spermakerne von *Strongylocentrotus*, die in parthenogenetisch sich entwickelnde Eier von *Sphaerechinus* eindringen, ohne zu kopulieren, in ihrer momentanen Färbbarkeit Schritt halten mit der dem augenblicklichen Teilungszustand entsprechenden Färbbarkeit des Eikernes, bzw. des Kernes derjenigen Blastomere, in die der Spermakern zu liegen kommt.

Aus der weiteren Entwicklung der Organismen sind hauptsächlich einige besonders auffällige Entwicklungserscheinungen daraufhin untersucht, wie weit ihr Verlauf durch den Zusammenhang der Teile des Organismus geregelt ist.

Mit der allgemeinsten Entwicklungserscheinung, dem Altern der Individuen und der dadurch bestimmten Lebensdauer beschäftigte sich VÖCHTING (1892). Er fand, daß bei Pfropfungen die Lebensdauer des Pfropfreises verlängert werden könne, und schrieb diese wie andere Beeinflussungen der Lebensdauer der einen Komponente durch die andere Ernährungseinflüssen zu. Daß die Ernährungseinflüsse die Entwicklungsgeschwindigkeit des Gesamtorganismus beeinflussen können, ist eine bekannte und feststehende Tatsache, ihre spezielle Wirksamkeit bei den Erscheinungen des Alterns ist erst in neuerer Zeit von CHILD (1911) bewiesen und untersucht worden. Es scheint aber — und zwar besonders auf Grund der gleich zu besprechenden Erscheinungen — die Bestimmung der Entwicklungsgeschwindigkeit am Einzelorgan durch andere, von der Ernährung unabhängige Einflüsse vom Gesamtorganismus her zu erfolgen. Zwischen die Beeinflussung des Gesamtorganismus durch die Außenwelt, etwa am Wege der Ernährung, und die Beeinflussung des Einzelorgans durch den Gesamtorganismus ist eine Änderung der Beeinflussungsart eingeschaltet. Wie weit bei den VÖCHTINGSchen Ergeb-

nissen noch der direkte Ernährungseinfluß eine Rolle spielen mag, und wie weit schon anders geartete Einflüsse durch den Organismus, ist eine sehr schwer zu entscheidende Frage.

Bei einer Gruppe von Entwicklungserscheinungen ist uns die Art der Beeinflussung mit großer Wahrscheinlichkeit bekannt: Bei der Entwicklung der Geschlechtsreife. Hier spielt offenbar bei der Beeinflussung der Organe durch den Gesamtorganismus die innere Sekretion die Hauptrolle. Auf dem Umweg über sie erst ist die Beeinflussung des Auftretens des geschlechtsreifen Zustandes in letzter Linie auch durch äußere Faktoren, wie Ernährungseinflüsse, möglich. Allerdings können wir dies bisher nur von den Wirbeltieren mit Sicherheit sagen. Wie weit innere Sekretion auch bei den andern Tieren und bei den Pflanzen eine Rolle spielt, ist eine noch offene Frage. Daß aber auch bei Pflanzen der Eintritt der Geschlechtsreife durch Beeinflussung eines Teiles durch einen andern geregelt wird, zeigen wieder Versuche VÖCHTINGS (1892). Er stellte fest, daß das noch mit nicht differenzierten Knospen besetzte Reis der Runkelrübe sich zu einem vegetativen Sproßsystem gestaltet, wenn man es mit einer jungen noch wachsenden Wurzel verbindet, daß es dagegen einen Blütenstand bildet, wenn man es im Frühjahr auf eine alte Rübe pflanzt. Hier wird also der Eintritt der Geschlechtsreife der einen Komponente durch den Entwicklungszustand der andern Komponente bestimmt.

Aus dem Gebiet der wirbellosen Tiere liegt über diese Frage meines Wissens nur ein negativer Befund vor: KOPEĆ (1911)¹⁾ fand, daß bei Schmetterlingen die Entwicklungsgeschwindigkeit transplanzierter Gonaden durch den Wirtsorganismus nicht beeinflußt wird. Es wäre denkbar, daß dies tatsächlich auf einer prinzipiellen Verschiedenheit zwischen den untersuchten Gruppen besteht, da bei den Schmetterlingen ja auch die sekundären Geschlechtscharaktere im Gegensatz zu den Wirbeltieren durch die Gonaden unbeeinflußbar erscheinen (siehe besonders MEISENHEIMER 1907 u. 1908).

Bei den Wirbeltieren liegen mehrere experimentelle Beweise dafür vor, daß hier das Auftreten der für die Geschlechtsreife charakteristischen Erscheinungen vom Gesamtorganismus, und zwar, wie schon gesagt, offenbar durch innere Sekretion vom interstitiellen Gewebe der Gonade her bestimmt werde. Außer den dies beweisenden

¹⁾ Bei UHLENHUTH (1913a) ist dieser Befund irrtümlich in entgegengesetztem Sinne ausgelegt, was ich im Einverständnis mit diesem Autor berichtigen möchte.

den schon erwähnten Versuchen RIBBERTS sprechen dafür auch die Befunde von MEYNS (1912), die besagen, daß das Tempo der Spermatogenese reifer Froschhoden bei Transplantation vom Geschlechtszustand des Empfängers abhängig ist. Unreife Keimzellen werden nicht in diesem Sinne beeinflußt. MEYNS selbst bringt die Befunde mit einer Wirkung der Funktion in Zusammenhang, was mir recht schwer vorstellbar erscheint. Daß unreife Keimzellen unbeeinflußt bleiben, läßt sich wohl so deuten, daß dem spezifischen Einfluß eben nur bestimmte Stadien überhaupt zugänglich sind.

Eine Beeinflussung eines ganz andern Entwicklungsvorganges stellten REHN und WAKABAYASCHI (1912, S. 25—26) fest. Sie fanden, daß bei Knorpeltransplantationen bei jungen Kaninchen der Verknöcherungsprozeß am Transplantat stets genau synchron mit dem an den wirtseigenen Knochen erfolgt. Auch der Verlauf der Verknöcherung muß also vom Gesamtorganismus her geregelt werden.

Einige Arbeiten endlich beschäftigten sich — so wie die vorliegende — mit der Abhängigkeit der metamorphotischen Entwicklungsvorgänge der Amphibien vom Gesamtorganismus. Welcher Art diese Beeinflussungen sind, ist noch unaufgeklärt. Versuche von WINTREBERT (1905—1911) haben gezeigt, daß das Nervensystem bei dem Ablauf der metamorphotischen Vorgänge im Einzelorgan keine Rolle spielt, ähnlich auch Versuche von LOEB (1896). Dagegen ist es bekannt, daß die Gesamtmetamorphose durch äußere Einflüsse wie Nahrung, Wasserhöhe usw. beschleunigt und verzögert werden kann. Aber schon die erste Arbeit, die bei Transplantationen eine Abhängigkeit der Metamorphose der einen Komponente von der andern bewies, BORNS grundlegende »Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven« (1897) zeigten, daß innerhalb des Organismus der Ablauf der Metamorphose nicht mehr durch Ernährungseinflüsse geregelt werde (s. Seite 373). Viel eher könnte man zur Erklärung der Regelung der metamorphotischen Erscheinungen innerhalb des Organismus Einflüsse irgendeiner inneren Sekretion heranziehen. Ein experimenteller Beweis hierfür ist aber bisher nicht erbracht. Es ist sogar zu betonen, daß wir für den Ursprung dieses Einflusses noch keinerlei Anhaltspunkte haben. Der Ausdruck: »Beeinflussung durch den Gesamtorganismus« sagt im allgemeinen: Das Organ wird von der Gesamtheit der übrigen Organe beeinflußt, ohne daß wir betonen, welches von den übrigen Organen dabei eine Rolle spielt, auch wenn wir dies — wie etwa bei der Beeinflussung der Sexualcharaktere — wissen. In dem vorliegenden Falle aber könnte der

Ausdruck vielleicht in einem engeren Sinne zu Recht bestehen. Vielleicht liegt hier gar keine Beeinflussung durch ein spezielles Organ-system vor, sondern tatsächlich ein Einfluß des Gesamtorganismus, ein Einfluß eines allen Teilen gemeinsamen Zustandes, für dessen Regelung nicht etwa eine von einem Organ ausgehende innere Sekretion, sondern ein allgemeiner Zusammenhang der Organe untereinander sorgt. Daß so etwas denkbar ist, zeigen die Erscheinungen des Zellsynchronismus, besonders die besprochenen Ergebnisse SOROKINAS.

Im einzelnen liegen bisher folgende Befunde vor: BORN (1897) stellte fest, daß vereinigte Teilstücke von Anurenlarven sich immer gleichzeitig verwandeln, auch wenn die Ernährungsbedingungen für die beiden Teile ungleich sind, was sich in verschieden starkem Wachstum und dadurch in verschiedener Größe der Teilstücke äußert. Nur ein Befund veranlaßt ihn zu einer ausnahmsweise gegenteiligen Auslegung, eine vorzeitige Rückbildung eines transplantierten Schwanzes. Doch geht aus seiner eigenen Beschreibung des Falles mit größter Wahrscheinlichkeit hervor, daß in diesem einen Fall gar keine metamorphotische, sondern eine pathologische, degenerative Rückbildung vorlag. Die Möglichkeit und die große Wichtigkeit der scharfen Unterscheidung zwischen diesen beiden Erscheinungen wird wohl aus meinen Befunden noch deutlicher hervorgehen.

Daß schon für die von BORN festgestellte Synchronie nicht etwa das gleiche Alter der Teilstücke maßgebend war, geht daraus hervor, daß auch von Tieren desselben Wurfes sich sonst kaum zwei am selben Tag verwandeln, sondern stets außerordentlich große Verschiedenheiten in der Dauer der larvalen Periode auftreten, selbst wenn man mit größtmöglicher Sorgfalt für alle Individuen gleiche Bedingungen zu schaffen sucht.

Speziell mit einer Einzelercheinung der Metamorphose beschäftigen sich die Untersuchungen UHLENHUTHS (1913a) über Augentransplantationen an Amphibienlarven, und zwar hauptsächlich an *Salamandra maculosa*. In ihnen wurde festgestellt, daß die Verwandlung des transplantierten Auges, für die das Verschwinden eines gelben Ringes in der Iris als Kennzeichen aufgestellt wurde, sich unabhängig vom Alter des Spenders zugleich mit der Metamorphose der Augen des Empfängers vollzieht, also offenbar unter dem Einfluß des Empfängers steht. Nur wenn Spender oder Empfänger zur Zeit der Operation knapp vor der Metamorphose stehen, findet die Beeinflussung nicht mehr statt. Steht der Spender in diesem »Larven-

endstadium«, dann ist in seinem Körper den einzelnen Organen, beispielsweise den Augen, offenbar der zur Metamorphose nötige Impuls schon erteilt worden und die Verwandlung erfolgt dann am Einzelorgan (Transplantat!) unabhängig vom Gesamtorganismus (Empfänger!) Ebenso bleibt das Transplantat bei der Metamorphose des Empfängers unverwandelt, wenn dieser zur Zeit der Operation schon im »Larvenendstadium« stand, der Spender dagegen noch nicht. Da aber auch hier immerhin eine starke Beschleunigung der Verwandlung des Transplantates eintrat, ist anzunehmen, daß die »Heterochronie« in diesen Fällen darauf beruht, daß zwischen dem Beginn der Einwirkung des Gesamtorganismus auf das Organ und dem zutretenden der hervorgerufenen Änderung immer ein gewisser Zeitraum liegen muß.

Mit einer analogen Frage beschäftigt sich unter anderm auch eine Arbeit von WEIGL (1913) über Hauttransplantationen an *Salamandra maculosa*, *Triton* und *Amblystoma*. In bezug auf die Metamorphose führt sie zu folgenden Resultaten: »Wenn bei der Transplantation Spender und Empfänger in gleichem Alter standen, so vollzog sich die Metamorphose des Transplantates gleichzeitig mit der des Wirtstieres« . . .

»Wenn bei der Transplantation der Spender jünger war als der Empfänger, so setzte die Metamorphose des Transplantates erst später als die des Wirtstieres ein« . . .

»Wenn bei der Transplantation der Spender älter war als der Empfänger, oder wenn der Empfänger abnormal lange im Larvenzustande beharrte, so setzte die Metamorphose des Transplantates früher als die des Wirtstieres ein« . . .

Diese Befunde sind wohl so zu deuten, daß WEIGL bei der Verwendung ungleich alter Tiere stets möglichst große Differenzen wählte — Dr. UHLENHUTH teilte mir mit, daß Dr. WEIGL dies auch bei einer Unterredung mit ihm ausdrücklich betonte — und daß daher die »älteren« Tiere wahrscheinlich stets Larvenendstadien waren. Bei dieser Deutung decken sich WEIGLS Resultate vollständig mit denen UHLENHUTHS. Nur der Fall der verfrühten Verwandlung des Transplantates auf einem gleich alten, aber abnorm lang larval bleibenden Empfänger fügt sich dieser Erklärung nicht. Doch ließe sich in diesem Fall wohl nur durch genaue histologische Untersuchung feststellen, ob das Transplantat tatsächlich schon verwandelt war. Wenigstens führten mich meine eigenen Erfahrungen zu der Überzeugung, daß der Prozeß der Hautmetamorphose ein sehr kompli-

zierter und schwer analysierbarer sei, indem sich bei individuell verschiedenem Verlauf der Gesamtmetamorphose die homologen Stadien oft schwer identifizieren lassen. Auf eine schriftliche Anfrage danach, welche Kriterien WEIGL für die »Metamorphose« der Haut verwendete, erhielt ich bisher leider noch keine befriedigende Antwort. In seiner Publikation führt WEIGL als Grund für die verspätete Verwandlung die für die Beeinflussung zu große Jugend des Spenders, für die verfrühte eine unter Umständen tatsächlich am Transplantat selbständig vorgehende Verwandlung an.

Von besonderem Interesse erscheint mir der weitere Befund WEIGLS, daß die vom Wirtstier ausgehende Anregung zur Metamorphose auch über die Grenzen der Art und sogar der Gattung hinaus, also auch bei heteroplastischer Transplantation, wirksam sein kann. Salamanderlarvenhaut auf Tritonlarven überpflanzt, verwandelte sich kurze Zeit nach der Metamorphose des Empfängers in der für *Salamandra* typischen Weise. Die geringe Zeitdifferenz läßt sich wohl so erklären, daß der vom Wirtsorganismus zu gleicher Zeit auf die eigene und auf die transplantierte Haut ausgeübte Anstoß zur Metamorphose am artfremden Transplantat sich nur schwerer und langsamer durchsetzen konnte. Noch wichtiger war die Tatsache, daß auch die Haut von Axolotln, auf Salamanderlarven verpflanzt, kurze Zeit nach der Metamorphose des Empfängers in der für *Amblystoma* charakteristischen Art metamorphosierte. Hier erfolgt eine bedeutende Beschleunigung der Metamorphose des Transplantates, da die Axolotl erst viel später und nur durch besondere äußere Einwirkungen zur Metamorphose hätten gebracht werden können. Die Resultate zeigen, daß der vom Wirtsorganismus ausgehende Einfluß nicht für die Art spezifisch ist, sondern eine allgemeinere Wirksamkeit hat. Auch für die Beeinflussung von Sexualcharakteren durch innere Sekretion ist eine derartige Wirksamkeit über die Grenzen der systematischen Einheit hinaus nachgewiesen worden.

Ich habe die in der Literatur erwähnten Befunde mit größerer Ausführlichkeit und in weiterem Ausmaße besprochen, als es den eigenen Resultaten zu entsprechen schien. Doch hoffe ich, damit Kollegen, die etwa über ein ähnliches Thema arbeiten wollen, einen Dienst erwiesen zu haben, da die betreffenden Angaben teilweise recht zerstreut und schwer zugänglich sind.

II. Fragestellung.

Die zur Untersuchung gelangende Frage hatte sich aus den UHLENHUTHSchen Arbeiten ergeben. Es sollte nach den Ergebnissen über die Metamorphose des Amphibienauges ein anderer charakteristischer Entwicklungsprozeß aus dem Komplex metamorphotischer Erscheinungen herausgegriffen und in ähnlicher Weise analysiert werden. Es erschien dabei von vornherein der Prozeß der Kiemenrückbildung als außerordentlich günstig. Im Verlauf der Untersuchungen ergaben sich allerdings einige technische und methodische Schwierigkeiten, die nicht vorausszusehen gewesen waren.

Die zu untersuchenden Fragen lassen sich folgendermaßen präzisieren:

- 1) Spielt sich an transplantierten Amphibienkiemen ein Vorgang ab, den wir als metamorphotische Kiemenrückbildung auffassen dürfen?
- 2) Zeigt diese metamorphotische Kiemenrückbildung eine Beeinflussung durch den Wirtsorganismus, oder geht sie selbständig, nur von dem Alter und andern Eigenschaften des Spenders abhängig vor sich?
- 3) Führt die eventuelle Beeinflussung durch den Wirtsorganismus auch hier zu einer synchronen Metamorphose, das heißt einer gleichzeitigen Verwandlung des transplantierten Organs mit dem wirtseigenen, unabhängig vom Alter des Transplantates?
- 4) Tritt auch bei Kiementransplantationen bei Verwendung besonders weit entwickelter Larven heterochrone Metamorphose ein?

III. Die Kiemen der Salamanderlarve und ihre metamorphotische Rückbildung.

Die Rückbildung der Kiemen ist einer der auffallendsten Prozesse bei der Metamorphose der Urodelen. Als Basis einer experimentellen Untersuchung ihres Verlaufes ist eine genaue Kenntnis der dabei sich abspielenden morphologischen, anatomischen und histologischen Einzelvorgänge unumgänglich notwendig. Aber, so merkwürdig dies klingen mag, eine Beschaffung dieser Kenntnisse aus vorhandener Literatur scheint nicht in ausreichendem Maße möglich zu sein. Vor allem konnte ich in der mir zugänglichen und mir bekannt gewordenen Literatur keine genügenden Angaben über die histologischen Prozesse bei der Rückbildung finden, die als Kriterium für das Einsetzen der Metamorphose gelten könnten. (Daß solche charakteristisch verlaufende Prozesse vorhanden seien, unterliegt wohl

keinem Zweifel.) Ferner aber vermisse ich alle genaueren Daten über die zeitlichen Verhältnisse der einzelnen metamorphotischen Erscheinungen und über die Grenzen ihres Schwankens unter natürlichen Umständen. Soweit es mir die Zeit gestattete, habe ich diese Lücken durch eigene Untersuchungen zu füllen gesucht, doch muß ich gleich gestehen, daß dies bisher leider nicht sehr weit war.

Nähere Beschreibungen der äußeren Kiemen der Amphibienlarven finden sich vor allem bei CLEMENS (1895) und OPPEL (1905),

Fig. 1.

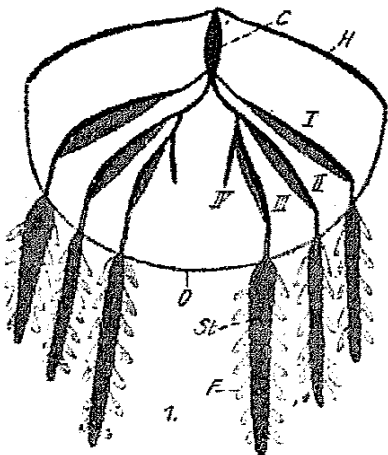


Fig. 2.

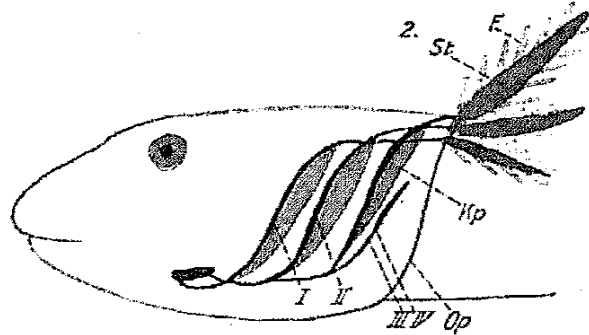


Fig. 3.

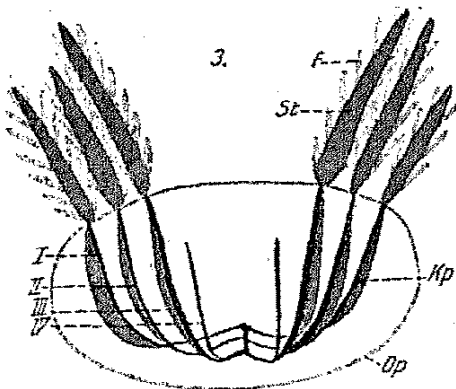


Fig. 1—3. Schematische Darstellung des Kiemenapparates der Urodelenlarven.

I, II, III, IV 1.—4. Kiemenbögen, *Kp* Kiemenplättchen, *St* Kiemenstämme, *F* Kiemenfiedern, *H* Hyoidbogen, *O* Opercularfalte, *C* Copula.

- 1 Projektion auf die Horizontalebene,
- 2 Projektion auf die Sagittalebene,
- 3 Projektion auf die Transversalebene.

einzelne wichtigere Angaben besonders bei BOAS (1882 und 1883) und MAURER (1888a und 1888b).

Der Kiemenapparat der Larven von *Salamandra maculosa* (Textfigur 1—3) besteht hauptsächlich aus vier Teilen: Den Kiemenbögen, den Kiemenplättchen, den Kiemenstämmen oder Kiemenkörpern und den Kiemenfransen, Kiemenfäden oder Kiemenfiedern. Die beiden letzteren Teile bilden die eigentlichen äußeren Kiemenanhänge. Die Kiemenbögen ziehen von der vorn unten median liegenden Copula nach rückwärts oben lateral, wo sie frei unter dem Integument enden, jederseits in Vierzahl und in verschiedener Länge. Nach rückwärts

hängen die Kiemenplättchen von ihnen herab, dünne Hautlamellen mit ein- bis zweischichtigem Epithel, spärlichem Bindegewebe und relativ reichen Blutgefäßen, offenbar auch mit respiratorischer Funktion. Dieser ganze Komplex ist durch eine vom Hyoidbogen ausgehende ventrale Hautfalte, die Opercularfalte, umwachsen.

An den rückwärtigen (also oberen und lateralen) freien Enden der drei ersten Kiemenbogen setzen die Kiemenstämme an, an der Stelle, wo die Opercularfalte die dorsale Körperwand erreicht. Ihre Dorsalfäche ist breit und gewölbt und erscheint als direkte Fortsetzung der Körperwand, mit der sie auch teilweise gleichen histologischen Bau aufweist. Von den seitlichen unteren Kanten der Stämme gehen beiderseits die Fiedern aus. Form und Größenverhältnisse von Stämmen und Fiedern schwanken außerordentlich. Nach der Geburt, besonders aber bei künstlicher Entnahme aus dem Uterus, werden die noch an die Atmung im Uterus angepaßten besonders langen und schlanken Fiedern kürzer und plumper. Dann tritt, parallel gehend mit dem Wachstum der ganzen Larve, wieder ein Wachstum der Kiemen mit Vermehrung der Fiedern ein, das bis kurz vor der Metamorphose anhalten kann. Daneben kommen aber noch individuell außerordentlich wechselnde Form- und Größenveränderungen vor.

Das histologische Bild der äußeren Kiemen (siehe die Fig. 9—13) ist ein ziemlich einfaches. Ein Teil der dorsalen Fläche der Kiemenstämme ist von einem dem normalen Körperepithel sehr ähnlichen und als direkte Fortsetzung desselben erscheinenden Epithel bedeckt. Es besteht hauptsächlich aus einer basalen und einer distalen Schicht von kleinen, plasmaarmen Deckzellen und einer zwischen diesen beiden liegenden fast kontinuierlichen nur streckenweise zurücktretenden Schicht LEYDIGScher Zellen, der bekannten großen, plasmareichen Drüsenzellen mit körnig erscheinendem Sekret und kleinen meist runden Kernen. Die Kerne der Deckzellen sind verhältnismäßig groß, meist länglich, aber von sehr wechselnden Umrissen, die sich anscheinend ganz der wechselnden Form der Zelle anpassen. Gegen das die Kiemenstämme und Fiedern füllende Bindegewebe erscheint dieses Epithel durch eine starke, faserige Basallamelle, nach außen durch einen mittelstarken, in den Präparaten gekörnelt erscheinenden Grenzsäum abgeschlossen. An der Ansatzstelle der Kiemenstämme liegen unter diesem Epithel außerordentlich große Giftdrüsen, außerdem Schleimdrüsen und indifferente Drüsenanlagen in den verschiedensten Entwicklungsstadien. Diese Drüsen weisen hier den-

selben Bau auf, wie in der übrigen Körperhaut. Die Giftdrüsen zeigen hier besondere Größe und Häufung und gehen an dieser Stelle teilweise, bei der Metamorphose wohl direkt, in die riesigen Drüsen des Parotidenfeldes über. Die sonst über den Körper verstreuten Giftdrüsen sind spärlicher und viel kleiner, nur zu beiden Seiten der dorsalen Mittellinie erreichen sie ähnliche Dimensionen wie an der Ansatzstelle der Kiemenstämme.

Ein ganz anderes, mit dem eben besprochenen allerdings durch kontinuierliche Übergänge verbundenen Bild bieten die übrigen Teile des Kiemenepithels, die Epithelien der Fiedern, der ventralen Fläche und des distalen Teiles der dorsalen Fläche der Kiemenstämme. Hier sind keine oder nur vereinzelte LEYDIGSche Zellen vorhanden, Drüsen fehlen fast ganz und das Epithel besteht je nach der proximalen Lage des Teiles und der Größe der ganzen Kieme aus einer bis etwa sieben Schichten von großkernigen Deckzellen, die wohl auch plasmaarm sind, aber doch einen etwas beträchtlicheren Zelleib aufweisen als die Deckzellen des übrigen Körperepithels. Ihre Gestalt ist kubisch bis plattenförmig. Die Basallamelle fehlt hier, offenbar damit jede die Atmungsprozesse hindernde Trennung zwischen dem die Kiemen umspülenden Wasser und den subepithelial liegenden Blutgefäßen möglichst vermieden werde.

Das die Stämme und Fiedern erfüllende Bindegewebe zeigt faserige Strukturen. Die Gefäße liegen in den Fiedern dicht subepithelial, oft sogar sich stellenweise zwischen die basalen Teile der Epithelzellen einzwängend. Im Stamme liegt die Arterie ventral, vom Bindegewebe umhüllt, die Vene dorsal nahe dem Epithel. Beide sind meist von Pigment begleitet, das sich aber auch sonst im Bindegewebe, im Epithel der Stämme, und stellenweise auch im Epithel der Fiedern findet. Die Unterscheidung von Arterien und Venen, die mir später oft sehr wichtig wurde, ist nicht immer leicht, gelingt aber oft ganz gut nach dem Verhältnis der Dicke der Gefäßwand zum Lumen und nach dem Aussehen der Intima.

In den Stämmen liegt ferner eine recht kräftige Muskulatur und nahe dem Ende der Kiemenbogen, knapp an der Ansatzstelle also, die Thymus (Fig. 11).

Die Kiemen bleiben meist bis zu den späteren Stadien der Metamorphose erhalten. Dann setzt erst eine langsame, meist unbedeutende Rückbildung ein, und erst in den letzten 1—3 Tagen des Wasserlebens erfolgt dann eine rapide Rückbildung des weitaus größten

Teiles der gesamten äußeren Kiemenanhänge. Seltener sieht man schon längere Zeit vorher eine bedeutendere Rückbildung beginnen. Tiere, bei denen das der Fall ist, zeigen meist auch andere Unregelmäßigkeiten in ihrer Metamorphose, so beispielweise abnorm langes Verweilen in einem Stadium, indem das Tier bald im Wasser, bald am Land ist, ein Stadium, das sonst meist, wenn es überhaupt auftritt, kaum einen Tag dauert. Nach der dem ans Landsteigen unmittelbar vorausgehenden rapiden Rückbildung des größten Teiles der äußeren Kiemenanhänge sind äußerlich meist als Kiemenreste noch kleine Warzen oder Zacken zu sehen, die dann erst langsamer im Laufe der folgenden 2—14 Tage vollständig verschwinden.

Zur selben Zeit wie die hauptsächliche Kiemenrückbildung, also meist in den letzten 1—3 Tagen des Wasserlebens, erfolgt fast immer auch eine plötzliche Beschleunigung in der Rückbildung des Rudersaumes am Schwanz. Doch handelt es sich hier noch deutlicher nur um eine Tempoänderung in einem schon vorher begonnenen und beim ans Landgehen meist noch nicht ganz vollendeten Prozeß. Denn auch am Rudersaum beginnt schon einige Zeit vor der rapiden Rückbildung des größten Teiles eine langsame Rückbildung kleinerer Stücke und auch vom Rudersaum sind auch nach dem ans Landgehen, also nach der rapiden Rückbildung des größten Teiles von Kiemen und Rudersaum, oft noch kleine Reste vorhanden, die erst wieder langsamer vollständig verschwinden.

Während die Tiere noch am letzten Tage vor dem ans Landgehen oft lebhaft nach Nahrung schnappen, werden sie nach dem ans Landgehen auffallend träge und nehmen längere Zeit keine Nahrung zu sich.

Mit den zeitlich, wie es scheint, stets eng verbundenen drei Vorgängen: Rapide Rückbildung des größten Teiles der Kiemen und des Ruderschwanzes und ans Landsteigen fand ich noch einen vierten Vorgang, wie ich glaube, stets zeitlich eng verknüpft: eine vollständige Häutung, die ebenfalls fast immer am letzten Tage vor dem ans Landsteigen erfolgt. Doch glaube ich, daß die vier Vorgänge nicht etwa in der Weise verbunden sind, daß bei dieser Häutung der größte Teil der Kiemen und des Rudersaumes einfach mit abgeworfen werden. Denn ich glaube mit Sicherheit konstatieren zu können, daß wenigstens stundenlange Differenzen zwischen der Häutung und den Rückbildungsprozessen vorkommen, daß besonders die Kiemenrückbildung meist noch vor der Häutung erfolgt.

Während diese Zusammenhänge mir für die überaus wichtige

Beurteilung des Stadiums, in dem sich ein Versuchstier momentan befindet, wertvolle Dienste leisteten, fand ich andere metamorphotische Erscheinungen, wie die »Irispigmentierung« und besonders auch die verschiedenen Farbänderungsschritte in weitestem Ausmaße unabhängig von dem besprochenen Erscheinungskomplex. Eine Untersuchung dieser Verhältnisse, besonders bei Heranziehung auch der den Prozessen zugrunde liegenden histologischen Veränderungen, würde wohl noch manches wichtige Resultat bringen und sowohl der deskriptiven als auch der experimentellen Biologie wertvolle Anregungen bieten.

IV. Arbeitsmethode.

In der Operationstechnik konnte ich mich fast vollständig an die der UHLENHUTHSchen Augentransplantationen anschließen. Es wurden Larven von *Salamandra maculosa* in den verschiedensten Altersstufen verwendet. In der I. Serie, die hauptsächlich technisch orientierende Vorversuche enthielt, wurden Larven, die Anfang September dem Uterus der Mutter entnommen worden waren, nach 3—4 Wochen operiert; in der II. Serie solche, die am 21. Oktober dem Uterus entnommen worden waren, nach 8—10 Wochen. Diese Serie sollte besonders einen etwaigen Einfluß eines Abschneidens der eigenen und der transplantierten Kiemen behandeln, führte aber in dieser Beziehung zu keinem endgültigen Resultat. Die Tiere beider Serien zeigten bei der Operation noch nur früh-larvale Charaktere. Von ihnen verwandelten sich die ersten — dabei sind sowohl die operierten als auch die Kontrolltiere berücksichtigt — 6 Monate nach der Entnahme, also 5 bzw. 4 Monate nach der Operationszeit, anderseits waren 9 bzw. 7½ Monate nach den Operationen einzelne Tiere noch larval. Die III. Serie diente der Hauptfrage: dem Verhalten des Transplantates bei Verwendung verschieden alter Larven. Hier wurden drei verschiedene Altersklassen verwendet: 1) Larven, die 5—6 Monate vor der Operation dem Uterus entnommen worden waren und von denen sich die ersten etwa zur Zeit der Operationen (17. III. bis 29. IV.) verwandelten, die letzten etwa 2½ Monate nach den Operationen. 2) Larven, die 2—7 Wochen nach der Uterusentnahme zur Operation gelangten (17. III.—29. IV.). Von diesen verwandelten sich die ersten etwa einen Monat nach der Zeit der Operationen, viele waren bei Abbruch der betreffenden Versuche (2½—4 Monate nach der Operation) noch larval. 3) Larven, die 10—15 Tage vor den zwischen dem 24. und 29. IV. stattfindenden Operationen ge-

worfen worden waren. Von diesem Wurf verwandelte sich die erste Larve 2½ Monate nach der Operation (siehe Tab. I).

Die angegebenen Daten, sowie auch die einzelnen Notizen der Protokolle zeigen, daß — was ja zu erwarten ist, aber in der Literatur manchmal bestritten wird, — das Herbstmaterial sich im Durchschnitt viel langsamer entwickelt als das Frühjahrsmaterial. Auch erscheint es weniger widerstandsfähig als dieses. Vom Frühjahrsmaterial wieder verwandelten sich die Anfang März dem Uterus entnommenen Larven schneller als die im April geworfenen. Ob auch hierin eine Gesetzmäßigkeit liegt, oder ob es nur Zufall war, kann ich bei dem für solche Zwecke zu geringen mir zur Verfügung stehenden Material nicht entscheiden.

Bei der Operation wurden stets rechte und linke Kiemen eines Tieres (Spenders) auf zwei verschiedene Wirtstiere (Empfänger) übertragen. Alle drei Tiere wurden mit Ätherdampf narkotisiert. Der Spender wurde im Wasser operiert, da man außerhalb des Wassers die sich dann glatt an den Körper anlegenden und dadurch schlecht sichtbaren Kiemen leicht verletzt. Die Empfänger wurden auf feuchtem Filtrierpapier operiert, was den Vorteil hatte, daß man sie nicht so stark narkotisieren mußte (da die Tiere im Wasser schneller aus der Narkose erwachen, als in der Luft) und sie so die Schäden der Narkose leichter überstanden. Nur selten geschah es, daß trotzdem ein Empfänger den Folgen einer zu starken Narkose in Verbindung mit denen der Operation erlag. Bei den Versuchen der II. Serie machte ich die Beobachtung, daß Tiere mit gestutzten eigenen Kiemen die Narkose viel schwerer vertragen, als solche mit unverletzten Kiemen. Ob das darauf zurückzuführen sei, daß die Schwächung durch das Stutzen die Tiere überhaupt weniger widerstandsfähig mache, oder ob das darauf beruhe, daß bei der Erholung aus der Narkose die Kiemenatmung eine wichtige Rolle spielt, kann ich noch nicht entscheiden, doch halte ich das letztere aus mehreren Gründen für wahrscheinlicher. — Der Spender, der nicht weiter beobachtet werden sollte, ging meist noch während der Operation an den Folgen des Eingriffes, der ihn viel stärker schädigt als den Empfänger, ein.

Die Kiemen wurden mit einem ziemlich großen Stück der vor ihnen liegenden Haut (Fig. 1 u. 3) und den darunter liegenden Teilen: Bindegewebe, Muskulatur, Teile der Kiemenbogen und der Kiemenplättchen usw. abgetragen. Dann wurde das Transplantat noch unter Wasser von allzu großen anhaftenden Gewebefetzen befreit und nach

Form und Größe einer schon vorher in der Nackengegend des Empfängers durch Abtragung von Haut und Rückenrumpfmuskulatur geschaffenen Wunde zugeschnitten. Für diese Wunde wurde nach verschiedenen, orientierenden Vorversuchen stets die Nackengegend gewählt. Sie bot folgende Vorteile: Sie gestattet in den weitesten Grenzen die Wunde beliebig klein oder groß zu machen, ohne daß man dabei auf prinzipiell verschiedenen Untergrund stößt. Die hohe Muskelschicht an dieser Stelle ermöglicht eine starke Aushöhlung der Wunde, ohne besondere Schädigung des Empfängers, was das Verwachsen des Transplantates meist sehr fördert. Endlich ist diese Stelle auch bei lebhaftester Bewegung des Tieres Anstoßen kaum ausgesetzt und auch durch die Krümmungen des Körpers selbst wird sie kaum in Mitleidenschaft gezogen. Man darf daher dort auf ein ziemlich ungestörtes Anheilen hoffen. Da die ganze Haut der Larve respiratorisch tätig ist, dürfte auch an dieser Stelle die Blutversorgung — ein, wie später noch näher gezeigt werden soll, äußerst wichtiger Faktor — nicht ungünstig sein.

Beim Übertragen des Transplantates mußte besonders durch kleine Kunstgriffe dafür gesorgt werden, daß der weiche Hautlappen sich nicht zusammenrollt oder faltet, was besonders beim Herausnehmen aus dem Wasser leicht geschieht. Das Transplantat wurde stets so aufgelegt, daß die frei abstehenden Kiemenstämme nach rückwärts gerichtet waren, so daß sie bei der Vorwärtsbewegung des Tieres wie an ihrem normalen Sitz nicht aufgehoben, sondern an den Körper angedrückt werden. Bei der Operation wurde zur Desinfektion der Wunde, der Instrumente und der Gefäße eine hellrosa Lösung von Kaliumpermanganat verwendet.

Nach der Operation blieben die Tiere 24 Stunden in einer feuchten Kammer. In dieser Zeit, meist schon nach wenigen Stunden, ist das Transplantat so fest mit der Unterlage verwachsen, daß die Tiere wieder ins Wasser gebracht werden konnten. Sie wurden nun einzeln in 3 Liter fassenden Einsiedegläsern gehalten, die bis $\frac{1}{3}$ ihrer Höhe mit Wasser gefüllt und mit Glasplatten zugedeckt wurden. In der ersten Woche nach der Operation wurde das Wasser täglich, später etwa alle 3—7 Tage gewechselt. Jedes Tier bekam gewöhnlich jeden 2. oder 3. Tag eine kleine Portion *Tubifex*. Bei älteren Larven wurde durch Beifügen von Kies, der an einer Stelle den Wasserspiegel überragte, Gelegenheit zum Verlassen des Wassers gegeben. Wann dies geschah, und in kritischen Zeiten auch wann gefüttert wurde, wurde bei jedem Tier, bzw. bei jeder Gruppe gleich-

behandelter Tiere, notiert, damit eventuelle Beeinflussungen der Metamorphose konstatiert werden konnten. Jedes Versuchstier wurde in kritischen Zeiten täglich, sonst meist alle 2—5 Tage angesehen und die Beobachtungen möglichst genau und objektiv ohne Berücksichtigung der vorhergehenden notiert. Dadurch kamen allerdings in die Protokolle manchmal, besonders bei Beschreibungen quantitativer Verhältnisse, kleine Widersprüche, die sich aus der Schwierigkeit der Beurteilung ergeben.

Von allen charakteristischen Stadien wurden erstens Belegexemplare in Formol konserviert (nach solchen sind auch die Fig. 4, 5, 6, 7, 8 angefertigt) und zweitens Transplantate samt ihrer Umgebung anatomisch und histologisch untersucht. Die Untersuchung galt vor allem den morphologischen Transplantationsresultaten, ferner aber besonders den histologischen degenerativen und metamorphotischen Veränderungen. Gerade dieser histologische Teil der Arbeit ist als der noch unvollendetste zu bezeichnen.

Zur Fixierung wurde vor allem die Mischung Kaliumbichromat-Formol-Eisessig (7 : 2 : 1) und Dreifachfärbung mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin-Säurefuchsin-Orangealkohol verwendet. Sehr reichliches mit Sublimat-Eisessig, mit FLEMMINGScher und mit ZENKERScher Flüssigkeit behandeltes Material konnte bisher noch nicht zur Untersuchung gelangen.

Zweigversuche über die Wirkung des Haltens im feuchten Raum statt im Wasser auf normale und transplantierte Kiemen wurden besonders in einer eigenen, IV. Versuchsserie begonnen, führten aber bisher zu keinem beweisenden Resultat.

V. Ergebnisse der Transplantationen.

Die Resultate der vier Serien, in die die experimentelle Untersuchung zerfiel, sollen hier gemeinsam besprochen werden.

Das direkte Operationsresultat ist aus den Abb. 3, 4, 14, 15, 16 zu ersehen, die Transplantate kurz nach der Operation darstellen. Sie zeigen die schon im Abschnitt »Arbeitsmethode« angegebenen Bestandteile: Bei äußerer Betrachtung Kiemenstämme und Fiedern und die davorliegende mitübertragene Haut, auf Schnitten außerdem die inneren Teile, Reste der Kiemenbogenknorpel, Thymus, Bindegewebe, Muskulatur und Blutgefäße.

Nach der Operation setzt am Transplantat eine langsame Rückbildung der Kiemenfiedern und teilweise auch der Kiemenstämme

ein. Diese Rückbildung geht sehr verschieden weit und erreicht nach etwa 4—6 Wochen meist ihren Höhepunkt. Nach dieser Zeit oder auch schon etwas früher tritt ein Stillstand und in manchen Fällen wahrscheinlich auch eine geringe Wiederaufdifferenzierung ein. Im allgemeinen kann man von dieser Zeit an ein deutliches Dauerstadium unterscheiden, währenddessen das Transplantat sich im wesentlichen unverändert erhält. Es bietet in diesem Stadium meist folgendes im einzelnen allerdings außerordentlich variables Bild: In der Nackengegend erhebt sich ein Höcker, dessen Umriß etwa ellipsenförmig ist. Seine Länge beträgt meist 2—7 mm, seine Breite 2—5 mm, seine Höhe $\frac{1}{3}$ bis $1\frac{1}{2}$ mm. Die Färbung seiner Haut weicht meist von der der Umgebung ab und die Unterbrechung der Zeichnung der wirtseigenen Haut läßt sich fast immer unverändert erkennen. Am Hinterrande des Höckers stehen drei verschieden lange Kiemenstämme frei ab, die noch Reste der Fiedern in Form kurzer Fäden oder verschieden geformter Zacken tragen (siehe die Fig. 5, 6, 7).

Die anatomische Untersuchung zeigt folgende Verhältnisse: In dem Höcker liegen unter normal aussehendem Integument die mitübertragenen Teile der Kiemenbögen, deren Knorpel gut erhalten erscheint, und die Thymus, die ebenfalls kaum irgendwelche pathologische Veränderungen erkennen läßt, eingehüllt in Bindegewebe, das von ziemlich starken oft mit Blutkörperchen reich gefüllten Gefäßen durchzogen wird (Fig. 17). Nach unten geht das Bindegewebe des Transplantates in das die Muskulatur umhüllende Bindegewebe des Wirtes direkt über.

Die Blutgefäße lassen sich aus dem Transplantat noch ziemlich weit in das Gewebe des Wirtstieres hinein leicht verfolgen (Fig. 18), doch war es mir bisher nicht möglich, zu sehen, von welchen Hauptgefäßstämmen des Wirtes sie stammen. Sie scheinen meist durch den Bindegewebsstreifen zu ziehen, der die beiden Seiten des Rückenrumpfmuskels trennt. Manche von ihnen scheinen im Höcker selbst blind zu enden, andere ziehen in die Stämme und offenbar auch in die Fiedern, da auch in diesen gefüllte Blutgefäße zu sehen sind (Fig. 19 u. 20).

Die vom Körper abstehenden Stämme und Fiederreste zeigen ebenso wie die im Höcker liegenden Teile des Transplantates größtenteils ein gesundes, normales Aussehen. Blutgefäße lassen sich fast ebenso zahlreich wie in normalen Kiemen nachweisen, nur scheinen sie nicht so glatt und regelmäßig zu verlaufen wie dort. Auch trifft man, besonders in den Fiederresten, neben normal aussehenden gefüllten Gefäßen (Fig. 20), leere, die einen degenerierten Eindruck

machen (Fig. 21). Die Bilder scheinen mir überhaupt zu besagen, daß — wenigstens in den peripheren Teilen — die ursprünglichen Gefäße veröden und eine vollständige Neuvaskularisierung vom Wirtsorganismus her erfolgt. In den Fiedern scheinen die neuen Gefäße noch nicht so dicht an das Epithel angeschmiegt zu liegen, wie normale Kiemenfiedergefäße (Fig. 20 u. 13).

Die Epithelien zeigen die für die betreffenden Teile charakteristischen Eigenschaften. Höchstens wäre es möglich, daß die LEYDIGschen Zellen in dem dorsalen Kiemenstammepithel abnorm stark zurücktreten. Die großen Giftdrüsen sind vollständig erhalten und zeigen verschiedenste Stadien der Sekretproduktion. Im Epithel des Transplantates finden sich auch Mitosen, stellenweise sogar in beträchtlicher Häufigkeit, was auch für ein normales Weiterleben der Gewebe spricht (Fig. 19).

Daß eine morphologische Wiederaufdifferenzierung der transplantierten Kiemen nicht oder nur in außerordentlich geringem Maße stattfindet, schien mir im Anfang überraschend. Denn bei UHLENHUTHS Augentransplantationen trat wohl auch anfänglich eine Rückdifferenzierung der feineren histologischen Elemente ein, nach kurzer Zeit aber erfolgte eine völlige Wiederherstellung der normalen anatomischen und histologischen Verhältnisse. Wenn bei einem so komplizierten Organ, das an seine Umgebung doch anscheinend viel größere Ansprüche stellt als die viel einfacher erscheinenden Kiemen, bei Versetzung an einen gewissermaßen naturwidrigen Ort eine Wiederaufdifferenzierung erfolgt, dann müßte man doch annehmen, daß bei den Kiemen dasselbe der Fall sein würde, besonders, da die schon erwähnten Tatsachen beweisen, daß das Transplantat am neuen Ort am Leben erhalten bleibt und auch seine Eigenart bewahrt, daß die Operationen also als gelungen anzusehen sind.

Gegen diese Argumentation aber erhob sich bald ein Verdacht. Es ist nämlich denkbar, daß die Kiemen ihrer Funktion entsprechend an ihre Umgebung doch größere Ansprüche stellen als die morphologisch und anatomisch so viel komplizierteren Augen. Roux stellte für die vollständige Erhaltbarkeit eines Transplantates zwei Hauptbedingungen auf: Vorhandensein funktioneller Reize und genügende Ernährung. Die Notwendigkeit der ersten Bedingung wird neuerdings vielfach angezweifelt. Bei den transplantierten Augen ist ein Funktionieren wohl ausgeschlossen und auch die einfache Einwirkung des Lichtreizes scheint nach auf dem Naturforschertag 1913 mitgeteilten neueren Ergebnissen UHLENHUTHS keinen Einfluß auf das

Verhalten des Transplantates zu haben. Dagegen beweisen alle Versuche über Transplantationen die außerordentliche Wichtigkeit der Ernährung des Transplantates. Man könnte sich nun vorstellen, daß die Kiemen am normalen Ort infolge der funktionellen, außergewöhnlich reichen Blutzufuhr auch an die Verwendungsmöglichkeit exzeptionell großer Blutmengen für ihre Ernährung gewöhnt sind, wie sie ihnen nach der Transplantation nicht im selben Ausmaße zur Verfügung stehen. (Auch die Qualität des Blutes könnte in diesem Falle eine Rolle spielen.)

Eine Bestätigung für die Wichtigkeit der charakteristischen Blutzufuhr für die morphologische Entwicklung der Kiemen liegt in einigen Resultaten der schon zitierten Arbeit EKMAN (1913a), der an Anurenembryonen bei Transplantation des Ektoderms, das normalerweise die äußeren Kiemen liefert, vor Beginn der Kiemenbildung, wohl eine Kiemenbildung beginnen sah, aber feststellen mußte, daß die gebildeten Kiemenanlagen keine Blutzirkulation erhielten und bald resorbiert wurden. Er führt dies auf das Fehlen der Kiemenarterie zurück; denn wenn das betreffende Ektoderm in der noch den Kiemengefäßen zugänglichen Region — wenn auch in abnormer Lage — aufgesetzt wird, dann tritt Blutzirkulation und normale Weiterentwicklung von abnorm gelagerten Kiemen ein. EKMAN betrachtet daher das Kiemengefäß als notwendigen »Ausführungsfaktor« für die Entwicklung der äußeren Kiemen.

Es lag nun die Befürchtung nahe, daß das Transplantat, das infolge der ungünstigen Verhältnisse einer Aufdifferenzierung nicht fähig war, auch die metamorphotischen Erscheinungen nicht mit der notwendigen Deutlichkeit zeigen würde. Diese Befürchtung erwies sich aber als ungerechtfertigt.

Das Dauerstadium, bzw. die ihm vorangehende langsame, kontinuierliche, an die Operation direkt anschließende teilweise Rückbildung am Transplantat hielt so lange an, bis das Wirtstier in jenes kritische Stadium der Metamorphose trat, das dadurch kenntlich war, daß die schon erwähnten Vorgänge erfolgten: Häutung, besonders starke Beschleunigung in der Rückbildung der wirtseigenen Kiemen und des Rudersaumes, und in den hierauf folgenden 1.—3 Tagen ans Landsteigen des Tieres. In diesem Stadium trat auch eine plötzliche Rückbildung fast all dessen ein, was eben noch von den Stämmen und Fiedern der übertragenen Kiemen je nach dem momentanen Rückenbildungs- oder Dauerstadium des Transplantates vorhanden war. Daß hier ein anderer Vorgang vorlag als die anfängliche Rück-

bildung am Transplantat, beweist eine Reihe von Tatsachen. Bevor ich aber diese zusammenfassend bespreche, möchte ich für die Trennbarkeit der beiden Vorgänge einige Beispiele bringen. Ich gebe hierzu einige Notizen aus den Protokollen wieder, und zwar vorderhand ohne jede Berücksichtigung des Verhaltens des Wirtstieres, damit das Verhalten des Transplantates um so klarer hervortrete.

Dem Protokoll des Tieres I, 12 (= I. Versuchsserie, 12. Versuch) entnehme ich folgende Daten:

»Operation am 1. X. 1912.«

»7. XII.: Transplantat zweistämmig mit kurzen dicken Fiedern, davor hautbedeckte Aufwölbung . . .«

»20. III. 1913. Transplantat zwei schwach gezackte Stämme (hinter der Aufwölbung) . . .«

»30. III. Transplantat als Aufwölbung . . .«

Zwei Kiemenstämme hatten sich also über 5 $\frac{1}{2}$ Monate erhalten, als Fiederreste waren bis zuletzt schwache Zacken zu sehen. Und nun erfolgt plötzlich, in einem Zeitraum von längstens 10 Tagen, eine plötzliche, vollständige Rückbildung der Kiemenstämme.

II, 2. Operation 24. XII. 1912.

»14. I. 1913. Alle drei Stämme gut erhalten, Enden schwarz, mit kleinen weißen Fiedern . . .«

»10. III. Drei kurze gesprenkelte, ausgezackte Stämme . . .«

»31. III. Drei schöne Stämme ohne Fiedern . . .«

»23. IV. Drei große Stämme mit wenigen kleinen Zacken . . .«

»1. V. Transplantat drei schöne, große Stämme . . .«

»6. V. Transplantat drei deutliche, mittellange Stämme . . .«

»8. V. Transplantat Aufwölbung mit kurzen Stummeln . . .«

»10. V. Transplantat nur mehr schwache Aufwölbung . . .«

Hier hatten sich alle drei Stämme über 4 Monate gut erhalten, dann setzte plötzlich eine sehr rasche, aber doch noch über mehrere Stadien verfolgbare vollständige Rückbildung ein.

II, 4. Operation am 19. XII. 1912.

»10. III. 1913. Transplantat kurze Stämme mit weißem, gezacktem Saume . . .«

»17. IV. Transplantat drei kurze, gezackte Stämme mit weißem Saum . . .«

»23. IV. Freier Teil des Transplantates groß, dreilappig . . .«

Nun folgen nur Notizen über das Gleichbleiben des Transplantates, so noch am 5. V. eine ausdrückliche Bemerkung darüber. Am 6. V. steht über das Transplantat die Bemerkung: »Aufwölbung mit ganz kurzen Stummeln.« Am 8. V.: »Transplantat nur mehr kleine Aufwölbung.« Hier war also die plötzliche Rückbildung des größten Teiles innerhalb von 24 Stunden erfolgt, nachdem sich ansehnliche Stammreste 4 $\frac{1}{2}$ Monate erhalten hatten.

II, 6. Operation am 19. XII. 1912.

- »17. IV. 1913. Am Transplantat drei schöne glatte Stämme . . .«
- »23. IV. Transplantat unverändert . . .«
- »26. IV. unverändert (!) . . .«
- »1. V. Transplantat nur als Aufwölbung.«

Nachdem sich drei schöne Stämme über 4 Monate erhalten hatten, plötzlich vollständige Rückbildung in längstens 4 Tagen.

III, 9. Operation am 5. IV. 1913.

- »8. IV. Drei verschieden große Stämme mit Fiedern . . .«
- »12. IV. Am Transplantat drei gefiederte Stämme . . .«
- »16. IV. Transplantat mit Fiedern . . .«
- »23. IV. Fiedern noch deutlich, aber kurz . . .«
- »25. IV. Am Transplantat noch deutliche Zacken . . .«
- »26. IV. Am Transplantat deutliche Zacken . . .«
- »29. IV. Am Transplantat deutlich schwach gezackte Stämme . . .«
- »1. V. unverändert . . .«
- »3. V. unverändert . . .«
- »5. V. Am Transplantat drei deutlich gezackte Stämme . . .«
- »6. V. Transplantat schwach gezackt . . .«
- »9. V. unverändert . . .«
- »10. V. Am Transplantat drei schöne, ganz schwach ausgezackte Stämme . . .«
- »11. V. unverändert . . .«
- »14. V. Am Transplantat drei große, gezackte Stämme . . .«
- »17. V. Am Transplantat drei schöne, deutlich gezackte Stämme . . .«
- »19. V. unverändert . . .«
- »20. V. unverändert . . .«
- »26. V. Transplantat mit drei ungleich langen, stellenweise noch schwach gezackten Stämmen . . .«
- »3. VI. Am Transplantat schöne glatte, mittellange Stämme . . .«
- »5. VI. Transplantat mit mittellangen freien Stämmen . . .«

- »7. VI. Am Transplantat schöne mittellange, freie Stämme . .«
- »9. VI. Am Transplantat hinter Aufwölbung kurze Warzen . .«
- »10. VI. Transplantat nur mehr glatte Aufwölbung . .«

Ich habe in diesem Beispiel alle auf das Transplantat bezüglichen ausdrücklichen Bemerkungen des Protokolls wiedergegeben, um wenigstens in einem Falle die einzelnen Schritte der ersten und die scharf dagegen kontrastierende zweite Rückbildung aufzuzeigen. Auch hier handelte es sich um einen Fall, in dem der zweite, plötzliche Rückbildungsvorgang schon in ein Stadium fällt, in dem die anfängliche degenerative Rückbildung schon stehengeblieben ist und der neue Prozeß ganz selbständig einsetzt.

Ein weiteres Beispiel soll nun zeigen, daß dies keineswegs immer so sein muß, sondern der zweite Rückbildungsprozeß auch noch vor Eintritt des Dauerstadiums, also noch während des Andauerns der ersten Rückbildung, einsetzen kann und daß er auch dann trotzdem als plötzliche, gewissermaßen vom Transplantat aus ganz unmotivierte Tempoänderung mit Sicherheit zu erkennen ist.

Es seien beispielweise einige Notizen wiedergegeben, die das Tier »III, 5«; betreffen. Die Operation hatte am 26. III. 1913 stattgefunden. Am 12. IV. zeigte das Transplantat noch drei Stämme, von denen zwei groß und buschig gefiedert waren. Bei ungestörtem Verlauf der ersten Rückbildung wären, da sich das Transplantat mehr als zwei Wochen nach der Operation noch so außerordentlich günstig verhielt, etwa im Verlauf von weiteren 4 Wochen die Fiedern langsam mehr oder weniger rückgebildet worden, die Stämme hätten sich langsam etwas verkleinert, bis in der 6. bis 8. Woche nach der Operation wohl das gewöhnliche Dauerstadium aufgetreten wäre, etwa mit dem Bilde: Am Transplantat drei deutliche, schwach gezackte Stämme verschiedener Länge usw. Statt dessen waren aber am 16. IV., also 4 Tage nach der zitierten Beschreibung, am Transplantat hinter der Aufwölbung nur mehr zwei kleine Stummel zu sehen, die sich nun wieder etwas langsamer weiter zurückbildeten, warzenartig wurden und am 23. IV. ganz verschwunden waren. Hier wurde also die langsame erste Rückbildung durch den zweiten Rückbildungsprozeß überholt, die Trennung der beiden ist aber trotzdem, wie aus dem Gesagten deutlich hervorgeht, leicht möglich. Wichtig erscheint auch die Tatsache, daß hier deutlicher als sonst nach der den zweiten Prozeß darstellenden rapiden Rückbildung des größten Teiles der übertragenen Kiemen die kleinen zackenartigen Reste erst wie-

der langsamer vollständig rückbildeten. Auf die Bedeutung dieser Erscheinung wird später noch eingegangen werden.

Diese Beispiele, die aus einer größeren Zahl gleicher Fälle willkürlich herausgegriffen wurden, mögen genügen, um die Trennbarkeit der beiden Rückbildungsprozesse und die gute Charakterisierbarkeit des zweiten Prozesses zu beweisen. Diese Verhältnisse, die in allen Fällen, bei denen sich das Transplantat in brauchbarer Güte erhielt, stets mehr oder weniger deutliche Übereinstimmung zeigten, erlauben uns folgende Aussagen:

Im Anschluß an die Operation erfolgt in allen Fällen eine langsame, kontinuierliche, verschieden weitgehende Rückbildung an den übertragenen Kiemen, die in erster Linie die Kiemenfedern, in geringerem Maße aber auch die Kiemenstämme betrifft. Ihr Verlauf erscheint vom Alter und Entwicklungszustand der zur Operation als Spender und als Empfänger verwendeten Tiere völlig unabhängig und nur durch die Operation bedingt. Die Rückbildung dürfte mit den bei Organverletzungen auftretenden Geweberückbildungen in kausalem Zusammenhang stehen, von denen vor allem eine Verödung der Blutgefäße, wenigstens in den peripheren Teilen des Transplantates, histologisch nachweisbar ist. Ihr Stillstand, bzw. sogar eine gewisse Wiederaufdifferenzierung dürfte mit der ebenfalls durch histologische Bilder wahrscheinlich gemachten Neuvaskularisierung des Transplantates vom Wirtstier her zusammenhängen. Es handelt sich hier offenbar um eine durch die Operation hervorgerufene pathologische Erscheinung. Ich nenne den Prozeß dieser ersten Rückbildung darum den degenerativen Rückbildungsprozeß.

Außer dieser degenerativen Rückbildung spielt sich am Transplantat ein zweiter Vorgang ab, der von dem Zeitpunkt der Operation und von dem durch die Operation bedingten Verhalten des Transplantates — eben der degenerativen Rückbildung — vollständig unabhängig ist. Wir müssen die Basis für die Erklärung dieses zweiten Vorganges in der Eigentümlichkeit des Transplantates, bzw. in der Eigentümlichkeit des Systems: Wirtsorganismus + Transplantat suchen.

Die nächste logische Frage lautet daher: Gibt es im normalen Verhalten der übertragenen Organe, d. h. in ihrem Verhalten unter den natürlichen Bedingungen einen Vorgang, der imstande ist, den am Transplantat erfolgenden zweiten Rückbildungsprozeß zu erklären, da dieser sich aus den direkten Folgen der Operation, also aus der Abänderung der natürlichen Bedingungen, nicht nur nicht erklären

läßt, sondern sogar im Prinzip nichts mit ihnen zu tun zu haben scheint. Die Antwort auf diese Frage ist selbstverständlich. In der metamorphotischen Rückbildung der Kiemen unter normalen Umständen kennen wir einen Vorgang, der genau so verläuft wie der zweite Rückbildungsprozeß am Transplantat. Auch dort findet meist im selben Zeitraume von 1—3 Tagen eine rapide Rückbildung des größten Teiles der äußeren Kiemenanhänge statt, während eventuell nachher noch vorhandene zacken- oder warzenartige Reste erst wieder etwas langsamer vollständig verschwinden. Besonders auch dieses letztere Verhalten zeigt auffallende Übereinstimmung mit dem Verhalten des Transplantates, wie zahlreiche Fälle zeigen. Auch unter den zitierten Versuchen findet sich diese Erscheinung, und zwar in den Fällen »III, 5«; »III, 9«; »II, 4« und »II, 2«.

Es erscheint mir darum vollkommen berechtigt, die bisher als »zweiter Rückbildungsprozeß« bezeichnete rapide Rückbildung des größten Teiles der übertragenen Kiemen als einen metamorphotischen Prozeß, und zwar, da ja die Kiemen den Hauptteil des Transplantates bilden, auch direkt als Ausdruck der Metamorphose des Transplantates aufzufassen.

Nun wissen wir, daß sich unter natürlichen Verhältnissen die Kiemenrückbildung in zeitlichem Zusammenhang mit andern Veränderungen des Organismus abspielt. Der Kiemenrückbildungsprozeß verläuft nicht nur in den beiderseitigen Kiemen genau synchron, sondern es besteht auch, wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, normalerweise Synchronie zwischen ihm und andern metamorphotischen Erscheinungen. Die Rückbildung des größten Teiles der äußeren Kiemenanhänge erfolgt normalerweise gleichzeitig mit einer Häutung und mit einer starken, momentanen Beschleunigung in der Rückbildung des Ruderschwanzes kurz vor dem ans Landsteigen des Tieres.

Ist der zweite Rückbildungsvorgang tatsächlich ein metamorphotischer, dann müssen sich diese Verhältnisse in seinem Verlauf äußern. Dies ist auch wirklich der Fall, ein weiterer Beweis für die Richtigkeit der Deutung. Aus der Art dieser Äußerung aber können wir dann andererseits auf die Ursachen dieser Verhältnisse schließen. Denn von vornherein wäre, wie schon in der Literaturbesprechung ausgeführt wurde, zweierlei denkbar. Die Synchronie unter normalen Verhältnissen könnte entweder einfach dadurch geregelt sein, daß von den in der gleichen Zeit unter gleichen Umständen verlaufenden Prozessen entsprechend diesen innerhalb des

Individuums gleichen Bedingungen immer bestimmte Stadien in der Organentwicklung einander entsprechen und zeitlich miteinander verbunden erscheinen; und zwar wären dann natürlicherweise bei den gleichen Organen, die im Körper in Mehrzahl — etwa rechts und links — vorhanden sind, die einander »entsprechenden« Stadien auch einander gleich. Oder aber die Synchronie könnte durch einen spezifischen Einfluß geregelt sein, der dem Einzelorgan von der Gesamtheit der übrigen Organe auf irgendeinem Wege übermittelt wird. Es wurde in der Literaturbesprechung gezeigt, daß die Transplantationsmethode derartige Fragen in einer Reihe von Fällen entschieden hat, und zwar in dem Sinne, daß dort tatsächlich eine spezifische Beeinflussung des Einzelorganes durch die Gesamtheit der übrigen Organe erfolgen müsse.

Auch in dem vorliegenden Falle müssen die Transplantationsergebnisse eine Entscheidung der Frage ermöglichen. Denn wenn die Synchronie nur durch das gleiche Alter und die gleiche Vergangenheit der Organe bedingt ist, dann müßte an den übertragenen Kiemen eine metamorphotische Rückbildung zu der Zeit stattfinden, in der sie auch normalerweise stattgefunden hätte, wenn die Kiemen am Spender belassen worden wären. Die beiderseitigen Kiemen eines Tieres müßten sich, auf zwei verschiedene andere Tiere versetzt, immer ungefähr gleichzeitig verwandeln, unabhängig vom Alter und Entwicklungszustand des Empfängers. Ist dagegen die metamorphotische Kiemenrückbildung durch eine spezifische Einwirkung von der Gesamtheit der übrigen Organe her geregelt, dann muß, wenn die Operation zu einem Zeitpunkt vorgenommen wird, in dem die Beeinflussung in den beiden Tieren noch nicht stattgefunden hat, am Transplantat eine Metamorphose erfolgen, die unabhängig vom Alter und Entwicklungszustand des Spenders genau synchron mit der Metamorphose des Wirtsorganismus erfolgt.

Etwas komplizierter liegen die Dinge, wenn die Operationen zu einer Zeit erfolgen, in der in einem der beteiligten Tiere die Beeinflussung schon stattgefunden hat. Doch haben die Ergebnisse UHLENHUTHS gezeigt, daß bei richtigen Arbeitsmethoden die dann erfolgenden heterochronen Metamorphosen gerade für die Deutung der Verhältnisse sehr wertvolle Dienste leisten können.

Bei den Kiementransplantationen nun erfolgte die metamorphotische Kiemenrückbildung am Transplantat immer genau synchron mit den metamorphotischen Erscheinungen am Wirtsorganismus. Als Beweis hierfür sollen wieder wörtliche

Angaben der Protokolle dienen, wobei ich aber jetzt vor allem auf das Verhältnis der Erscheinungen am Transplantat zu denen am Wirtsorganismus Gewicht lege.

Betrachten wir vor allem das Verhalten des Wirtsorganismus in den schon als Beweise der Trennbarkeit der beiden Rückbildungsprozesse herangezogenen Beispielen.

Bei dem Tier I, 12 war die metamorphotische Rückbildung der Kiemenstämme am Transplantat am 30. III. konstatiert worden. Am selben Tage finden wir die das Wirtstier betreffende Angabe: »knapp vor der Verwandlung, eigene Kiemen rückgebildet«. Spätestens am 5. IV. hatte das Tier endgültig das Wasser verlassen.

Das Transplantat des Tieres II, 2 zeigt die metamorphotische Rückbildung am 8. V. Das Wirtstier zeigte am 5. V. »beginnende Rückbildung des Rudersaumes«, am 6. V. waren »die eigenen Kiemen sehr kurz«, am 8. V. waren die eigenen Kiemen fast ganz rückgebildet, der Rudersaum noch nicht völlig verschwunden, das Tier hatte aber schon das Wasser verlassen. Am 10. V., zur selben Zeit, in der auch die letzten zackenartigen Reste der transplantierten Kiemenstämme verschwunden waren, war auch die Verwandlung des Wirtstieres vollendet. (Soweit sie durch den hier immer allein betrachteten zeitlich zusammengehörigen Erscheinungskomplex gebildet wird: Häutung, Rückbildung von Kiemen und Rudersaum, ans Landgehen.)

Das Transplantat von II, 4 metamorphosierte am 6. V.; am selben Tage war das Wirtstier ans Land gestiegen, die eigenen Kiemen völlig rückgebildet, vom Rudersaum noch Reste vorhanden.

Das Transplantat von II, 6 hatte in der Zeit vom 26. IV. bis zum 1. V. seine Metamorphose vollendet. In derselben Zeit war das Tier ans Land gestiegen.

Das Transplantat von III, 9 zeigte eine metamorphotische Rückbildung am 9. VI., die Rückbildung der warzenartigen Reste am 10. VI. Das Wirtstier hatte vom 6. VI. zum 9. VI. den Rudersaum stark zurückgebildet und verließ an diesem Tage schon zeitweise das Wasser; am 10. VI. war es endgültig ans Land gestiegen. Allerdings hatten an diesem Tage die eigenen Kiemen noch kurze Stämme und Fiedern, und noch am 12. VI. waren von ihnen Reste in Form kurzer Zacken vorhanden. Dieser Fall erscheint darum besonders interessant, weil er zeigt — und es ließen sich ihm noch andere Beispiele anfügen —, daß die Metamorphose des Transplantates, auch wenn sie infolge einer Beeinflussung durch den Wirtsorganis-

mus mit dessen Gesamtmetamorphose auffallend deutlich synchron erfolgt, sie im einzelnen vielleicht in manchen Fällen nicht gerade genau synchron mit der Rückbildung der wirtseigenen Kiemen erfolgen muß, sondern, wie hier, eine noch strengere Synchronie mit andern Vorgängen des Komplexes (Rudersaumrückbildung, Verlassen des Wassers) vorliegen kann. Dies erscheint uns verständlich, wenn wir bedenken, daß in dem System Wirtsorganismus + Transplantat die eigenen und die transplantierten Kiemen sicher nicht in dem Sinne als identische Organe aufgefaßt werden dürfen, wie etwa rechte und linke wirtseigene Kiemen. Es erfolgt eine Synchronie zwischen der Metamorphose des Transplantates und dem Erscheinungskomplex, der hier immer als einheitlich betrachtet wird, aber wie die Einzelvorgänge dieses Komplexes in einem gewissen, wenn auch sehr geringen Maße gegeneinander verschoben sein können, so auch die Metamorphose des Transplantates, die sich dadurch als den übrigen Einzelkomplexen gleichgestellt, aber nicht dem einen derselben enger als dem andern verbunden erweist.

Das Einsetzen der metamorphotischen Kiemenrückbildung, das bei alleiniger Wiedergabe der das Transplantat betreffenden Notizen völlig unmotiviert erscheint, zeigt also, wie aus diesen Daten hervorgeht, eine deutliche Übereinstimmung in seinem Ablauf mit dem Verlauf eines bestimmten Erscheinungskomplexes in der Metamorphose des Wirtsorganismus. Es bleibt nur noch zu beweisen, daß es sich erstens dabei nicht um irgendeine mechanische Beeinflussung des Transplantates durch die Vorgänge der Metamorphose handelt und zweitens, daß die Synchronie nicht etwa durch zufällige Übereinstimmung in der Entwicklungsgeschwindigkeit von Transplantat und Wirtsorganismus zustande kommen konnte.

Bezüglich der Frage, ob es sich bei dem zweiten Rückbildungsprozeß vielleicht doch um eine mehr äußerliche Einwirkung handeln könnte, läßt sich folgendes sagen: Eine Beeinflussung durch die nach dem ans Landgehen geänderten Verhältnisse, also etwa ein Abtrocknen oder Abwetzen der frei abstehenden Kiemenstämme des Transplantates, ist ausgeschlossen, da die metamorphotische Rückbildung stets vor dem ans Landgehen erfolgt. Eine Beeinflussung durch mehr äußerliche Vorgänge vor dem ans Landgehen wäre meines Wissens nur noch eventuell dadurch möglich, daß das Tier bei der Häutung die äußeren Teile des Transplantates mit abwirft. Aber auch das scheint mir ausgeschlossen, und zwar aus folgenden Gründen: Erstens erfolgt die Häutung durch einmaliges einheitliches Abwerfen einer

ganzen Hautschicht, so daß man diese nachher noch zusammenhängend und oft noch in der Form des Tieres neben diesem im Wasser sieht. Das Verschwinden der Kiemenstämme am Transplantat dagegen erfolgt, wenn auch sehr rasch, doch nicht auf einmal, sondern schrittweise, wie aus zahlreichen Beobachtungen hervorgeht. Zweitens scheint zwischen Metamorphose des Transplantates und Häutung des ganzen Tieres kein innigerer zeitlicher Zusammenhang zu bestehen, als unter den übrigen metamorphotischen Erscheinungen desselben Komplexes, und dieser ist, wie schon betont, verschiebbar, wenn auch nur innerhalb enger Grenzen. Endlich aber überzeugt meiner Ansicht nach auch das anatomische Verhalten des Transplantates von der Unwahrscheinlichkeit der Annahme, daß sich bei der Häutung die ganzen freien Stämme des Transplantates von dessen übrigen Teilen etwa aus irgendwelchen mechanischen Gründen loslösen sollten. Denn das die Stämme füllende Bindegewebe geht ohne Trennung direkt in das Bindegewebe des Höckers und dieses direkt in das des Wirtstieres über. Zwischen den inneren Teilen der freien Stämme und den am Wirtstier bei der Metamorphose bleibenden Teilen besteht daher durch die Verwachsung ein in rein mechanischer Beziehung wohl viel festerer Zusammenhang, als zwischen den bei der metamorphotischen Rückbildung verschwindenden Kiemenstämmen des Transplantates und der bei der Häutung abgeworfenen Schicht des Wirtstieres.

Aus allen diesen Gründen halte ich es für ausgeschlossen, daß an dem metamorphotischen Kiemenrückbildungsprozeß am Transplantat etwa doch irgendein äußerlich wirkender mechanischer Faktor Schuld tragen könnte. Vielmehr halte ich es für bewiesen, daß es sich tatsächlich um einen echten metamorphotischen Entwicklungsvorgang des Transplantates handeln muß.

Endlich ist noch der eindeutige Beweis dafür zu erbringen, daß die metamorphotische Kiemenrückbildung am Transplantat wirklich nur von der Metamorphose des Wirtsorganismus abhängig, vom Alter und Entwicklungszustand des Spenders dagegen vollständig unabhängig erfolgt, daß es sich also nicht etwa um zufällige Übereinstimmung in der Entwicklungsgeschwindigkeit von Transplantat und Wirtstier handeln könne.

Wie schon bei Besprechung der Versuche von BORN bemerkt wurde, kann als Wahrscheinlichkeitsbeweis hierfür schon die synchrone Verwandlung bei Verwendung gleich alter Tiere dienen, da sich auch gleich alte Tiere selbst eines Wurfes und auch bei Hal-

tung unter möglichst gleichen Bedingungen stets zu ganz verschiedenen Zeiten verwandeln. Der sichere Beweis dafür aber liegt in den in der III. Serie erhaltenen Resultaten der Versuche, bei denen als Spender und als Empfänger verschieden alte Tiere verwendet wurden.

Es sei hier beispielweise der schon erwähnte Fall III, 5 genannt. Die Verwandlung des Transplantates erfolgte genau synchron mit der des Wirtstieres in der Zeit: 16. IV.—20. IV. Das Wirtstier war zu dieser Zeit 6 Monate alt. Das Transplantat entstammte einem Spender, der am 6. III. dem Uterus entnommen war, verwandelte sich also nach einer Zeit von 6 Wochen! Selbstverständlich war zu dieser Zeit noch keines von den Geschwistertieren des Spenders in Metamorphose. Das erste verwandelte sich am 22. V., also $2\frac{1}{2}$ Monate nach der Uterusentnahme. Dies war schon als Ausnahmefall zu betrachten. Denn die weitaus meisten Tiere dieses Wurfes verwandelten sich erst mehrere Wochen später (siehe auch Tabelle I). Die Verwandlung des Transplantates erfolgte also um 5 Wochen früher, als die früheste unter den Geschwistertieren des Spenders. Hier erfolgte also sicher eine Beschleunigung der Verwandlung des Transplantates, die unter dem Einfluß des Wirtstieres zu genauer Synchronie führte.

Ähnlich waren auch die Fälle III, 12; III, 18; III, 22. In allen dreien erfolgte die Verwandlung des Transplantates, das Tieren desselben Wurfes entnommen worden war wie bei III, 5, früher als bei den weitergezüchteten Tieren desselben Wurfes, nämlich am 25. bis 28. IV.; am 9.—10. V. und am 10.—14. V. Auch hier lag also sicher eine beschleunigte Metamorphose des Transplantates vor, herbeigeführt durch das größere Alter der Empfänger, die auch demselben Wurf entstammten wie der Empfänger III, 5.

Ebenso lagen die Verhältnisse auch bei der Verwendung von Larven, die am 14. IV. 1913 geworfen worden waren, als Spender. Im Falle III, 28 waren die Kiemen eines solchen Tieres auf ein am 21. X. 1912 geworfenes verpflanzt worden. Die Verwandlung des Transplantates erfolgte in der Zeit vom 17.—22. V. genau synchron mit der Verwandlung des Wirtstieres. Das erste Geschwistertier des Spenders verwandelte sich am 10. VII., also fast 3 Monate nach dem Wurf, mehr als $1\frac{1}{2}$ Monate später als das erwähnte Transplantat, die andern Tiere des Wurfes waren auch zu dieser Zeit noch larval. Auch bei Verwendung dieses Wurfes als Spender und der am 6. III. dem Uterus entnommenen Larven als Empfänger trat noch

eine sichere, nachweisbare Beschleunigung ein. Das Transplantat von III, 26 verwandelte sich synchron am 22. V., also mehr als $1\frac{1}{2}$ Monate vor dem ersten Geschwistertier des Spenders. Ähnlich noch das Transplantat von III, 27 am 17. VI.

So wie in allen diesen Beispielen eine sichere Beschleunigung vorlag, erfolgte in den umgekehrten Fällen eine sicher nachweisbare Verzögerung, die allerdings nicht so auffallend ist, weil dem längeren Verweilen im Larvenzustand viel weniger enge Grenzen gesetzt sind, als der frühzeitigen Metamorphose. Als Beispiel möge folgender Fall dienen:

Die Verwandlung der am 21. X. 1912 entnommenen Larven erfolgte in der Zeit zwischen 10. IV. und 20. VI. 1913, die der meisten Larven etwa Ende Mai. Wurden diese Larven als Spender, die am 6. III. 1913 dem Uterus entnommenen Larven als Empfänger verwendet, dann war die Verzögerung der Verwandlung manchmal deutlich konstatierbar. So verwandelte sich das Transplantat von III, 13 zwischen 26. VI. und 29. VI., also später als die spätesten Geschwister des Spenders.

Besonders überzeugend erscheint mir die Gegenüberstellung des Verhaltens von Transplantaten, bei denen die beiderseitigen Kiemen eines Spenders je auf zwei verschieden alte Empfänger verpflanzt wurden. Bei diesen Fällen sieht man, wie sich rechte und linke Kiemen eines Individuums zu verschiedenen Zeiten verwandeln, je nach dem Alter des Empfängers. Diese Verhältnisse gehen am klarsten aus der Tabelle II hervor, in der solche Fälle zusammengestellt sind.

Nur ein derartiges Beispiel soll hier noch näher besprochen werden, weil es gleichzeitig bisher der einzige Fall ist, der für die hauptsächlich in der IV. Versuchsserie aufgeworfene Frage einigermaßen verwendbare Resultate lieferte, für die Frage, wie weit das Halten im feuchten Raum statt im Wasser das Verhalten transplantiertes und wirtseigener Kiemen beeinflusse. In den andern derartigen Versuchen, besonders also in denen der IV. Serie, gingen die Larven zu schnell zugrunde, als daß ein deutliches Resultat erkennbar gewesen wäre.

Von einem am 6. III. 1913 dem Uterus entnommenen Tiere wurden am 9. IV. die Kiemen der einen Seite auf ein gleich altes, die der andern Seite auf ein am 21. X. 1912 dem Uterus entnommenes Tier übertragen (III, 11 und III, 12). Die beiden Transplantate verhielten sich gleich etwas verschieden, indem auf dem älteren Emp-

fänger die degenerative Rückbildung etwas schneller fortschritt als auf dem jüngeren. Ob dies Zufall war oder auf Gründe von allgemeiner Bedeutung zurückgeht, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Man könnte daran denken, daß die der Metamorphose des Empfängers vorhergehenden Stadien auch die degenerative Rückbildung des Transplantates begünstigen, oder daran, daß die Erscheinung in Parallele zu setzen sei mit der normalerweise vor der plötzlichen Rückbildung des größten Teiles der Kiemen vor sich gehenden langsamen, geringfügigen Verkleinerung der Kiemen. Nach meinen übrigen Beobachtungen scheint es mir aber noch wahrscheinlicher, daß daran einfach der Umstand Schuld trägt, daß gleiches Alter, wie jede andere Gleichheit von Empfänger und Spender, günstigere, ungleiches Alter, wie jede andere Ungleichheit, ungünstigere Bedingungen für die Transplantation darstellen. Immerhin reichte das Verhalten des Transplantates auf dem älteren Tiere (III, 12) vollkommen aus, um die bald darauf stattfindende synchrone Metamorphose zu demonstrieren. Denn am 22. IV. waren an diesem Transplantat noch »2 Stämme mit unregelmäßigen Konturen und Zacken«, am 23. IV. »2 unförmige, gezackte Stämmchen«, am 24. IV. an diesen »noch deutliche mittellange Fiedern« zu sehen. Am Wirtsorganismus waren an den schon in langsamer Rückbildung begriffenen Kiemen am 23. IV. als Fiederreste nur noch kurze Zacken vorhanden, der Ruder-saum war fast ganz rückgebildet. Am 25. IV. hatte das Wirtstier sich gehäutet, von seinen Kiemen waren nur mehr die Stämme erhalten. Das Transplantat zeigte noch »deutlich gezackte Stämmchen«, am 26. IV. »nur noch ganz kleine ausgezackte Stämmchen«. Am 28. IV. stieg das Tier ans Land, das Transplantat zeigte von den Kiemenanhängen keine Reste mehr und war, wie gewöhnlich, nur noch als glatte Aufwölbung zu erkennen.

Vergleichen wir hiermit nun das Verhalten des jüngeren Tieres (III, 11). Sein Transplantat zeigte am 22. IV. noch schöne lange Fiedern. An diesem Tage wurde es nun aus dem Wasser genommen und weiter in einer Schale mit feuchtem Filtrierpapier gehalten. Trotzdem spielten sich sowohl an seinen eigenen als auch an den transplantierten Kiemen nur ganz langsame und allmähliche Veränderungen ab. Es zeigte am 28. IV. noch rein larvale Charaktere, das Transplantat hatte an diesem Tage, an dem das Transplantat von III, 12 in synchroner Metamorphose die letzten Kiemenreste zurückgebildet hatte, noch drei schöne, ausgezackte Stämme. Am 1. V. waren am Transplantat noch drei schöne glatte (also ohne Fiederreste)

Stämme erhalten, am 10. V. noch »drei deutliche, glatte mittellange Stämme«. Die wirtseigenen Kiemen hatten wohl noch lange Fiedern, zeigten aber doch auch schon Rückbildungserscheinungen. Am 17. V. waren von ihnen nur noch mittellange Stämme mit kurzen Fiedern und großen Zacken zu sehen. Das Transplantat hatte an diesem Tage »drei deutliche, aber sehr kurze Stämme«, die am 22. V. kaum mehr zu sehen, am 26. V. scheinbar ganz verschwunden, am 5. VI. bei genauerer Untersuchung doch noch als kleine Reste nachweisbar waren. Die wirtseigenen Kiemen hatten am 22. V. »mittellange Stämme mit verschieden langen Zacken, am 26. V. waren auch hier die Zacken fast verschwunden, doch waren am 5. VI. bei genauerer Untersuchung noch schwache Fiederreste nachweisbar. Am 7. VI. ging das Tier ein.

Es zeigt sich also, daß das Halten in der feuchten Kammer und die dadurch hervorgerufene Schädigung des ganzen Organismus an den wirtseigenen und an den transplantierten Kiemen ziemlich ähnliche Wirkungen hervorruft. Am Transplantat erhält man den Eindruck, daß die degenerative Rückbildung in etwas gesteigertem Maße fortschreitet und nicht zu einem Stillstand gelangt, dabei aber in keiner Weise der metamorphotischen Rückbildung ähnlicher wird. An den wirtseigenen Kiemen spielt sich ein Vorgang ab, welcher der degenerativen Rückbildung am Transplantat in höchstem Maße gleicht, vor allem die Fiedern zur Rückbildung bringt, aber auch die Stämme stark angreift. Wir können daraus entnehmen, daß die degenerative Rückbildung eine Erscheinung ist, mit der die Kiemen immer in gleicher Weise auf die verschiedenartigsten Schädigungen reagieren. Vielleicht könnte auch die anfängliche langsame Rückbildung normaler Kiemen vor der Metamorphose hierher gerechnet werden. Auf prinzipiell davon verschiedene Gründe sind offenbar die eigentlich metamorphotischen Kiemenrückbildungen zurückzuführen, deren Verlauf auch einen ganz andern Charakter zeigt.

Eine den UHLENHUTHSchen und eventuell auch den WEIGLSchen Resultaten entsprechende heterochrone Kiemenrückbildung bei Verwendung besonders alter Larven konnte bisher in keinem einzigen Falle einwandfrei nachgewiesen werden. Das kann entweder ein Zufall sein, indem nicht die richtigen Stadien zur Verwendung kamen, es könnte aber auch seinen Grund darin haben, daß die Einflußnahme des Gesamtorganismus auf die einzelnen metamorphosierenden Organe zu verschiedenen Zeiten, vielleicht sogar auf verschiedene

Weise erfolgt, bei den Kiemen beispielsweise erst sehr spät, erst nach der Beeinflussung der Augen und der Haut. Es spricht dafür jedenfalls die meiner Ansicht nach feststellbare relativ große Unabhängigkeit der Augen- und der Hautmetamorphose von dem Komplex: Häutung, Rudersaumrückbildung, Verlassen des Wassers, Kiemenrückbildung, bei relativ großer Abhängigkeit der in diesem Komplex zusammengefaßten Erscheinungen untereinander. Es ist zu hoffen, daß über diese und ähnliche interessante Fragen weitere Versuche, besonders kombinierte Transplantationen, Aufklärung bringen werden.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse.

An Larven von *Salamandra maculosa* wurden homöoplastische Kiementransplantationen vorgenommen, die folgende Resultate ergaben:

1) Am Transplantat spielt sich zuerst eine gleich nach der Operation einsetzende, langsame, kontinuierliche degenerative Rückbildung ab, die aber nach einiger Zeit zum Stillstand kommt.

2) Von dieser degenerativen Rückbildung ist ein anderer Rückbildungsprozeß scharf zu trennen, der zu einer vollständigen Rückbildung aller noch vorhandenen freien Kiemenanhänge des Transplantates innerhalb eines sehr kurzen Zeitraumes führt. Er ist im Gegensatz zu der degenerativen Rückbildung von dem Zeitpunkt der Operation und von dem Verhalten des Transplantates nach derselben völlig unabhängig und kann in jedem Stadium der degenerativen Rückbildung sowie auch des auf sie folgenden Dauerstadiums einsetzen. Er ist als metamorphotische Kiemenrückbildung, zugleich auch als Ausdruck der Metamorphose des Transplantates überhaupt, aufzufassen.

3) Diese metamorphotische Kiemenrückbildung erfolgt stets genau synchron mit der Metamorphose des Wirtstieres und beweist so, daß offenbar auch unter normalen Umständen die Kiemenrückbildung in ihrem zeitlichen Verlauf durch den Gesamtorganismus bestimmt wird.

4) Heterochrone Metamorphose der Kiemen bei Verwendung besonders weit entwickelter Larvenstadien konnte bisher nicht beobachtet werden.

Tabelle I.

Die synchronen Metamorphosen der Transplantate
der III. Serie.Die Tabelle zeigt die Verschiebung des Zeitpunktes der Metamorphose
je nach dem Alter des Empfängers.

Geburt des Spenders		Geburt des Empfängers		
		21. X. 1912	6. III. 1913	14. IV. 1913
	synchroner Metamorphose der Empfänger und Transplantate 1913			
21. X. 1912	11. IV. — 20. IV.			
	21. IV. — 30. IV.	•		
	1. V. — 10. V.	•		
	11. V. — 20. V.	•		
	21. V. — 30. V.	•		
	1. VI. — 10. VI.		• •	
	11. VI. — 20. VI.			
	21. VI. — 30. VI.		• •	
	1. VII. — 10. VII. am 11. VII. noch larval			
6. III. 1913	11. IV. — 20. IV.	•		
	21. IV. — 30. IV.	•		
	1. V. — 10. V.	•		
	11. V. — 20. V.	•		
	21. V. — 30. V.	• •		
	1. VI. — 10. VI.	• • •	•	
	11. VI. — 20. VI.	• •		
	21. VI. — 30. VI.			
	1. VII. — 10. VII. am 11. VII. noch larval		• • •	
14. IV. 1913	11. IV. — 20. IV.			
	21. IV. — 30. IV.			
	1. V. — 10. V.			
	11. V. — 20. V.			
	21. V. — 30. V.	•	•	
	1. VI. — 10. VI.			
	11. VI. — 20. VI.		•	
	21. VI. — 30. VI.			
	1. VII. — 10. VII. am 11. VII. noch larval			• •

Tabelle II.

Synchrone Verwandlung von Transplantaten, bei denen je die beiderseitigen Kiemen eines Spenders auf zwei verschieden alte Empfänger übertragen wurden. 1912/13.

	Empfänger I	Spender	Empfänger II	
Geburt Metamorphose	6. III. bis 7. VI. larval	6. III. der Geschwister: nach dem 21. V.	21. X. 28. IV.!	Geburt Metamorphose
Geburt Metamorphose	6. III. 29. VI.!	21. X. der Geschwister: 10. IV. — 20. VI.	21. X. 22. IV.	Geburt Metamorphose
Geburt Metamorphose	6. III. 5. VI.	21. X. der Geschwister: 10. IV. — 20. VI.	21. X. 10. V.	Geburt Metamorphose
Geburt Metamorphose	6. III. bis 9. VII. larval	6. III. der Geschwister: nach dem 21. V.	21. X. 11. V.!	Geburt Metamorphose
Geburt Metamorphose	6. III. bis 9. VII. larval	6. III. der Geschwister: nach dem 21. V.	21. X. 5. VI.	Geburt Metamorphose
Geburt Metamorphose	6. III. 21. VI.	6. III. der Geschwister: nach dem 21. V.	21. X. 14. V.!	Geburt Metamorphose
Geburt Metamorphose	6. III. 17. VI.!	14. IV. der Geschwister: nach dem 10. VII.	21. X. 25. V.!	Geburt Metamorphose

Literaturverzeichnis.

- BOAS, J. E. V., Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 7. 1882.
- Beiträge zur Angiologie der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 8. 1883.
- BORN, G., Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 4. 1897.
- BRESCA, G., Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 29. 1910.
- CHILD, C. M., A study of senescence and rejuvenescence, based on experiments with Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 31. 1911.
- CLEMENS, P., Die äußeren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte. I. Abt. Bd. 5. 1895.
- CRAMPTON, H. E., jun., Coalescence Experiments upon Lepidoptera. Woods Hall Biolog. Lectures for 1896/97. Boston 1897.

- CRAMPTON, H. E., jun., An Important Instance of Insect Coalescence. *Annals New York Acad. Science.* Vol. 11. p. 219. Lancaster P. A. 1898.
- An Experimental Study upon Lepidoptera. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 9. 1899.
- EKMAN, G., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Kiemenregion usw. *Morph. Jahrb.* Bd. 47. 1913a.
- Über die Entstehung von Kiemenfäden und Kiemenspalten aus transplantiertem ortsfremden Ektoderm bei Bombinator. *Morph. Jahrb.* Bd. 47. 1913b.
- GRAFE, V., und LINSBAUER, K., Über die wechselseitige Beeinflussung von Nicotiana. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.* Bd. 24. 1906.
- GUIGNARD, Recherches physiologiques sur la greffe des plantes à acide cyanhydrique. *Annales des Sciences Naturelle Botanique.* 9^e Série. Tom. 6. 1907. Zitiert nach MEYER u. SCHMIDT, 1910.
- GURWITSCH, A., Untersuchungen über den zeitlichen Faktor der Zellteilungen. 2. Mitteilung: Über das Wesen und das Vorkommen der Determination der Zellteilung. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 32. 1911.
- GUTHRIE, C. C., Further Results of Transplantation of Ovaries in Chickens. *Journ. of Exp. Zool.* Vol. V. 1907.
- HARRISON, R. G., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane und der Seitenlinie der Amphibien. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 43. 1904.
- HARMS, W., Beeinflussung der Daumenballen des Kastraten durch Transplantation auf normale *Rana fusca*. *Zool. Anz.* Bd. 39. 1912.
- HERBST, C., Vererbungsstudien. VII. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 2. Mitteil. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 34. 1912.
- KAMMERER, P., Vererbung erzwungener Farbanpassungen. IV. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 36. 1913.
- KOPEĆ, ST., Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 33. 1911.
- KORNFELD, W., Über Kiementransplantationen an Salamanderlarven. *Biolog. Zentralbl.* Bd. 33. 1913.
- KORSCHULT, E., Regeneration und Transplantation. Jena 1907.
- VAN LEERSUM, Over den invloed de Cinchona etc. *Natuurkundig Tijdschr. van Ned. Ind.* Deel 59. 1900. Zitiert nach MEYER u. SCHMIDT, 1910.
- LEWIS, G. H., Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. *Americ. Journ. of Anat.* Vol. 3. 1904. Zitiert nach SCHÖNE, 1912.
- LINDEMUTH, H., Über vegetative Bastardierung durch Impfung. *Landwirtschaftl. Jahrbücher.* Bd. 7. 1877. Zitiert nach KORSCHULT, 1907.
- LOEB, J., Hat das Zentralnervensystem einen Einfluß auf die Vorgänge der Larvenmetamorphose? *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 4. 1896.
- LOEB, L., Beiträge zur Analyse des Gewebewachstums. IV. Über den Einfluß von Kombinationsreizen auf das Wachstum des transplantierten Uterus des Meerschweinchens. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 31. 1911.
- MARCHAND, F., Der Prozeß der Wundheilung. *Deutsche Chirurgie.* 1901. Zitiert nach SCHÖNE, 1912.
- MAURER, F., Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. *Morphol. Jahrb.* Bd. 13. 1888a.
- Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien usw. *Morph. Jahrb.* Bd. 14. 1888b.

- MEISENHEIMER, Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. 32. 1907.
- Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Arthropoden. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1908.
- MEYER, A., und SCHMIDT, E., Über die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten heteroplastischer Transplantationen, mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung der Alkaloide durch die Pflropfstellen. Flora. Bd. 100. 1910.
- MEYNS, R., Transplantation embryonaler und jugendlicher Keimdrüsen auf erwachsene Individuen bei Anuren, nebst einem Beitrag über Transplantationen geschlechtsreifer Froschhoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79. 1912.
- MOENS, J. C. B., De Kinacultuur in Azie. Batavia, Ernst u. Cie. 1882. Zitiert nach MEYER und SCHMIDT, 1910.
- OPPEL, A., Lehrbuch der vergl. mikrosk. Anatomie d. Wirbeltiere. VI. Atmungsapparat. Jena 1905.
- PRZIBRAM, H., Experimentalzoologie. II. Regeneration. Leipzig und Wien 1909.
- — III. Phylogenese. 1910. S. 18.
- — IV. Vitalität. 1913.
- REHN, E., und WAKABAYASCHI, Die homöoplastische Transplantation im Tierexperiment. Arch. f. klin. Chirurgie. Bd. 97. 1912.
- RIBBERT, H., Über Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 6. 1897.
- SCHÖNE, G., Die heteroplastische und homöoplastische Transplantation im Tierexperiment. Berlin 1912.
- SOROKINA, M., Über Synchronismus der Zellteilungen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 35. 1912.
- STEINACH, E., Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren usw. PFLÜGERS Arch. Bd. 144. 1912.
- Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen. Zentralblatt f. Physiologie. Bd. 27. 1913.
- STRASBURGER, E., Über Verwachsung und deren Folgen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1885.
- Zu dem Atropinnachweis in den Kartoﬀelknollen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1906.
- UHLENHUTH, E., Die Transplantation des Amphibienauges. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. 1912.
- Die synchrone Metamorphose transplantiertes Salamanderaugen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 36. 1913 a.
- Der Einfluß des Wirtes auf das transplantierte Amphibienauge. Arch. f. vgl. Ophthalmologie. Bd. III. 1913 b.
- VÖCHTING, H., Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.
- WEIGL, R., Über homöoplastische und heteroplastische Hauttransplantation bei Amphibien mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 36. 1913.
- WINKLER, F., Studien über Pigmentbildung. II. Transplantationsversuche an pigmentierter Haut. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 29. 1910.
- WINTREBERT, P., Sur la métamorphose de Salamandra maculosa Laur. dans les régions privées du système nerveuse médullaire. Compt. rend. Soc. biol. Paris. II. Année. 1905.

- WINTREBERT, P., Sur la régression de la queue en l'absence des centres médullaires chez *Rana viridis*. Compt. rend. Soc. biol. Paris. 1905. II.
- Sur l'accomplissement régulier des fonctions de nutrition, des processus d'ontogénèse, de régénération et de métamorphose chez des larves d'*Alytes*, en l'absence d'une grande étendue de la moëlle. Ebenda. 1906. I.
- La métamorphose de *Salamandra maculosa* Laur. en dehors de la moëlle et des ganglions spinaux. Étude histologique. Ebenda. 1906. I.
- Sur le déterminisme de la métamorphose chez les amphibiens. XX. La régression de la queue en dehors du système nerveux lateral, chez *Alytes obstetricans*. Ebenda. 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen.

<i>St</i> Stamm,	<i>G. D</i> Giftdrüsen,
<i>F</i> Fiedern,	<i>T</i> Thymus,
<i>G</i> Blutgefäß,	<i>K</i> Kiemenbogenknorpel,
<i>M</i> Muskeln,	<i>M</i> Mitosen.
<i>B</i> Bindegewebe,	

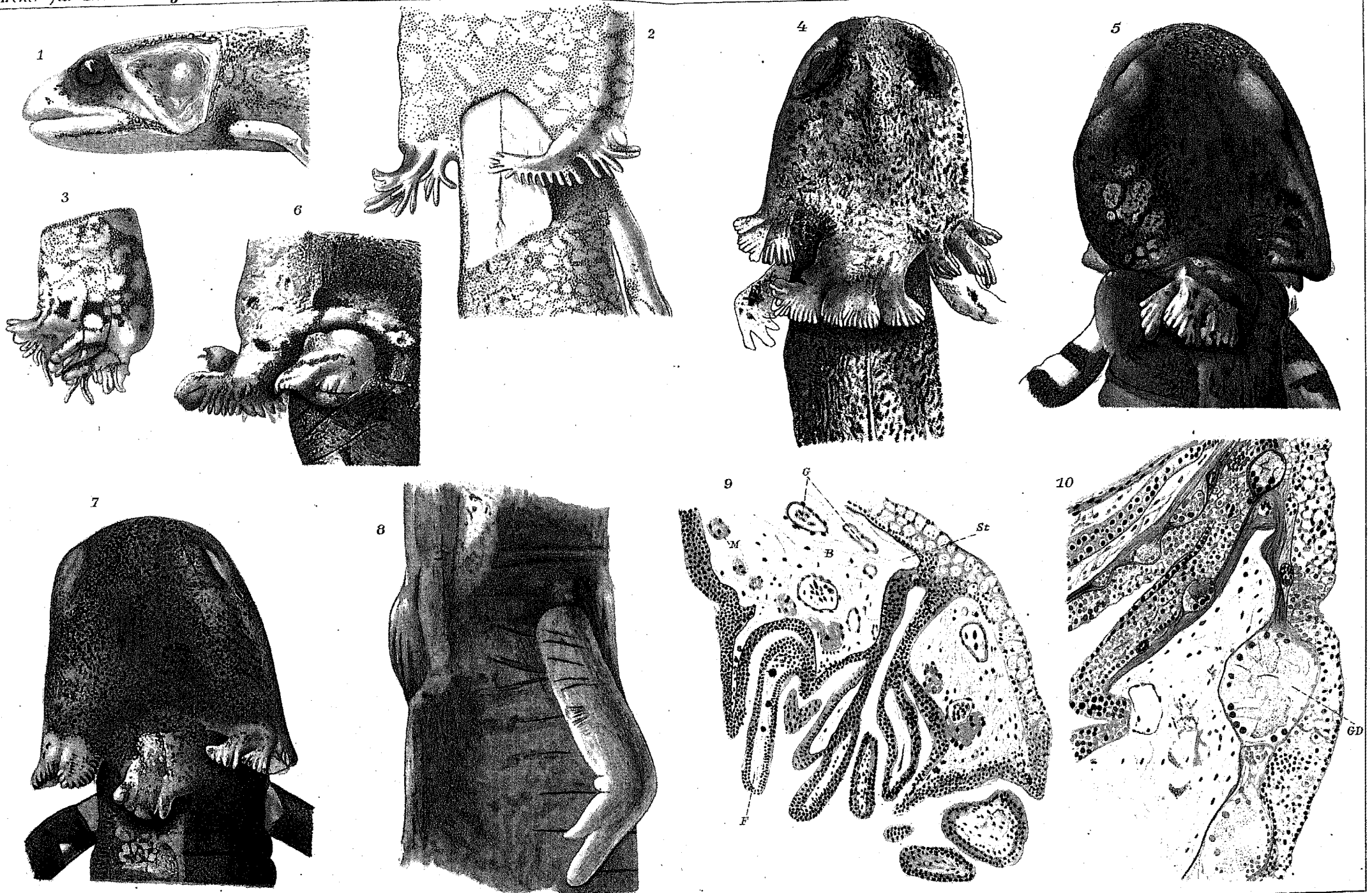
Die Figuren 1—8 illustrieren das morphologische Verhalten des Transplantates.

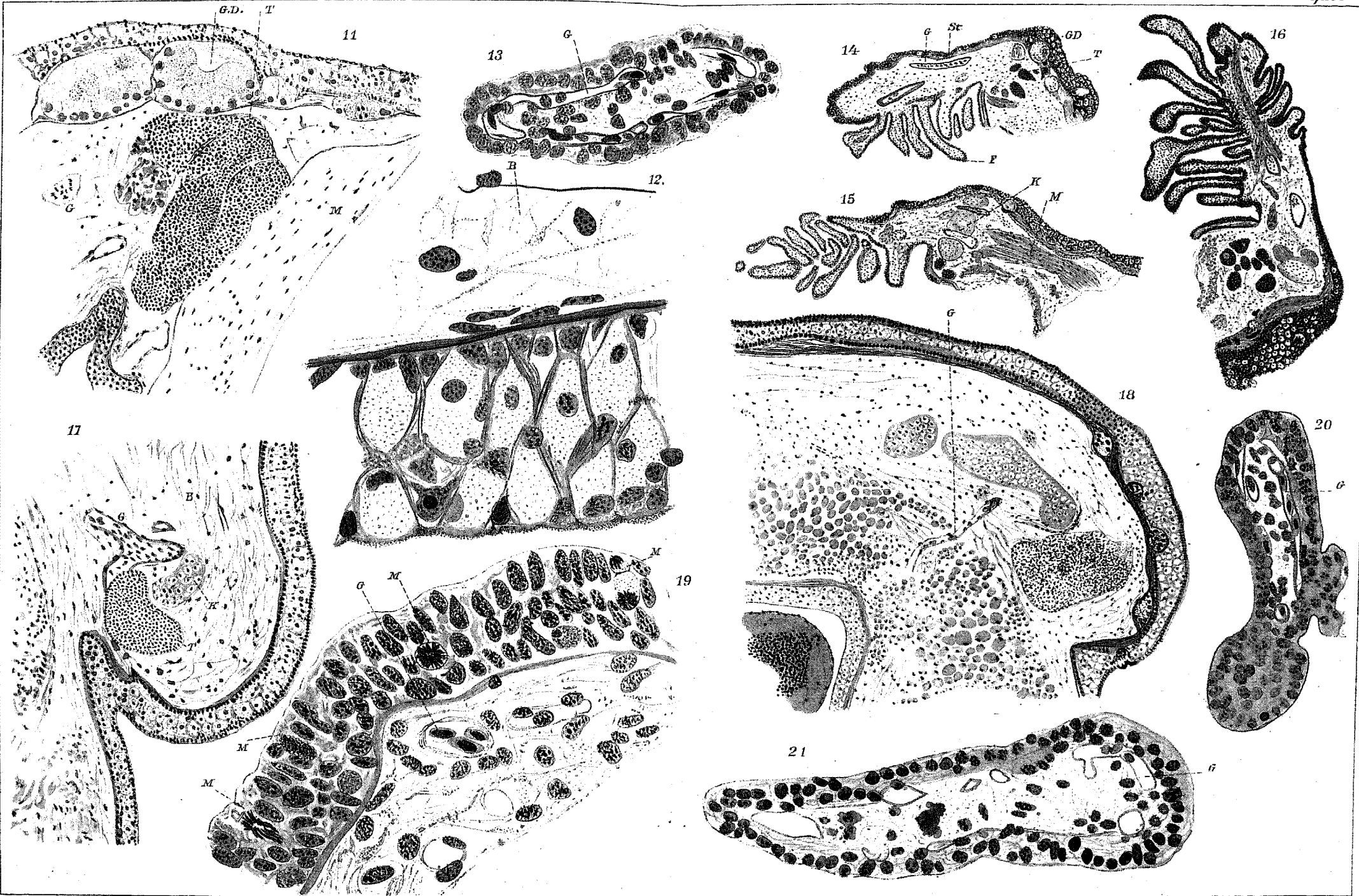
Die Figuren wurden mit Benutzung des ABBESchen Zeichenapparates und der Präparierlupe bei etwa achtfacher Vergrößerung gezeichnet.

Tafel IX und X.

- Fig. 1. Spender nach Entnahme des Transplantates. (Vorderkörper in Seitenansicht.)
- Fig. 2. Empfänger mit der zur Aufnahme des Transplantates bestimmten Wunde (Halsregion in Dorsalansicht).
- Fig. 3. Ein eben abgetragenes Transplantat.
- Fig. 4. Tier mit 2 Tage altem Transplantat. Die transplantierten Kiemen zeigen noch vollkommen normales Aussehen. (Vorderkörper in Rückenansicht.)
- Fig. 5. Versuch III, 30. Operation 24. IV.; zwischen gleich alten (6 Wochen alten) Larven, am 9. VII. zeigt das Transplantat nach abgeschlossener degenerativer Rückbildung im Dauerstadium drei schöne Stämme mit Fiederresten. (Vorderkörper in Rückenansicht.)
- Fig. 6. Versuch II, 14. Transplantat im Dauerstadium, 4½ Monate nach der Transplantation. Die wirtseigenen Kiemen sind gestutzt. (Halsregion, linke Hälfte in Rückenansicht.)
- Fig. 7. Versuch I, 1. Über 9 Monate altes Transplantat im Dauerstadium. (Vorderkörper in Rückenansicht.)
- Fig. 8. Verwandelttes Tier. Kiemen des Transplantates synchron rückgebildet. (Halsregion in Seitenansicht.)

Die Figuren 9—21 zeigen nach Schnitten das histologische Verhalten normaler und transplantierten Kiemen.





Die Objekte wurden mit Kaliumbichromat-Formol-Eisessig fixiert, mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin-Säure-Fuchsin-Orange-Alkohol gefärbt.

Fig. 9—13. Normale Kiemen.

- Fig. 9. Übersichtsbild (Stamm, Fiedern, Blutgefäße, Muskeln, Bindegewebe, Bau der Epithelien).
Fig. 10. Ansatzstelle, Giftdrüsen.
Fig. 11. Ansatzstelle, Giftdrüsen, Thymus, Muskeln, Blutgefäße.
Fig. 12. Kiemenstamm, dorsales Epithel.
Fig. 13. Fiederquerschnitt mit gefüllten Blutgefäßen.

Fig. 14—21. Transplantate.

- Fig. 14. Übersichtsbild. Schnitt durch eben abgetragenes Transplantat. (Stamm, Fiedern, Giftdrüsen, Blutgefäße, Thymusanschnitte.) Vergr. etwa 18 \times .
Fig. 15. Ebenso. (Muskeln, Kiemenbogenknorpel.) Vergr. etwa 16 \times .
Fig. 16. Ebenso.
Fig. 17. Schnitt durch den Höcker eines im Dauerstadium verharrenden Transplantates. (Bindegewebe, Knorpel, Thymus, Blutgefäße.)
Fig. 18. Ebenso. Eindringen eines Blutgefäßes aus dem Wirtstier ins Transplantat!
Fig. 19. Epithel eines transplantierten Kiemenstammes im Dauerstadium, 4 Mitosen! Gefülltes Blutgefäß.
Fig. 20. Querschnitt durch einen proximalen Teil einer Fieder; gefüllte Blutgefäße!
Fig. 21. Querschnitt durch einen distalen Teil einer Fieder (verödende Blutgefäße?).

ac. si. is.
ARCHIV

FÜR

**ENTWICKLUNGSMECHANIK
DER ORGANISMEN**

HERAUSGEGEBEN

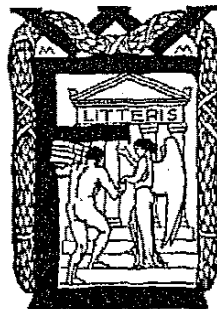
VON

WILHELM ROUX

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN HALLE A/S.
DR. MED. U. DR. PHIL. HON. C.

VIERZIGSTER BAND

MIT 90 TEXTFIGUREN UND 22 TAFELN



LEIPZIG UND BERLIN

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1914